

UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, PARASITOLOGÍA,
ECOLOGÍA, EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA
(ÁREA DE ECOLOGÍA)



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL



800 AÑOS

**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

1218 ~ 2018

DINÁMICA Y ESTRUCTURA EN ECOSISTEMAS FORESTALES Y SU
APORTE AL CICLO DEL CARBONO EN LA
PENÍNSULA DE OSA, COSTA RICA

TESIS DOCTORAL
ALBERT ADERLY MORERA BEITA
SALAMANCA, JUNIO DE 2019

UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, PARASITOLOGÍA,
ECOLOGÍA, EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA
(ÁREA DE ECOLOGÍA)



VNiVERSiDAD
D SALAMANCA

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL



DINÁMICA Y ESTRUCTURA EN ECOSISTEMAS FORESTALES Y SU APORTE AL CICLO DEL CARBONO EN LA PENÍNSULA DE OSA, COSTA RICA

Tesis Doctoral realizada en el Departamento de Biología Animal, Parasitología,
Ecología, Edafología y Química Agrícola (Área de Ecología)
de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca para aspirar al Grado de
Doctor Biología y Conservación de la Biodiversidad

Área de interés: Conservación de la biodiversidad
Línea de Investigación: Dinámica de Ecosistemas Forestales
Director de Tesis: Dr. Fernando Silla Cortés
Universidad de Salamanca

Salamanca, junio de 2019

El Dr. Fernando Silla Cortés, Profesor contratado del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Salamanca, y director de la tesis con título “Dinámica y estructura en ecosistemas forestales y su aporte al ciclo del carbono en la Península de Osa, Costa Rica”, elaborada por Albert Aderly Morera Beita en el Área de Ecología de la Universidad de Salamanca para optar al grado de doctor, considera que dicha tesis presenta los requisitos necesarios para ser defendida públicamente, por lo que:

Autoriza su presentación ante el tribunal correspondiente.

En Salamanca a.....de.....del 2019

Fdo.: Dr. Fernando Silla Cortés
(El Director)

Tesis presentada por
Albert Aderly Morera Beita
Para aspirar al Grado de Doctor por la Universidad de Salamanca

Fdo.: Albert Aderly Morera Beita
(Doctorando)

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia debo expresar un especial agradecimiento a mi director, el Dr. Fernando Silla Cortés, quien decidió acompañarme como un guía académico, pero más que todo como un amigo y que gracias a sus atinados consejos con su especial carisma y capacidad me ofreció un espacio para intercambiar ideas y contribuir con sugerencias para el desarrollo y ejecución de esta investigación. Gracias Fernando por tu tiempo, conocimiento, amistad y fiel compromiso.

A los compañeros y estudiantes colaboradores del Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada de la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional de Costa Rica. Al grupo de trabajo que en estos años por diferentes periodos apoyaron y contribuyeron en la toma de la información de campo y procesamiento en laboratorio: Alejandro Jiménez, Diego Céspedes, Javier García, Alberto Rivera, Guillem Crespo, Javier Rodríguez, José Esteban Jiménez, Johan Montero, Alexis Salas y Jorge Baltodano. De manera especial a Damián Sánchez (Roko) por su apoyo, colaboración, constancia y disposición, si gracias apreciable amigo.

A Dr. Manuel Spinola, por su apoyo y colaboración desinteresada en guiarme, aconsejarme y ayudarme en la parte estadística que comprende este estudio, gracias amigo.

De manera especial a mi familia que ha sido parte de este proceso, su paciencia, disposición y contribución, para darme espacio en mi vida de dar un paso más en mi formación personal. A mi esposa, Carola y nuestros hijos, Alexandra (Ale) y Philipp, a ellos que de una u otra forma han pasado conmigo estos años y me han dado su espacio y tiempo, pero más que todo contribuido con su paciencia para cumplir este proyecto que es personal, pero indiscutiblemente se vuelve familiar, un agradecimiento que va más allá del amor que siento por ellos.

Estos estudios se realizaron con el apoyo económico de los Fondos de Fortalecimiento Institucional de la Universidad Nacional de Costa Rica, agradezco a los que me promovieron y me dieron una oportunidad de mejorar mi formación académica.

Al Consejo Nacional para Investigaciones Científicas y Tecnológicas del Ministerio de Ciencia, Tecnología y Telecomunicaciones, de Costa Rica. En representación de la Comisión de Incentivos de otorgarme la ayuda financiera del programa de Fondo de Incentivos de Posgrado.

ÍNDICE

1	INTRODUCCIÓN	15
2	METODOLOGÍA.....	20
2.1	Descripción de la zona de estudio	20
2.2	Selección de sitios y los diferentes tipos de formaciones forestales	21
2.3	Establecimiento de las parcelas permanentes de muestreo.	23
2.4	Mapas y diagramas de las parcelas permanentes de medición	26
2.4.1	Mapas y diagramas para las parcelas de medición en el sitio de Agua Buena de Rincón.....	26
2.4.2	Mapas y diagramas para las parcelas de medición en el sitio de Piro	31
2.5	Evaluación de la regeneración natural	35
2.6	Levantamiento de la información de los árboles muertos en pie	36
2.7	Muestreos de necromasa.	37
2.7.1	Necromasa fina y necromasa gruesa.	37
2.7.2	Madera fina y madera gruesa.	38
2.8	Determinación del carbono de la biomasa aérea y subterránea	39
2.8.1	Determinación de la biomasa en árboles.....	40
2.8.2	Determinación de la biomasa en palmas	40
2.8.3	Determinación de la biomasa de bejucos	42
2.8.4	Determinación de la biomasa de la regeneración natural	42
2.8.5	Determinación de la biomasa subterránea para árboles, palmas, bejucos y las categorías de la regeneración natural.	43
2.8.6	Determinación del carbono de la biomasa árboles, palmas, bejucos, regeneración natural y la necromasa.	43
2.8.7	Determinación del carbono orgánico del suelo.	43
2.9	Determinación de cálculos sobre la dinámica de las formaciones forestales.....	45
2.9.1	Cálculo de las tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación.	46
2.9.2	Cálculo de la vida media y el tiempo de duplicación.	46
2.9.3	Cálculos de las tasas de crecimiento en diámetro para los árboles, palmas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm	46
2.10	Análisis de datos	47
2.10.1	Análisis de datos de diversidad	47
2.10.2	Cálculo del índice de valor de importancia (IVI)	49
2.10.3	Análisis de datos de estructura, dinámica y biomasa	49
3	RESULTADOS.....	50

3.1	BETA DIVERSITY AND OLIGARCHIC DOMINANCE IN THE TROPICAL FORESTS OF SOUTHERN COSTA RICA	50
3.1.1	Resumen.....	50
3.1.2	Abstract	51
3.1.3	Introduction.....	51
3.1.4	Methods	54
3.1.5	Results	57
3.1.6	Discussion	63
3.1.7	Conclusions.....	67
3.1.8	References.....	67
3.2	Biodiversidad	73
3.2.1	Riqueza florística	73
3.2.2	Curvas de acumulación de especies.....	75
3.2.3	Análisis de diversidad	77
3.2.4	Análisis de rarefacción	82
3.2.5	Análisis de similitud entre sitios y tipos de bosque.	84
3.2.6	Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS.)	87
3.2.7	Evaluación de la importancia ecológica de las especies.	88
3.3	Estructura horizontal	94
3.3.1	Distribución diamétrica y del área basal para los diferentes tipos de bosque	94
3.4	Dinámica de la vegetación.....	98
3.4.1	Dinámica de la regeneración natural	98
3.4.2	Dinámica de los árboles, palmas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm	100
3.4.3	Causas de mortalidad de los árboles, palmas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm.....	106
3.4.4	Tasas de crecimiento en diámetro para los árboles, palmas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm	107
3.5	Determinación del contenido de carbono a nivel de: suelo, necromasa, árboles muertos en pie y de la biomasa aérea y subterránea de la vegetación	115
3.5.1	Carbono en el suelo.....	115
3.5.2	Contenido de carbono de la Necromasa.....	116
3.5.3	Contenido de carbono en la biomasa de los árboles muertos en pie	118
3.5.4	Contenido de carbono en la vegetación de la regeneración natural y los fustales..	119
3.5.5	Dinámica del carbono para los sitios y bosques evaluados	121
4	DISCUSIÓN.....	128

4.1	Biodiversidad	128
4.2	Estructura horizontal	137
4.3	Dinámica de la vegetación.....	139
4.4	Dinámica del carbono: suelo, necromasa, árboles muertos en pie y de la biomasa aérea y subterránea de la vegetación	144
5	CONCLUSIONES	149
6	BIBLIOGRAFÍA	151
7	Anexos	167

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Tamaño e intensidad de muestreo por componente evaluado de la necromasa en las diferentes formaciones forestales, Península de Osa, Costa Rica.	37
Cuadro 2.2. Variables recomendadas para estimar la biomasa aérea de palmas a través de modelo propuesto por Goodman et al., (2013).	41
Cuadro 3.1. Contribución taxonómica a nivel de especies, géneros y familias para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en cada uno de los sitios y tipos de bosques evaluados, Península de Osa, Costa Rica.	74
Cuadro 3.2. Especies observadas, dominantes y raras y su relación con su abundancia de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos; para cada uno de los sitios y tipos de bosque evaluados, Península de Osa, Costa Rica.	78
Cuadro 3.3. Estimadores de diversidad a través del índice exponencial de Shannon e índice inverso de Simpson; para las especies identificadas (incluye las morfoespecies) de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en cada uno de los sitios y tipos de bosques evaluados, Península de Osa, Costa Rica.	80
Cuadro 3.4. Análisis de similitud de las especies de árboles, palmas y bejucos, de los individuos con $Dap \geq 10$ cm para los dos sitios evaluados (Agua Buena y Piro) y para todo el sitio de estudio, Península de Osa, Costa Rica.....	85
Cuadro 3.5. Análisis de similitud de las especies de árboles, palmas y bejucos, de los individuos con $Dap \geq 10$ cm; para los bosques evaluados en Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica....	86
Cuadro 3.6. Análisis de similitud de las especies de árboles, palmas y bejucos, de los individuos con $Dap \geq 10$ cm; para los bosques evaluados en Piro, Península de Osa, Costa Rica.....	86
Cuadro 3.7. Importancia ecológica de las especies a través de índice de valor de importancia para las 10 especies con mayor peso de los individuos con $Dap \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos, para los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.....	89
Cuadro 3.8. Abundancia y área basal para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica.	94
Cuadro 3.9. Abundancia para la regeneración natural de plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos en cada una de las parcelas permanentes de una hectárea para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	99
Cuadro 3.10. Tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, que comprende el periodo de medición 1 , entre el establecimiento de la parcelas y la segunda medición; en parcelas permanentes de una	

hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	102
Cuadro 3.11. Tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, que comprende el periodo de medición 2 , entre la segunda y tercera medición; en unidades permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	103
Cuadro 3.12. Tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, que comprende el todo el periodo de evaluación , entre el establecimiento de la parcelas y la tercera medición; en unidades permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.....	104
Cuadro 3.13. Número de observaciones, media y error standard para la comparación a través de la prueba de Duncan del incremento en diámetro (cm) de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, para todo el periodo medición en los diferentes tipos de bosques evaluados para los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	108
Cuadro 3.14. Tasas de crecimiento del incremento corriente anual (ICA.) y su error estándar (E.E.) de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, para los intervalos de tiempo entre los periodos de medición de parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	109
Cuadro 3.15. Dinámica de las 26 especies de árboles y palmas, referentes al estudio de Morera et al (2019), como las más abundantes en el sitio de estudio, número de parcelas de medición en que se reporta con sus valores de abundancia, diámetro (Dap) e incremento (ICA), máximo (máx) y su error estándar (E.E.) en los bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	114
Cuadro 3.16. Contenido de carbono orgánico del suelo (Mg/ha) en las diferentes profundidades evaluadas de las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	115
Cuadro 3.17. Contenido de carbono (Mg/ha) de los componentes de la necromasa en las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	117
Cuadro 3.18. Contenido de carbono de los árboles muertos en pie (Mg/ha) registrados en las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	119

Cuadro 3.19. Contenido de carbono para la regeneración no establecida, plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos para cada una de las parcelas permanentes de una hectárea en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	119
Cuadro 3.20. Contenido de carbono para la biomasa de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en parcelas permanentes de una hectárea para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	120
Cuadro 3.21. Contribución a nivel de ecosistema en función del contenido de carbono para los componentes de biomasa aérea, biomasa subterránea, necromasa y suelo (Mg/ha) en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	122
Cuadro 3.22. Proporción de aporte del contenido de carbono (%) de los componentes de biomasa aérea, biomasa subterránea, necromasa y suelo (Mg/ha) en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	123

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Ubicación de los sitios de estudios, sitio 1: Agua Buena de Rincón, sitio 2: Piro, Península de Osa, Costa Rica.....	21
Figura 2.2. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque Primario de Cima de Agua Buena de Rincón (AB-BPC), Península de Osa, Costa Rica.	27
Figura 2.3. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque Primario de Cima de Agua Buena de Rincón (AB-BPC), Península de Osa, Costa Rica.	27
Figura 2.4. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de Ladera de Agua Buena de Rincón (AB-BPL), Península de Osa, Costa Rica..	28
Figura 2.5. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de ladera de Agua Buena de Rincón (AB-BPL), Península de Osa, Costa Rica.	28
Figura 2.6. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario con influencia hídrica de Agua Buena de Rincón (AB-BPIH), Península de Osa, Costa Rica.	29
Figura 2.7. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque Primario con influencia de Agua Buena de Rincón (AB-BPIH), Península de Osa, Costa Rica.	29
Figura 2.8. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque secundario de Cima de Agua Buena de Rincón (AB-BSec), Península de Osa, Costa Rica.	30
Figura 2.9. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque secundario de Cima de Agua Buena de Rincón (AB-BSec), Península de Osa, Costa Rica.....	30
Figura 2.10. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de Piro (PI-BPC), Península de Osa, Costa Rica.	31
Figura 2.11. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de cima de Piro (PI-BPC), Península de Osa, Costa Rica.....	31
Figura 2.12. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de ladera de Piro (PI-BPL), Península de Osa, Costa Rica.....	32
Figura 2.13. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de ladera de Piro (PI-BPL), Península de Osa, Costa Rica.....	32
Figura 2.14. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de influencia hídrica de Piro (PI-BPIH), Península de Osa, Costa Rica.	33
Figura 2.15. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de influencia hídrica de Piro (PI-BPIH), Península de Osa, Costa Rica.	33

Figura 2.16. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque secundario de Piro (PI-BSec), Península de Osa, Costa Rica.	34
Figura 2.17. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque secundario de Piro (PI-BSec), Península de Osa, Costa Rica.	34
Figura 2.18. Diagrama del diseño de las subparcelas utilizadas en el muestreo de necromasa, donde: A. Madera muerta gruesa, B. Madera muerta fina, C. Necromasa gruesa y D. Necromasa fina.....	37
Figura 3.1. Diagrama de abundancia para el rango de especies de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los cuatro tipos de bosque y para todo el sitio en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica.	74
Figura 3.2. Diagrama de abundancia para el rango de especies de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los cuatro tipos de bosque y para todo el sitio en Piro, Península de Osa, Costa Rica.....	75
Figura 3.3. Curvas de acumulación de especies por unidad de área de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos para los diferentes tipos de bosque evaluados en el sitio de Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. (Especies observadas 312)	76
Figura 3.4. Curvas de acumulación de especies por unidad de área de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos para los diferentes tipos de bosque evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica. (Especies observadas 183)	77
Figura 3.5. Proporción de las especies dominantes (> 10 individuos) y raras (< 10 individuos) y su respectiva proporción de abundancia de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos; para los diferentes tipos de bosques y sitios evaluados, Península de Osa, Costa Rica.	79
Figura 3.6. Comportamiento de los estimadores de diversidad a través del índice de entropía de Shannon; para las especies identificadas (incluye las morfoespecies) de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en cada uno de los sitios y tipos de bosques evaluados, Península de Osa, Costa Rica.....	81
Figura 3.7. Comportamiento de los estimadores de diversidad a través del índice inverso de Simpson de las especies identificadas (incluye la morfoespecies) de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en cada uno de los sitios y tipos de bosques evaluados, Península de Osa, Costa Rica.....	81
Figura 3.8. Diversidad de especies de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos para cada tipo de bosque y los sitios de Agua Buena y Piro, diversidad de orden 0 (Riqueza de especies), diversidad de orden 1 (Índice exponencial de Shannon, Chao et al, 2013) y diversidad de orden 2 (Índice inverso de Simpson, utilizando el estimador MVUE, Chao y Shen, 2010), Península de Osa, Costa Rica.	82

Figura 3.9. Análisis de rarefacción utilizando los números de Hill (0, 1 y 2) de las especies de árboles, palmas y bejucos con $Dap \geq 10$ cm; para los diferentes tipos de bosque evaluados en el sitio de Agua Buena. El orden 0 de Hill representa la riqueza de especies, el orden 1 de Hill representa el número efectivo de especies raras y el número 2 de Hill representa el número efectivo de especies abundantes. Las líneas continuas representan la interpolación con los datos observados y las líneas de puntos representan la extrapolación al doble de los individuos registrados para cada bosque. Las áreas sombreadas son los intervalos al 95% de confianza, Península de Osa, Costa Rica.....	83
Figura 3.10. Análisis de rarefacción utilizando los números de Hill (0, 1 y 2) de las especies de árboles, palmas y bejucos, de los individuos con $Dap \geq 10$ cm; para los diferentes tipos de bosque evaluados en el sitio de Piro. El orden 0 de Hill representa la riqueza de especies, el orden 1 de Hill representa el número efectivo de especies raras y el número 2 de Hill representa el número efectivo de especies abundantes. Las líneas continuas representan la interpolación con los datos observados y las líneas de puntos representan la extrapolación al doble de los individuos registrados para cada bosque. Las áreas sombreadas son los intervalos al 95% de confianza, Península de Osa, Costa Rica.....	84
Figura 3.11. Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) para la ordenación de los diferentes tipos de bosque; basado en el índice de disimilaridad de Bray-Curtis usando las abundancias de las especies de árboles, palmas y bejucos de los individuos con $Dap \geq 10$ cm en los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	87
Figura 3.12. Índice de valor de importancia para las 10 especies con mayor peso ecológico de los individuos con $Dap \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.	92
Figura 3.13. Índice de valor de importancia para las 10 especies con mayor peso ecológico de los individuos con $Dap \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica.....	93
Figura 3.14. Distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.....	95
Figura 3.15. Distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica.	95
Figura 3.16. Histograma de la distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.	96

Figura 3.17. Histograma de la distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica.	96
Figura 3.18. Distribución de los individuos en función del diámetro con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos a través del gráfico de violín en los diferentes bosques evaluados en parcelas permanentes de medición en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	97
Figura 3.19. Distribución del área basal por clase diamétrica de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.	98
Figura 3.20. Distribución de las abundancia absoluta y sus valores de correlación para la regeneración natural de plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos en cada una de las parcelas permanentes de una hectárea para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	100
Figura 3.21. Tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para abundancia de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, que comprende todo el periodo de evaluación, con tres mediciones entre el 2012 y el 2018 en unidades permanentes de medición de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	105
Figura 3.22. Principales causas de mortalidad para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, durante la ejecución de las mediciones entre el 2012 y el 2018 en unidades permanentes de medición de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	107
Figura 3.23. Distribución del crecimiento expresado en térmicos del incremento corriente anual (ICA), su error estándar (E.E.) y el incremento promedio (línea horizontal) de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, para los intervalos de tiempo que corresponde a todo el periodo de evaluación en parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque evaluados en Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.	112
Figura 3.24. Distribución del crecimiento expresado en térmicos del incremento corriente anual (ICA), su error estándar (E.E.) y el incremento promedio (línea horizontal) de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, para los intervalos de tiempo que corresponde a todo el periodo de evaluación en parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque evaluados en Piro, Península de Osa, Costa Rica.	113
Figura 3.25. Gráfico de cajas del contenido carbono orgánico del suelo (Mg/ha) de las profundidades evaluadas en las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	116

Figura 3.26. Contenido de carbono (Mg/ha) en los componentes de la necromasa para las parcelas permanentes de una hectárea; entre los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	117
Figura 3.27. Proporción de la fracción de carbono (%) contenido en los componentes de la necromasa en las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	118
Figura 3.28. Diagrama de barras del contenido de carbono para la regeneración no establecida, plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos para cada una de las parcelas permanentes de una hectárea en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	120
Figura 3.29. Distribución del aporte del contenido de carbono (Mg/ha) expresado en forma del perfil vertical (desde el suelo, hasta el vuelo), de los componentes de suelo, necromasa y biomasa aérea y subterránea (Fustales, latizales, brinzales y plántulas) en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	124
Figura 3.30. Distribución del contenido de carbono (Mg/ha) en la biomasa aérea y subterránea para las familias botánicas de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos, para los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	125
Figura 3.31. Distribución del contenido de carbono (Mg/ha) en la biomasa aérea y subterránea por clase diamétrica considerando los individuos con $D_{ap} \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos, para los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	126
Figura 3.32. Distribución del contenido de carbono (Mg/ha) en la biomasa aérea para los pisos que conforman el perfil vertical del bosque, considerado los individuos con $D_{ap} \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos, para los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.	127

1 INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales se enmarcan en el contexto de conservación de la biodiversidad como uno de los ecosistemas terrestres biológicamente diversos y ecológicamente complejos (Wright, *et al.*, 2006; Laurence, 2007 y Gardner *et al.*, 2009), estos ecosistemas presentan una fragilidad a los cambios, principalmente por la pérdida de hábitat por deforestación, la fragmentación, el aprovechamiento desmedido de sus recursos y la degradación ambiental (Achard *et al.*, 2002 , Wright, 2005 , Gibson *et al.*, 2011). Los bosques tropicales cubren alrededor del 10% de los ecosistemas terrestres, sin embargo por su complejidad biológica, se estima que estos contienen más del 50% de las especies vivas del mundo (Wilson, 1988). Dentro del marco de estos ecosistemas, los bosques neotropicales se consideran entre los más ricos del mundo (Gentry, 1988; Balslev *et al.*, 1998). Costa Rica ha realizado intensos esfuerzos por crear políticas que permitan una adecuada conservación de estos ecosistemas, de acuerdo a su superficie terrestre, este país cubre el 0,03% (de la superficie global, pero se estima que su diversidad contiene aproximadamente el 3,9% de la riqueza mundial de especies (Kappelle *et al.*, 2003). La Península de Osa y sus zonas adyacentes está dentro de las áreas de mayor riqueza para Costa Rica, alberga alrededor del 2,5% de la biodiversidad mundial y más del 50 % de la biodiversidad de Costa Rica y representa unos de los sitios más biodiversos del neotrópico (Allen, 1956; Thomsen, 1997; Quesada *et al.*, 1997; Barrantes *et al.*, 1999; Wanek *et al.*, 2008 y Cornejo, *et al.*, 2012). La Península de Osa por sus características complejas y aislamiento con respecto a otras áreas de bosques, representan un espacio geográfico con bosque húmedos tropicales de la flora y fauna mesoamericana, por lo que su permanencia en el tiempo con la integridad ecológica que encierra en sus ecosistemas se transforma en una meta fundamental dentro de las acciones de conservación futura de los bosques tropicales mesoamericanos.

Además de su biodiversidad, los bosques húmedos tropicales juegan un papel preponderante en el ciclo global del carbono (Brown *et al.*, 1992 y Brown 1997, Myers *et al.* 2000, Feldpausch *et al.*, 2012, Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019). Se estima que la emisión de carbono por pérdida y degradación de bosques se encuentra entre 12-20% aproximadamente (van der Werf *et al.*, 2009, Feldpausch *et al.*, 2012, Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019). Por otro lado, además de su rol como reservorio de carbono y conservación de la biodiversidad, los bosques tropicales juegan un papel preponderante como medio provisor de agua y energía, por lo que su pérdida gradual ha causado un fuerte impacto en la biodiversidad, suministro de agua y en los patrones climáticos globales

(Houghton, 2005). A escala local, este fenómeno ha afectado aspectos medulares como la recarga de agua, el control sobre la erosión, la producción de madera, de productos comestibles y el entretenimiento (Malhi y Phillips 2004, Clark *et al.*, 2010).

Los bosques y sus múltiples y complejas formaciones están constantemente acechados, por un lado, por la extracción de sus recursos sin un plan de gestión que medie su aprovechamiento, y por otra parte, por el cambio de uso del suelo para volver tierras forestales a sitios agrícolas o dar paso a elementos complejos de infraestructura humana. Frente a esta realidad se presenta un nuevo panorama a nivel mundial, donde se valoran los bosques por los beneficios que brindan dentro del marco de los servicios ecosistémicos (MEA, 2005). Por lo que la pérdida gradual de los bosques tropicales, representan un efecto directo sobre el suministro de estos servicios, ya que, tendrá influencia sobre la merma y calidad de los flujo de agua y suministro de recursos que provienen de su biodiversidad, pero del mismo modo dejaran de ser reservorios de carbono y antes de conservar estos en su biomasa, sus tierras serán expuestas a procesos de degradación.

El entendimiento de los mecanismos responsables de la alta biodiversidad y la dinámica poblacional de los bosques tropicales se vuelve en un conocimiento transcendental como insumo para una buena gestión y conservación de la biodiversidad. El rol e importancia de la diversidad de especies en el control y la permanencia de comunidades y la dinámica de los ecosistemas ha sido foco de estudio y de un amplio debate, y este ha tomado mucha relevancia por las alertas generadas en muchas investigaciones que la relacionan con los efectos del cambio climático y la estabilidad de los ecosistemas, por lo que investigaciones en torno a la relación de riqueza de especies, dinámica, estructura y riqueza funcional han cobrado gran importancia (Fonseca y Ganade 2001). Los bosques tropicales son ecosistemas dinámicos que se encuentran sujetos a la influencia de diversos procesos ecológicos y climáticos (Scatena 2002); se caracterizan por su alta diversidad y por la presencia de pocas especies dominantes a escala local (Hubbell y Foster 1986). Buscar mecanismos que permitan comprender los cambios potenciales en la dinámica de la composición florística y las métricas estructurales de la formaciones forestales, serán medios futuros para entender los procesos endógenos y exógenos que repercuten en su estabilidad. Aunque una de las limitantes es que estos bosques se encuentran en una gran extensión espacial, por lo que su monitoreo se vuelve en un desafío científico con amplias restricciones técnicas y operacionales, pero muchas veces bajo claros enfrentamientos políticos y sociales.

El monitoreo a largo plazo y de alta calidad se transforma en una herramienta fundamental que nos permita analizar los cambios en un conjunto de indicadores para describir cómo se comportan las comunidades a lo largo del tiempo (McGill et al., 2006; Violle et al., 2014). Existe una necesidad de contar con sistemas de monitoreo que permitan explicar y comprender las diversas interrogantes que amenazan hoy en día la conservación de los ecosistemas naturales. En el caso de los trópicos, los ecosistemas compuestos por masas de bosques naturales que mantienen una buena integridad ecológica deben considerarse como prioritarios para la conservación, en especial por la variedad de servicios ecosistémicos que ofrecen a la sociedad, como su alta biodiversidad, capacidad de almacenamiento y captura de carbono, y por constituir hábitat claves para la conectividad de poblaciones de especies en corredores biológicos, entre otros. El uso de unidades permanentes de medición para el monitoreo continuo como medida de muestreo es altamente reconocido por los investigadores en todo el mundo. Se puede mencionar la información sobre los posibles efectos del cambio global a partir de sitios de monitoreo a largo plazo, donde las parcelas permanentes en bosques tropicales durante los últimos 30 años han aportado información relevante sobre cambios en variables como tasas de crecimiento de especies de árbol (Clark *et al.*, 2010), mortalidad y natalidad de árboles (Clark, 2000) y en la acumulación de biomasa arriba del suelo. De la misma manera, estudios a largo plazo hoy tratan de ver como los efectos potenciales del cambio climático, y más directamente cómo las variaciones climáticas a nivel local tienen relación con la dinámica interna del ecosistema. Así como, esclarecer cómo el efecto prolongado de periodos más extensos de déficit hídrico en el suelo afecta a aquellos árboles grandes del dosel superior o emergentes por riesgo de un eficiente traslado de sus flujos a través del floema y xilema (McDowell y Allen, 2015; Rowland *et al.*, 2015). Otras evidencias han permitido conocer como estos bosques están respondiendo a fluctuaciones climáticas, donde las tasas de mortalidad ha aumentado notablemente al efecto de eventos por sequía, causando pérdidas temporales en biomasa (Brienen *et al.*, 2015; Feldpausch et al., 2016; Phillips *et al.*, 2009 y Zuleta *et al.*, 2017).

Es evidente que la conservación de los bosques tropicales hoy en día es más compleja en especial por la constante presión de convertir tierras con cobertura forestal a otros usos antropogénicos. Los estudios de la caracterización de la vegetación que presentan los ecosistemas nos permiten obtener información sobre la presencia y dinámica poblacional de las especies. La caracterización local de la vegetación representa el primer paso hacia el entendimiento de la estructura y dinámica, siendo este un paso fundamental que permite comprender los aspectos ecológicos y

climáticos que dieron origen a estas formaciones boscosas (Bawa y Mcdade, 1994). Por lo cual, es de relevancia que se requieren buscar los medios adecuados de conservación de ecosistemas naturales que permitan asegurar la permanencia y suministro de bienes y servicios en el espacio y el tiempo. De tal manera que se hace necesario buscar mecanismos de entendimiento sobre la organización y funcionamiento de las comunidades vegetales, su relación con su medio, los cambios a través del tiempo y el aporte de su diversidad a la estabilidad ecológica del medio ambiente.

No podemos dejar de lado que existen muchas iniciativas que han contribuido a generar información valiosa sobre aspectos relevantes de la dinámica de los ecosistemas forestales, sin embargo, dada la complejidad que presentan estos ecosistemas y las presiones antropogénicas y globales a que están expuestas, estas acciones son todavía insuficientes para una buena y acertada conservación de la biodiversidad. De tal manera, se requieren de nuevas iniciativas que permitan una caracterización local de la vegetación; viendo ésta a nivel espacial y temporal. Lo anterior representa el primer paso hacia el entendimiento de la dinámica florística y estructural de las formaciones forestales. Además, los estudios enfocados en la caracterización de la vegetación permitirán esclarecer interrogantes como la presencia de las especies y los tipos de asociaciones florísticas que se relacionan entorno a estas (Bawa y Mcdade, 1994). El poder contar con una línea base de monitoreo a través de parcelas permanentes de medición, será una herramienta para lograr obtener información temporal y espacial de formaciones forestales en la Península de Osa, ofrecerá una oportunidad de conocer de una manera más acertada el estado de la biodiversidad, sus múltiples y complejos cambios ecológicos que suceden en el tiempo y servirá como fuente de información para correlacionar su estado con las variaciones climáticas locales y las presiones sociales a que son expuestos estos recursos.

La siguiente investigación se enfocará a caracterizar la dinámica de ecosistemas de formaciones forestales en función de la diversidad florística, estructura forestal, los cambios espacio-temporales y el rol del carbono contenido en la biomasa, necromasa y suelos, en los sitios de Agua Buena de Rincón y Piro, en la Península de Osa, Costa Rica. De esta manera se busca comprender el aporte que hacen estos bosques en cuanto a la diversidad de árboles, palmas y bejucos con un diámetro ≥ 10 cm de Dap, así como determinar las diferencias espacio-temporales en los componentes vegetacionales, la dinámica del crecimiento, los procesos ecológicos por mortalidad y reclutamiento, la cuantificación del carbono contenido en la biomasa aérea y

subterránea y suelo que caracterizan las formaciones forestales en la Península de Osa, Costa Rica.

Dentro de los alcances de la investigación en función de sus metas se buscará:

- a. Describir y comparar los componentes vegetacionales para aquellas especies de árboles, palmas y bejucos con un diámetro ≥ 10 cm de Dap, en función de su estructura, composición florística, riqueza de especies y diversidad con el fin de comprender la influencia de los factores a nivel de sitio sobre la presencia de las especies.
- b. Comprender la dinámica de las especies presentes mediante la cuantificación y comparación de los patrones de crecimiento en función de su estructura y la relación de estos con el sitio y el tipo de bosque.
- c. Estimar y comparar la productividad en función de la cuantificación del carbono contenido en la biomasa, necromasa y suelo y su distribución en las formaciones forestales, con el fin de comprender la dinámica del carbono a nivel de ecosistema.
- d. Comprender la dinámica de la biodiversidad de los bosques primarios y secundarios evaluados, como un medio para entender el rol e importancia de los bosques en la Península de Osa como estrategia de conservación.

2 METODOLOGÍA

2.1 Descripción de la zona de estudio

El sitio de estudio comprende la Península de Osa (figura 1), que forma parte del Área de Conservación Osa (ACOSA) y es de gran importancia ecológica porque protege parte de los últimos remanentes de bosque lluvioso tropical de la vertiente del Pacífico de América Central. En cuanto a su diversidad se caracteriza por presentar una diversidad alta de plantas y vida silvestre (Barrantes *et al.*, 1999 y Wanek *et al.*, 2008). Presenta un endemismo de 4,8% de su flora y el 25% de las especies de árboles es endémica del centro y sur de Mesoamérica, presentando una fuerte afinidad florística con la región noroccidente de América del Sur (Cornejo, *et al.*, 2012). Se caracteriza por poseer bosques muy húmedos tropicales y bosques húmedos premontanos tropicales (Holdridge, 1978). Posee una elevación máxima de 782 msnm en Cerro Rincón y se caracteriza por contar con sectores de topografía abrupta y quebrada, así como sectores planos con humedales. De acuerdo a la capacidad de uso del suelo, aproximadamente un 70% de las tierras tienen capacidad de uso forestal (Maldonado 1997).

La geomorfología en la zona es compleja, desde sitios aluviales y planicies formadas por sedimentos a tierras altas escarpadas producidas por la actividad tectónica con crestas estrechas y largas pendientes empinadas (Gilbert *et al.*, 2016; Weissenhofer y Huber, 2005). La región está dominada por el basalto y litologías de piedra caliza, con inceptisoles, ultisoles y molisoles como los suelos más abundantes en los sitios de estudio (Alvarado y Mata, 2016; Gilbert *et al.*, 2016). Su formación geológica está constituida de materiales del periodo Cretácico, Terciario y Cuaternario y representa una porción considerable del arco externo de Centroamérica meridional, que se originó por la consolidación de una serie de islas volcánicas y el levantamiento tectónico causado por la subducción de las Placas Cocos bajo la Placa Caribe (Lew, 1983)

La precipitación anual oscila entre 3420 y 6840 mm, en zonas altas se registran oscilaciones anuales de los 5,500 – 6,000 mm o más en los picos de las montañas de la península y en la zona costera (Gilbert *et al.*, 2016). Las precipitaciones muestran variación estacional, con una estación lluviosa de mayo a diciembre, y cuatro meses de precipitación reducida, de enero a marzo. La temperatura media anual oscila entre 25 y 27 ° C (Weissenhofer *et al.*, 2008). Kappelle *et al.*, (2003) describen que se manifiestan varios tipos de clima en la Península de Osa, se encuentra el clima muy húmedo, caliente; con una corta estación seca (menor a 35 días) y registra algunos

sitios con una estación seca de enero a marzo. Los picos de precipitación se presentan en los meses de septiembre y octubre, manifestándose principalmente en la tarde y primeras horas de la noche (Kappelle *et al.*, 2003). Su humedad relativa presenta variaciones durante el año y alcanza valares máximos de 90% durante la época lluviosa (Soto y Jiménez, 1993).

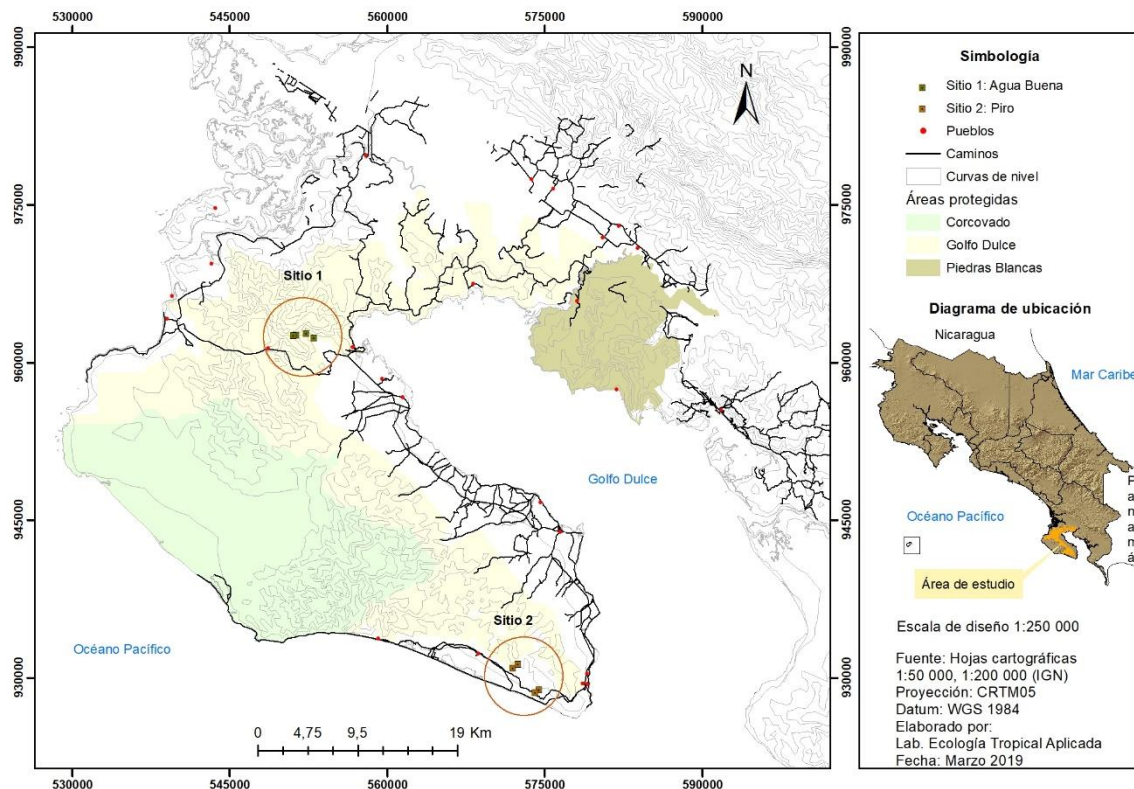


Figura 2.1. Ubicación de los sitios de estudios, sitio 1: Agua Buena de Rincón, sitio 2: Piro, Península de Osa, Costa Rica.

2.2 Selección de sitios y los diferentes tipos de formaciones forestales

Para la caracterización de la dinámica y estructura de los componentes vegetacionales que comprenden los ecosistemas de bosque húmedo tropical en la Península de Osa de Costa Rica, se seleccionaron cuatro diferentes tipos de formaciones forestales en dos sitios de investigación, siendo los sitios, Agua Buena de Rincón y Piro, territorios localizados en el sector noroeste y sureste de la península de Osa. En cada sitio objeto de estudio se pudieron identificar cada uno de los cuatro tipos de bosques objetivo. Para la selección y ubicación los cuatro tipos de bosques se siguieron criterios sugeridos por: Clark y Clark (2000) y Weissenhofer *et al.*, (2001), criterios

que tomaron en cuenta aspectos como: la fisiografía del terreno, el grado de madurez del bosque, su pendiente y su cercanía con redes hídricas como ríos y/o quebradas. De esta manera se tienen las siguientes tipos de formaciones forestales:

- a. **Bosque primario de cima:** Serán aquellos sitios con un bosque maduro y que su fisiografía está asociada a los sitios más altos de la montaña o cordillera o punto de expresión máxima en cuanto a la altitud del terreno.
- b. **Bosque primario de ladera:** Son aquellos sitios que presentan algún grado de pendiente y que su extensión es lo largo de la ladera de montaña.
- c. **Bosque primario con influencia hídrica:** Serán aquellos bosques primarios que se adyacentes de un río o quebrada e independientemente de su fisiografía.
- d. **Bosque secundario:** Serán sitios en recuperación por presencia de regeneración natural y que se encuentra en algún estadio de sucesión natural.

Se establecieron parcelas de cima en bosques primarios que crecen en las colinas con una fisiografía de plana a ondulada y bien drenadas (300-400 m.s.n.m.), expuestas a la acción del viento y la lluvia. Las parcelas de ladera se establecieron en bosques primarios que crecen en pendientes empinadas (25-35°) y con buen drenaje. Las parcelas de bosque primario con influencia hídrica se establecieron adyacentes a lo largo de ríos y quebradas en el fondo de pendientes pronunciadas. Las parcelas en bosques secundarios se establecieron en áreas que en un pasado se había eliminado el bosque para uso antropogénico de sus tierras y que posterior a su aprovechamiento fueron abandonadas, esto hace aproximadamente unos 25-40 años según consulta con sus propietarios, generalmente estos bosques se ubicaban en pendientes de moderadas a suaves. Los bosques secundarios estaban situados en posiciones topográficas accesibles y no tenían correspondencia con la topografía considerada en la selección de los bosques primarios. Sin embargo, los bosques secundarios se incluyeron en este estudio debido a su importancia en la región, donde cubren alrededor del 10% del paisaje (Weissenhofer *et al.*, 2008). En cada tipo de bosque se estableció una parcela permanente de medición del tamaño de una hectárea y siguiendo los estándares de Alder y Synnott (1992) y que se encuentra basado en manual de procedimientos de parcelas permanentes para bosques tropicales de T.J. Synnott, (1979). La forma de la parcela se adaptó a la fisiografía del terreno, desde formas regulares (100 x 100 m) a formas irregulares, especialmente en el caso de los bosques primarios de influencia hídrica, donde la forma de la parcela se adaptó a las condiciones topográficas del terreno y a la línea del cuerpo de agua. Para el establecimiento y seguimiento del monitoreo continuo en las

parcelas permanentes de medición se utilizó la metodología de Monitoreo de Parcelas Permanentes de Medición en Bosque Tropicales propuesta por T.J. Synnott, (1979), así como el Protocolo de establecimiento y medición de Parcelas Permanentes de Muestreo en Bosque Natural (Sánchez, 2011) y el Protocolo para la ubicación y mantenimiento de las parcelas permanentes para el monitoreo continuo de los bosques de Costa Rica (Morera y Barquero, 2008). A continuación se resume algunos de los principales criterios y procesos para el establecimiento y seguimiento de las parcelas en campo.

2.3 Establecimiento de las parcelas permanentes de muestreo.

a. Tamaño y forma de las parcelas

Las parcelas tienen un área de una hectárea (10000 m²), estableciendo cada una de ellas siguiendo los criterios previamente preestablecidos. Se revisó información cartográfica, imágenes y se realizaron consultas a los dueños de las áreas seleccionadas, una vez en campo, se realizaron recorridos previos siguiendo los puntos de coordenadas preliminarmente seleccionadas, una vez en el punto, se revisó a detalle que el sitio correspondiera con la formación forestal, la fisiografía, pendiente y criterios de uniformidad del bosque.



b. Demarcación de las parcelas

Para la demarcación de cada parcela se utilizaron tubos de PVC (policloruro de vinilo) de dos tamaños: de tres pulgadas para las esquinas, estos tienen una longitud de 2 m y se entierran 0,5 m aproximadamente para dar una adecuada firmeza; para el marcaje interno de los vértices de las subparcelas se utilizaron un total de 117 tubos de PVC de ½ pulgada en cada vértice de las subparcelas de 10 x 10 metros. Para el levantamiento de la información y seguimiento, cada parcela se dividió en subparcelas de 10 x 10 m (100 m²) con el fin de facilitar la toma de datos.



c. Levantamiento de información

En cada parcela permanente de medición (PPM) se registraron todos los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos. A cada individuo se le registro el diámetro a la altura del pecho (Dap cm) por medio de una cinta diamétrica, en caso de presencia de gambas o contrafuertes se midió el diámetro 30 cm arriba de la terminación del efecto de las mismas; en muchos casos se utilizó una escalera de ocho metros para llegar al punto de medición más uniforme en cuanto al fuste, se midió la altura total en metros a través del hipsómetro vertex IV Haglof y Transponder T3, de todos los individuos y se tomaron sus coordenadas X – Y.



d. Marcación en campo de los individuos

Se colocó una placa de aluminio con el número de cada individuo 30 cm arriba del punto de medición del diámetro por medio de un clavo. El mismo no se introdujo en su totalidad con el fin no a afectar el crecimiento del árbol. Además, se pintó con una pintura resistente al agua y exposición solar el punto de medición del diámetro, esto para darle seguimiento en las mediciones sucesivas. Cada individuo fue identificado mediante un número que corresponde a la identificación en una placa de aluminio, esta placa se colocó 20 cm arriba del punto de medición, en el caso de árboles donde se midió el árbol en una posición superior por la presencia de gambas, se le colocó doble placa (arriba y abajo). Además, se marcó el número con pintura en forma vertical en el fuste de forma clara que permita una mayor facilidad y visibilidad de trabajo en la parcela.



e. Ubicación de los árboles dentro de cada subparcela.

Para cada individuo se asignaron las coordenadas "X" y "Y", partiendo de coordenadas 0° - 0°; tomando como referencia el punto central del fuste. Estas coordenadas serán registradas en metros de acuerdo a la subparcela de trabajo y posteriormente en trabajo de oficina se referencia cada individuo a una coordenada de un punto referencia de la esquina de la parcela y que han sido registradas sus coordenadas de latitud y longitud mediante el uso de un sistema de posicionamiento global (GPS).



f. Identificación taxonómica de los individuos de árboles, palmas y bejucos.

Posterior al marcaje de la parcela y los individuos se prepara una planilla de campo que contiene el registro de todos los individuos registrados en la parcela con su respectivo número y ubicación. Se realizaron giras al campo para la respectiva revisión y colecta de las muestras botánicas. Las muestras de plantas se recolectaron para identificación taxonómica y se depositaron en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ). Los nombres taxonómicos siguen los aceptados en la base de datos de Tropicos del Jardín Botánico de Missouri (www.tropicos.org). Cada individuo fue identificado a nivel de familia, género y especie. En aquellos casos que no se logró una clara identificación, pero fue posible diferenciar esta muestra de todos los registros, estas fueron consideradas como morfoespecies, otros individuos no identificados se conservó en la lista pero sin criterio taxonómico, esperando que en las mediciones sucesivas poder coleccionar muestras a nivel de hojas, flores y frutos que permitieran una claridad en su identificación en especial con aquellas familias botánicas que presentan un grado de complicación en la diferenciación entre especies.



g. Levantamiento de la información de la fisiografía de la parcela permanente de medición.

Para realizar posteriores mapas de curvas de nivel que expresan la fisiografía de la parcela fue necesario levantar la información de campo sobre las pendientes entre las líneas de medición de la grilla de 10 x 10. Para la medición de la pendiente se utilizó un clinómetro Suunto y la pendiente se midió en términos de porcentaje dependiendo de su expresión positiva o negativa. Para el levantamiento de la información y seguimiento, cada parcela se dividió en subparcelas de 10 x

10m (100 m²) con el fin de facilitar la toma de datos. Para el levantamiento de la pendiente se utilizaron las distancias entre los vértices de la grilla de las subparcelas de 10 x 10 m. Toda esta información fue ingresada en una plantilla Excel y posteriormente mediante la ayuda del programa “Surfer”, usando la interpolación por el método de Kriging se construye el modelo de elevación espacial, posteriormente esta información es trasladada al programa “ArcGIS” para que se generen los mapas de cada uno de las parcelas permanentes de medición con sus respectivas subparcelas y las curvas de nivel que reflejen su fisiografía.

h. Planillas de campo para la toma de datos:

1. Para la información relacionada a la ubicación de la parcela.

Nombre del sitio	Código PPM	Coordenadas							
		Esquina 1		Esquina 2		Esquina 3		Esquina 4	
		Lat	Long	Lat	Long	Lat	Long	Lat	Long

2. Para la toma de datos referente a los individuos.

Código PPM	Nº Subp	Nº ind	Especie	X	Y	Dap (cm)	H (m)	Hábito	Causa de mortalidad	Observaciones

X, Y: se refiere a la ubicación del árbol con respecto a un eje central que se tomará en la esquina de inicio de la subparcela. subp = Subparcela y Ind = Individuo

3. Para la información relacionada a la fisiografía de la parcela.

Nombre del sitio	Código PPM	Línea	Nº vértice	X	Y	Z

Nº de vértice: Se refiere a cada punto de los vértices internos y externos de la grilla de las subparcelas que conforman la parcela.

2.4 Mapas y diagramas de las parcelas permanentes de medición

2.4.1 Mapas y diagramas para las parcelas de medición en el sitio de Agua Buena de Rincón

Con la información de campo relacionada a la fisiografía del terreno y la ubicación de las subparcelas se construyeron los mapas correspondientes las parcelas permanentes de medición de cada uno de los sitios de investigación.

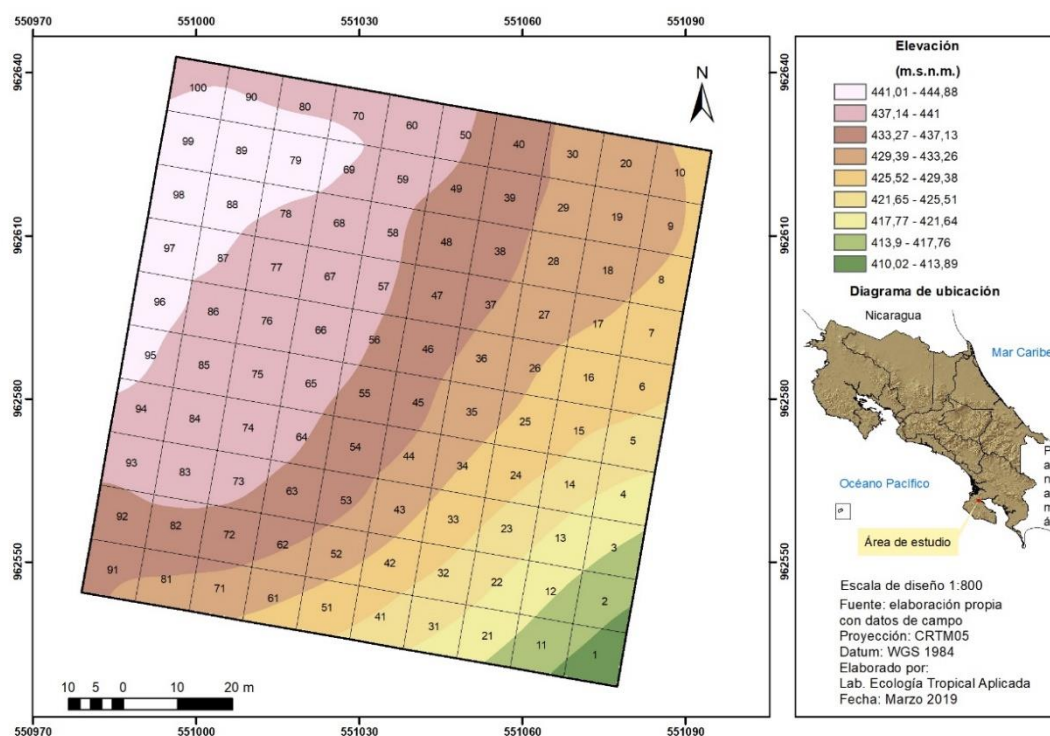


Figura 2.2. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque Primario de Cima de Agua Buena de Rincón (AB-BPC), Península de Osa, Costa Rica.

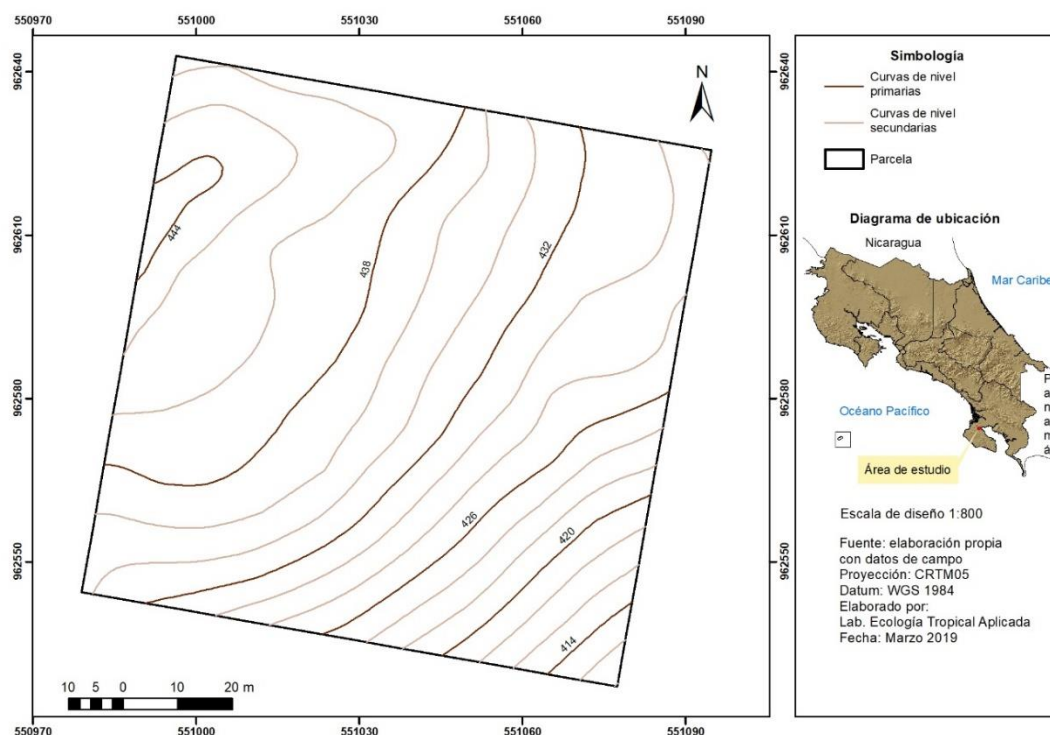


Figura 2.3. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque Primario de Cima de Agua Buena de Rincón (AB-BPC), Península de Osa, Costa Rica.

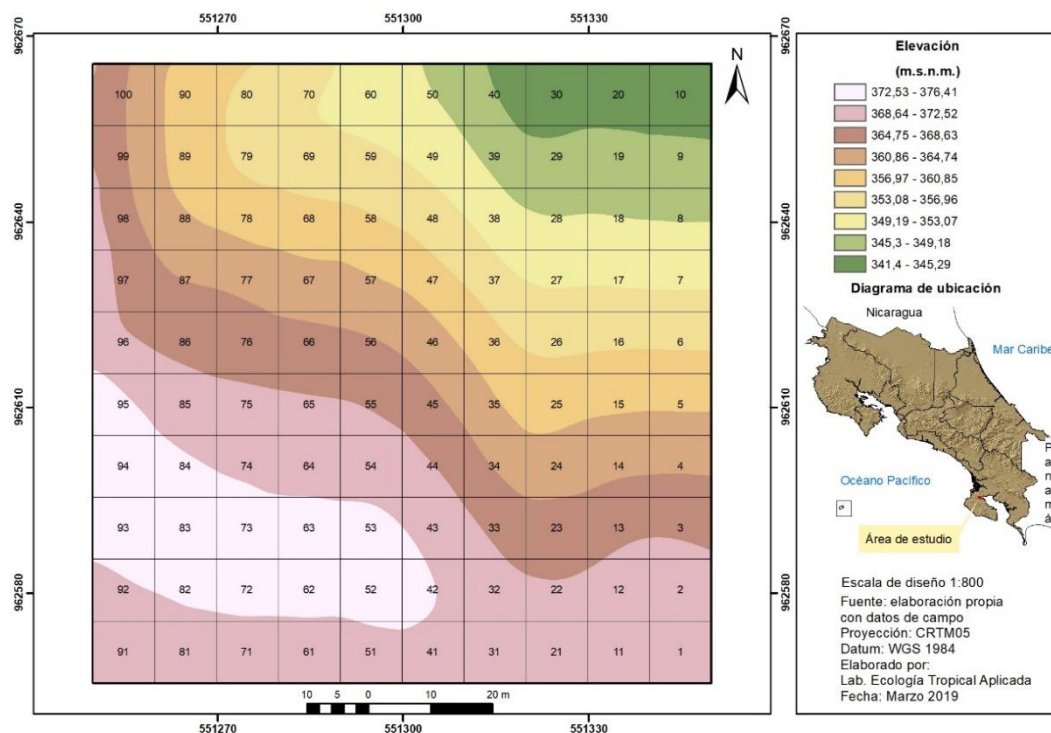


Figura 2.4. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de Ladera de Agua Buena de Rincón (AB-BPL), Península de Osa, Costa Rica.

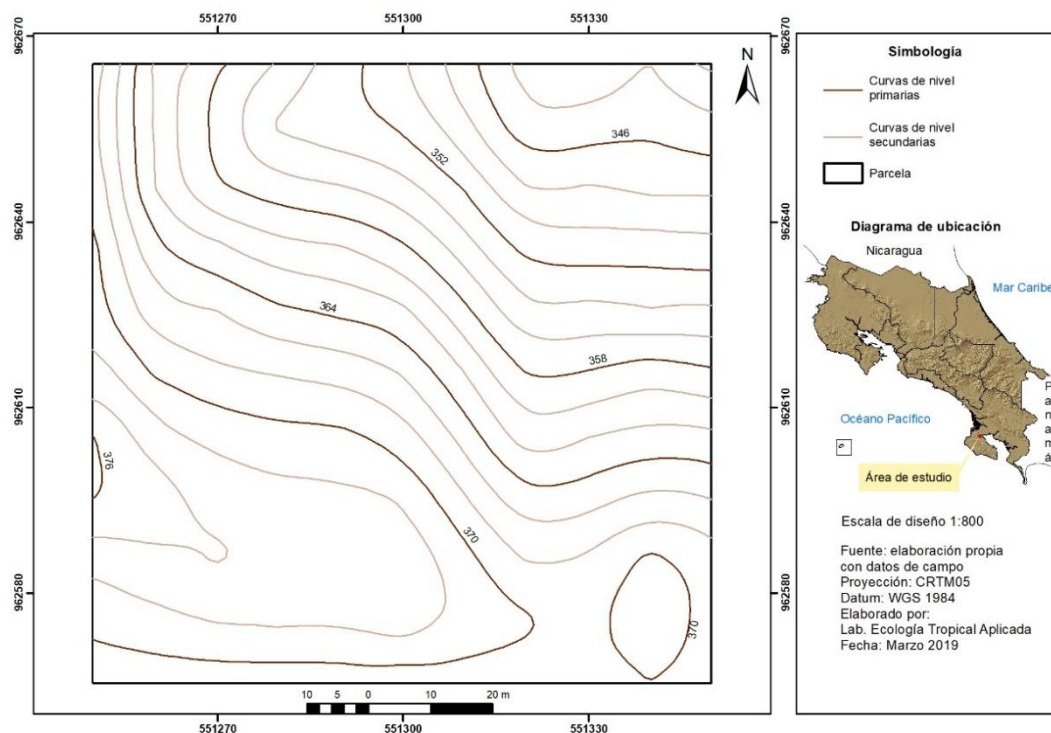


Figura 2.5. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de ladera de Agua Buena de Rincón (AB-BPL), Península de Osa, Costa Rica.

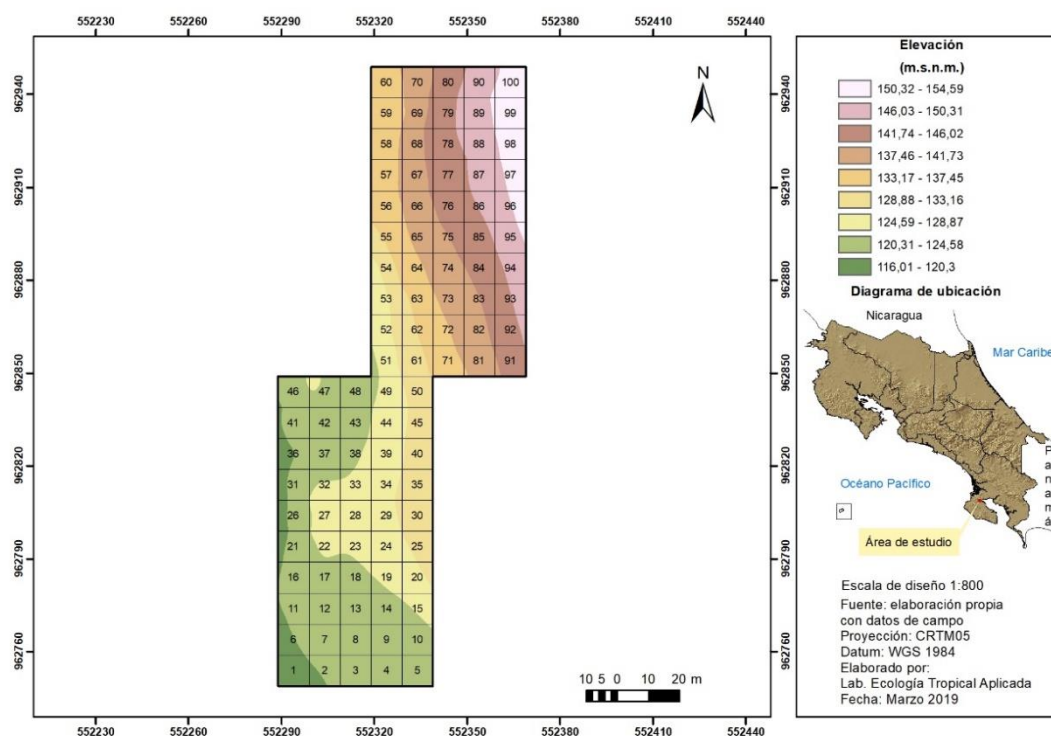


Figura 2.6. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario con influencia hídrica de Agua Buena de Rincón (AB-BPIH), Península de Osa, Costa Rica.

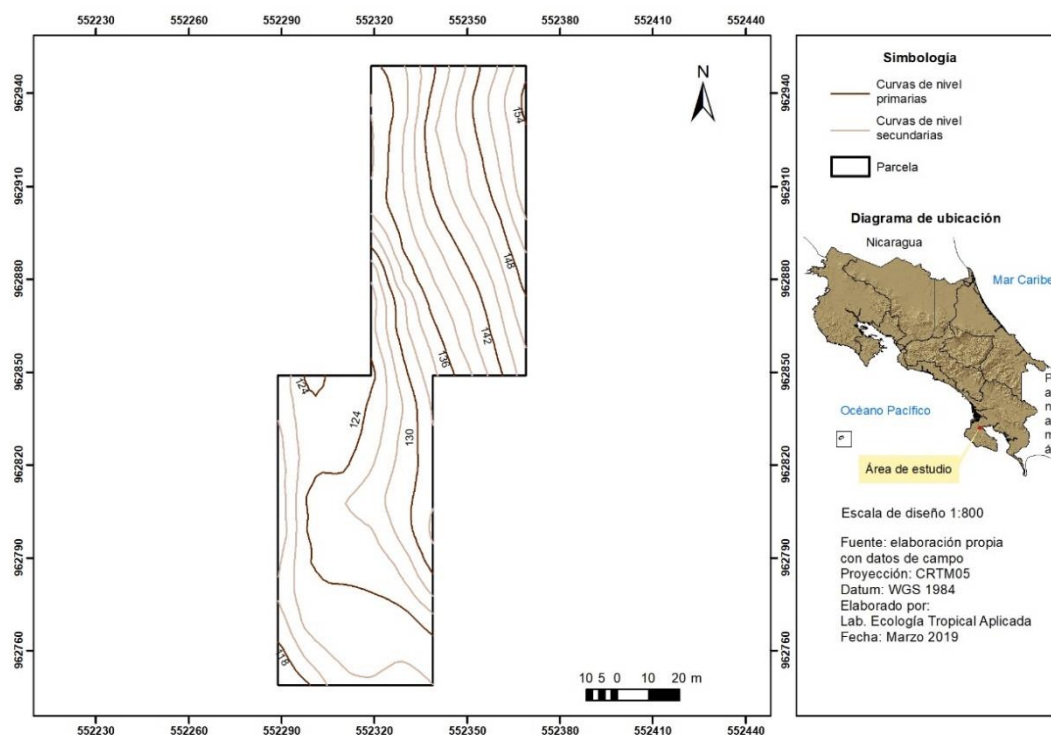


Figura 2.7. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque Primario con influencia de Agua Buena de Rincón (AB-BPIH), Península de Osa, Costa Rica.

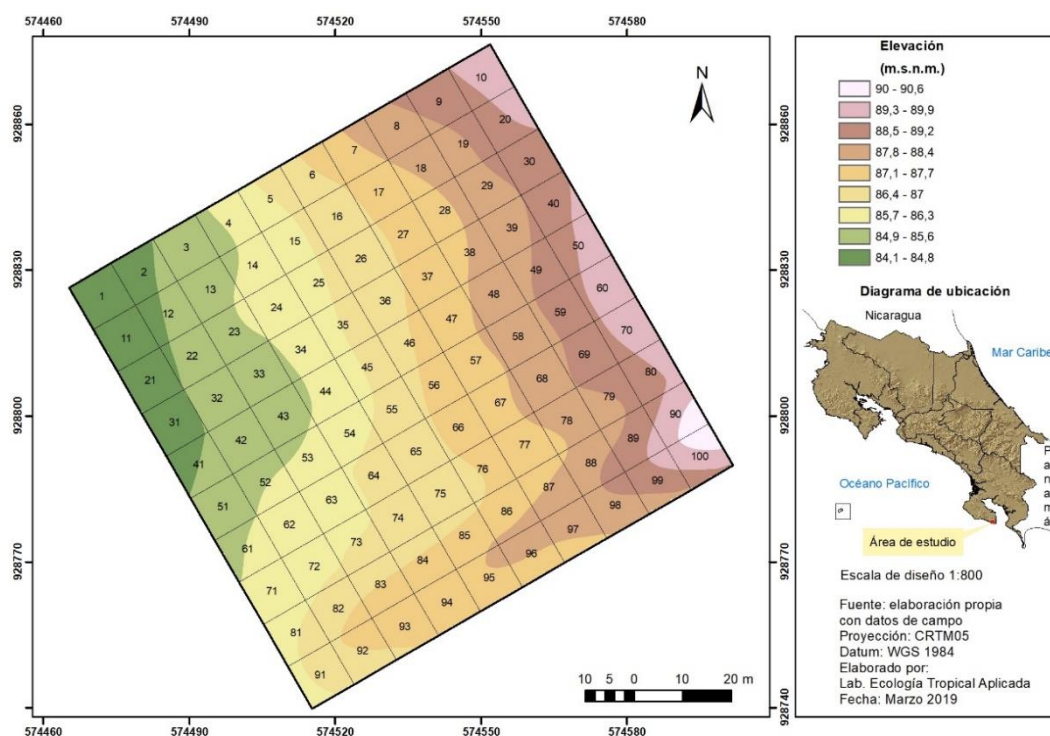


Figura 2.8. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque secundario de Cima de Agua Buena de Rincón (AB-BSec), Península de Osa, Costa Rica.

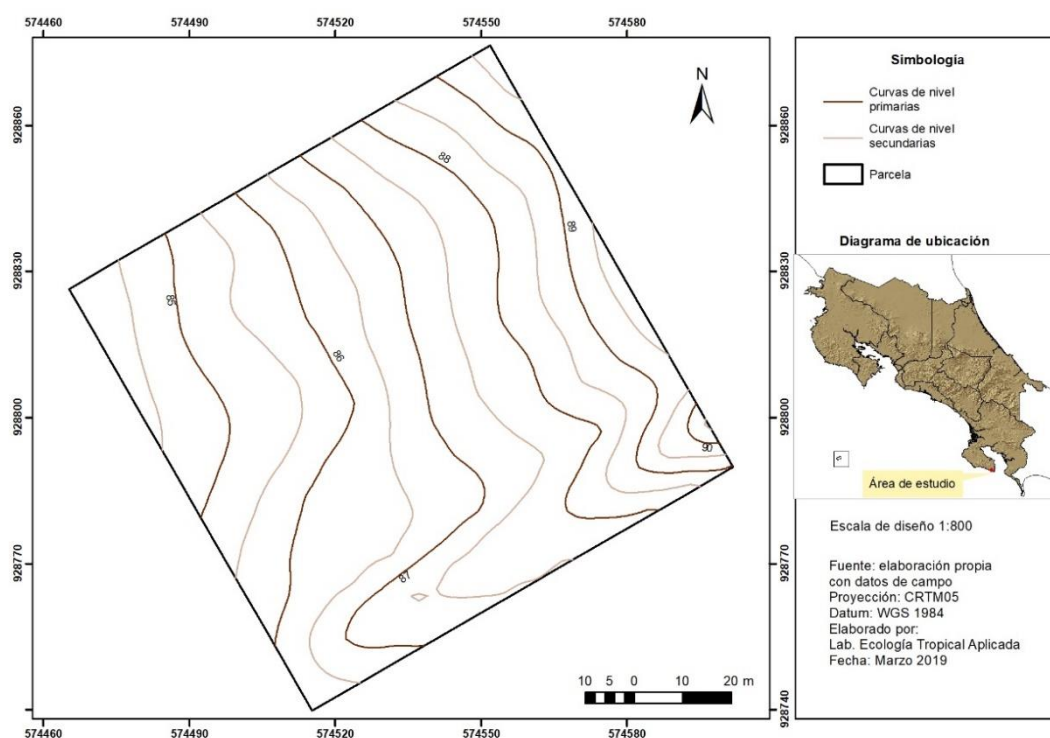


Figura 2.9. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque secundario de Cima de Agua Buena de Rincón (AB-BSec), Península de Osa, Costa Rica.

2.4.2 Mapas y diagramas para las parcelas de medición en el sitio de Piro

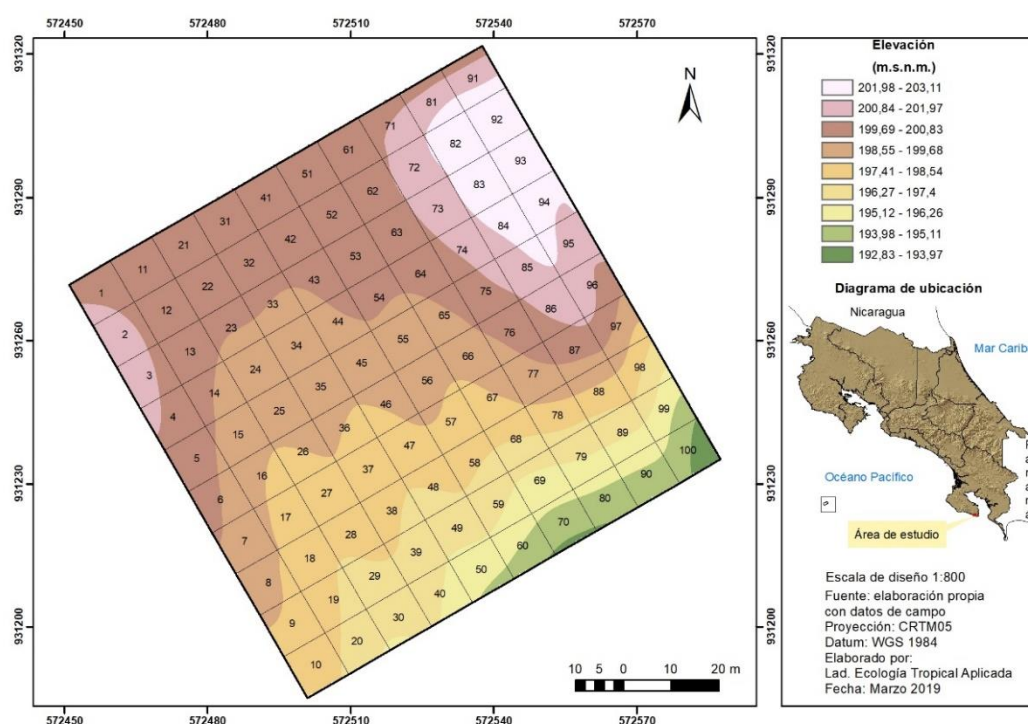


Figura 2.10. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de Piro (PI-BPC), Península de Osa, Costa Rica.

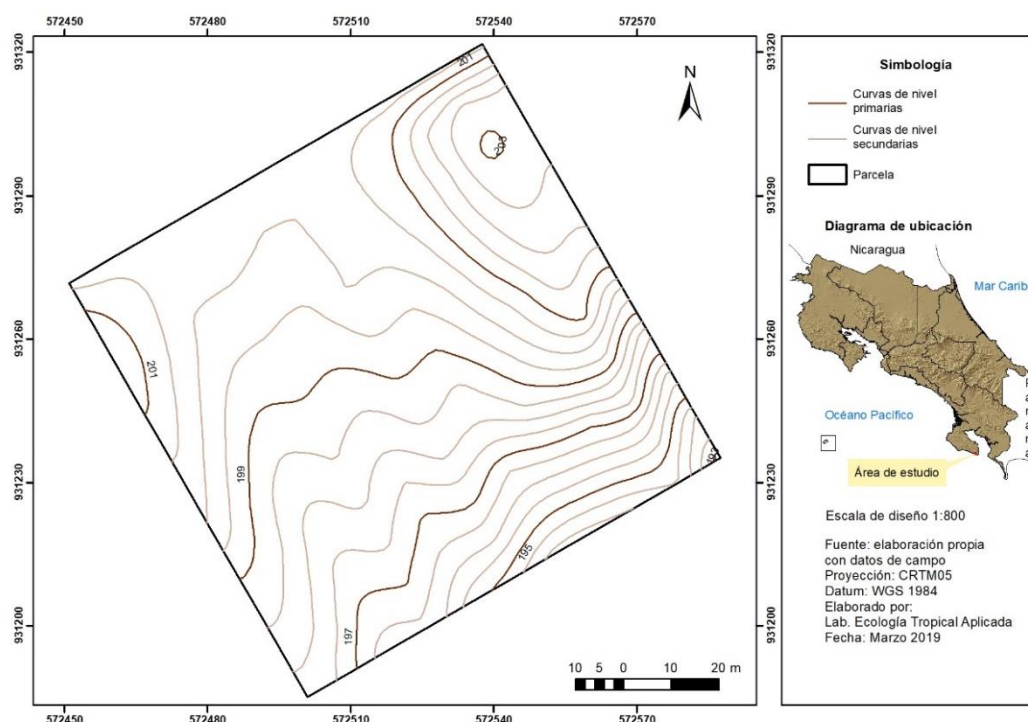


Figura 2.11. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de cima de Piro (PI-BPC), Península de Osa, Costa Rica.

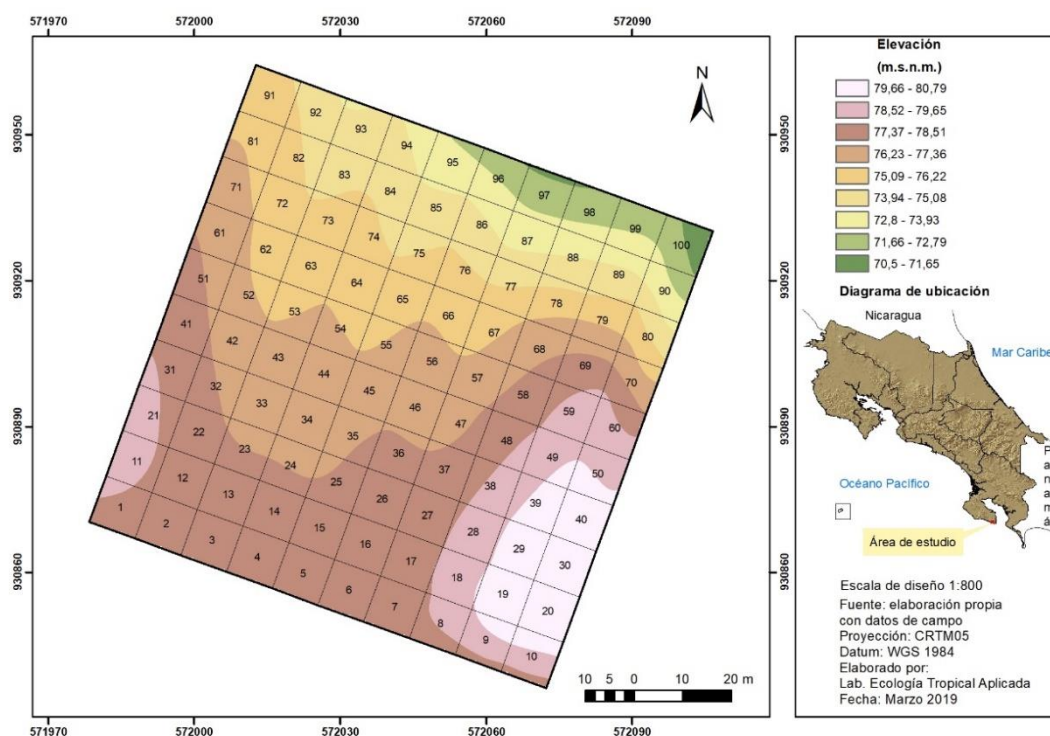


Figura 2.12. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de ladera de Piro (PI-BPL), Península de Osa, Costa Rica.

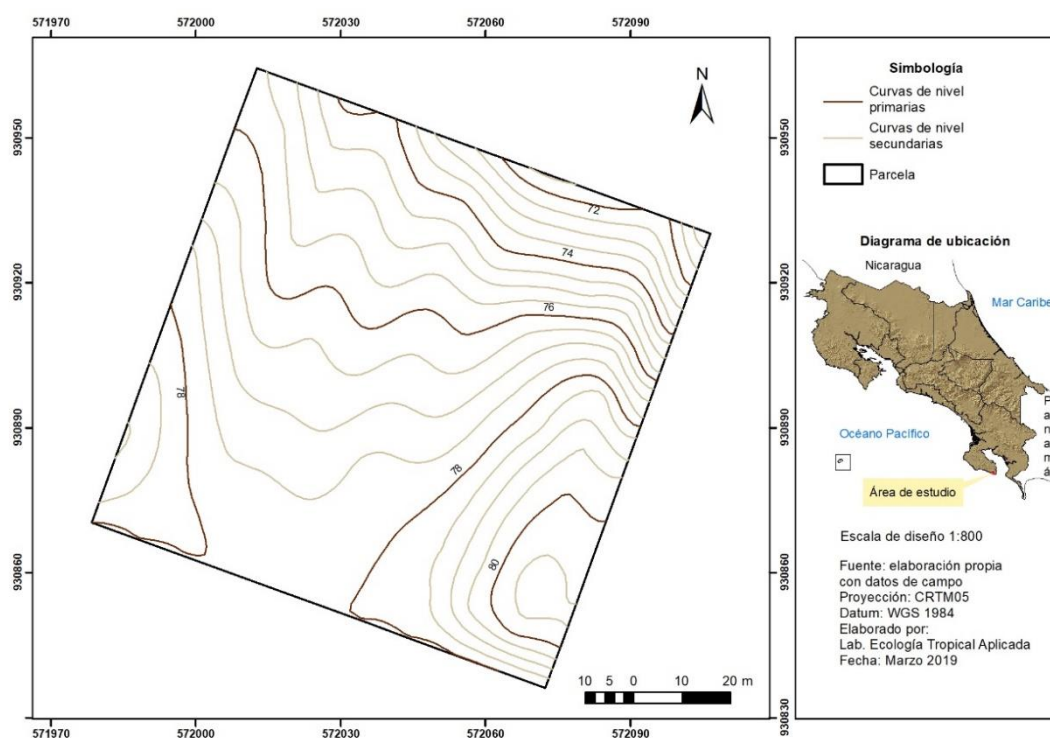


Figura 2.13. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de ladera de Piro (PI-BPL), Península de Osa, Costa Rica.

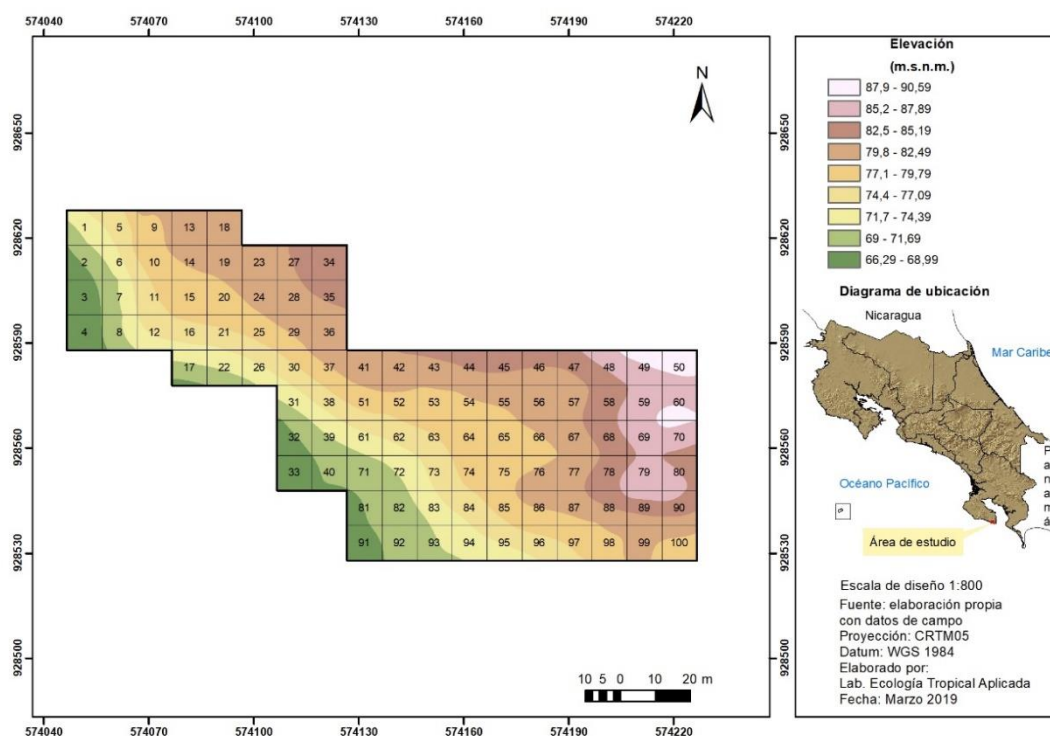


Figura 2.14. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de influencia hídrica de Piro (PI-BPIH), Península de Osa, Costa Rica.

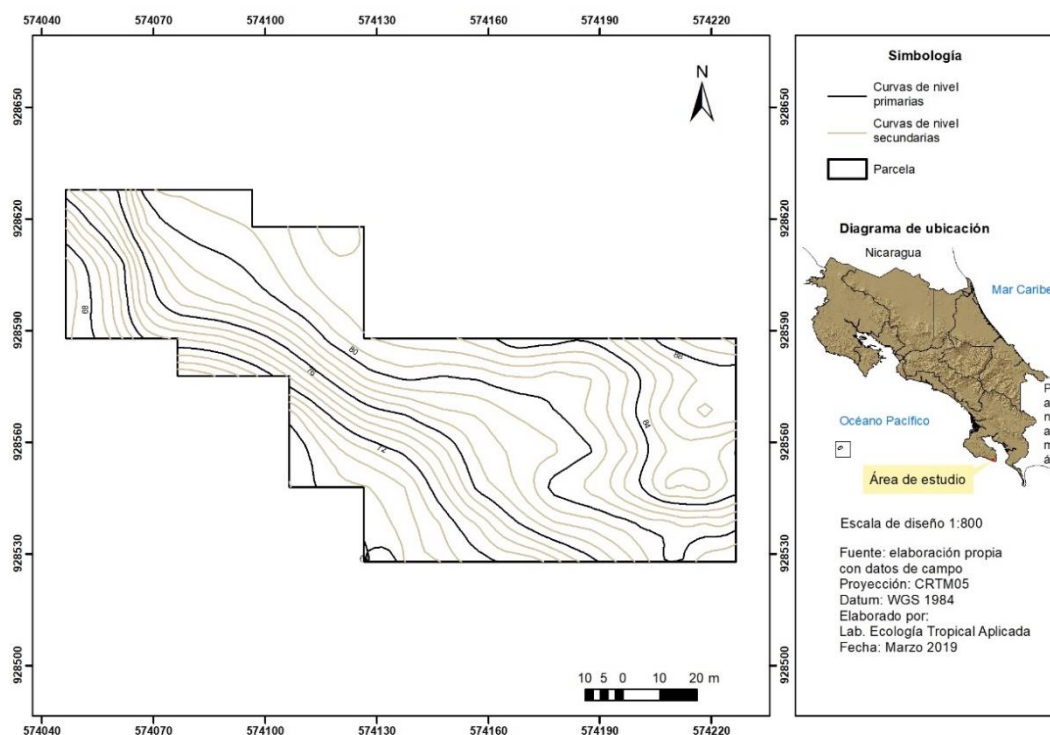


Figura 2.15. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque primario de influencia hídrica de Piro (PI-BPIH), Península de Osa, Costa Rica.

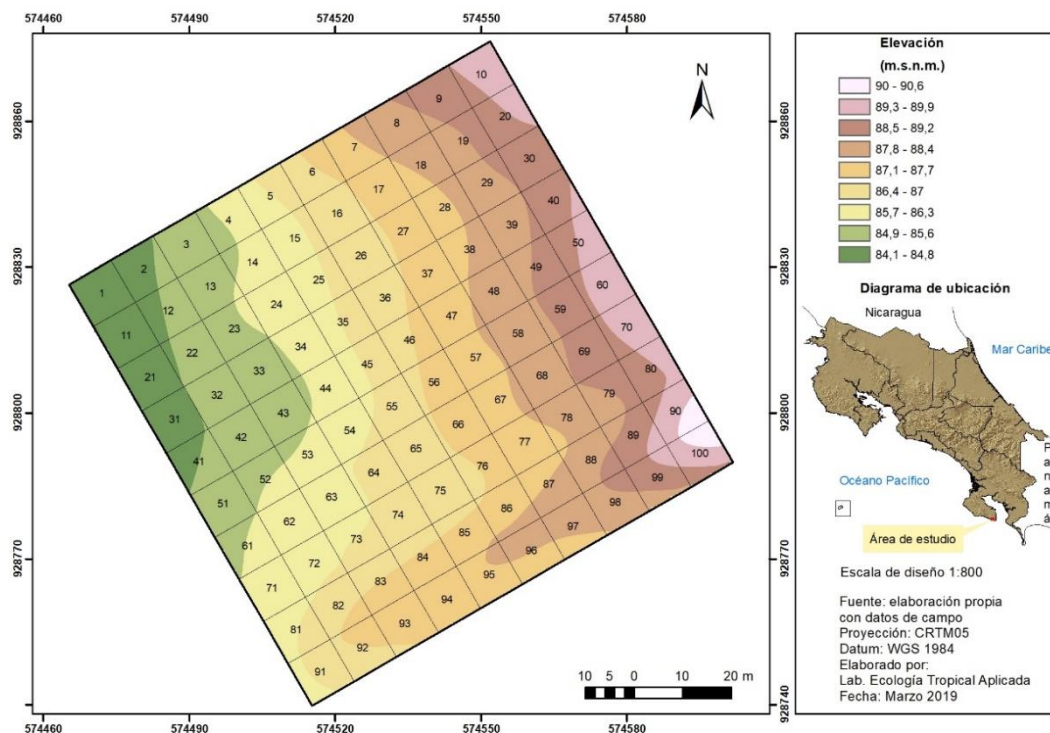


Figura 2.16. Diagrama de ubicación de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque secundario de Piro (PI-BSec), Península de Osa, Costa Rica.

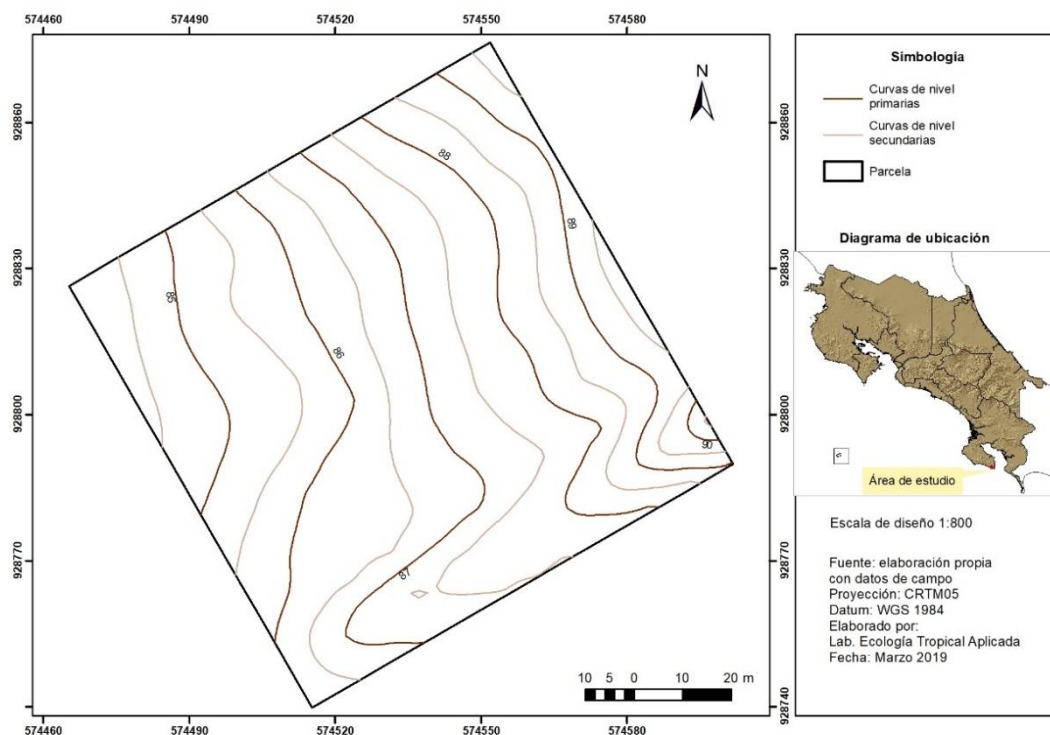


Figura 2.17. Fisiografía de la parcela permanente de medición correspondiente al Bosque secundario de Piro (PI-BSec), Península de Osa, Costa Rica.

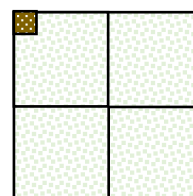
2.5 Evaluación de la regeneración natural

El muestreo de la regeneración natural se enfocó principalmente a evaluar la presencia de la misma en términos de su abundancia, no así a su identificación taxonómica, ya que, en el monitoreo de plántulas de este tamaño; muchas de estas no presentan hojas bien desarrolladas o su identificación clara requiere la toma de flores y semillas, por lo cual existe un alta incertidumbre en tener una identificación acertada, debido a que la similitud entre especies puede llevar al investigador a incurrir en error (Kennedy y Swaine, 1992), sumado a esto; las formaciones forestales evaluadas contienen una considerable riqueza de especies, lo que aumenta su dificultad de identificación.

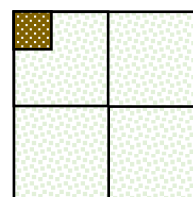
Para la evaluación de la regeneración se eligieron al azar 12 subparcelas de 10 x 10 m (100 m²) en cada una de las parcelas de muestreo de una hectárea, para todas las formaciones forestales evaluadas en cada sitio. Se realizaron los conteos y mediciones sobre la regeneración natural de árboles, palmas y bejucos presentes en cada subparcela de las siguientes categorías de regeneración.

Categorías de regeneración natural evaluadas:

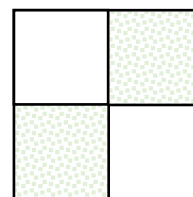
1. **Plántulas:** Son aquellas plantas que tienen una altura < a 30 cm. Para cada individuo se medirá su diámetro en milímetros con un pie de rey a los 10 cm de la base del suelo y su altura total con una regla graduada en centímetros. Serán solamente consideradas aquellas plántulas que tengan una altura mínima de 10 cm. Esta información se tomará en una subparcela de 1 x 1 (1 m²) en una esquina de cada subparcela de 10 x 10 m.



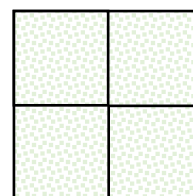
2. **Brinzales:** Son aquellas plantas que tienen una altura ≥ a 30 cm y < a 150 cm. Para cada individuo se medirá su diámetro en milímetros con un pie de rey a los 30 cm de la base del suelo y su altura total con una regla graduada en centímetros. Esta información se tomará en una subparcela de 2 x 2 m en una esquina de cada subparcela de 10 x 10 m.



3. Latizales bajos: Son aquellas plantas que tienen una altura $\geq$ a 150 cm de altura y $<$ a 5 cm en la posición de su Dap (1,30 del nivel del suelo). Para cada individuo se medirá su diámetro en milímetros con un pie de rey a los 50 cm de la base del suelo y su altura total con una vara telescópica graduada en centímetros. Esta información se tomará en dos subparcela de 5 x 5 m, tomando la subparcela de 10 x 10 m, de tal manera que las mismas queden de forma opuesta o diagonal una de otra.



4. Latizales altos: Son aquellas plantas que tienen un diámetro $\geq$ a 5 cm y $\leq$ a 10 cm en la posición de su Dap (1,30 del nivel del suelo). Para cada individuo se medirá su diámetro en su posición de Dap con una cinta diamétrica en cm y su altura total en metros a través del de una vara telescópica graduada en centímetros o el uso del hipsómetro vertex IV Haglof y Transponder T3. Esta información se tomará en la subparcela de 10 x 10 m.



2.6 Levantamiento de la información de los árboles muertos en pie.

En las parcelas permanentes de medición, se realizó un censo de los árboles muertos en pie con un diámetro igual o superior a 10 cm a 1,3 m del nivel del suelo (Dap). A cada individuo se le midió el Dap con una cinta diamétrica (cm), se utilizó un hipsómetro (Vertex IV Haglof) para medir las alturas totales. Se determinó el grado de deterioro mediante una adaptación de la clasificación propuesta por Pyle y Brown (1998), para determinar el estado de deterioro de los árboles muerto en pie, de manera que se pueda trabajar con cinco estados específicos de acuerdo a las características de descomposición observadas en el campo:

- I. La corteza se conserva y no se desprende.
- II. La corteza se desprende pero se conserva el 50%.
- III. Menos del 50% de la corteza se conserva.
- IV. Sin corteza, el tronco se rompe fácilmente.
- V. La mayor parte del tronco está deteriorado (aserrín).

2.7 Muestreos de necromasa.

En cada parcela permanente se seleccionaron de manera aleatoria 12 subparcelas internas para determinar la madera muerta (fina y gruesa) y la necromasa (fina y gruesa), en las cuales se trabajó con parcelas anidadas en cada una de las subparcelas de 10 x 10 m seleccionadas (Fig. 2.1). El cuadro 2.1, presenta las categorías en que se subdivide la necromasa y la figura 2.1 muestra su ubicación en referencia de la subparcela de 10 X 10 m.

Cuadro 2.1. Tamaño e intensidad de muestreo por componente evaluado de la necromasa en las diferentes formaciones forestales, Península de Osa, Costa Rica.

Componente	Rango de tamaño	Tamaño de parcela (m ²)	Área de muestreo* (m ²)	Intensidad de muestreo (%)
Madera muerta gruesa	> 30 cm de diámetro	100	1200	12
Madera muerta fina	10 cm ≤ 30cm de diámetro	25 x 2	600	6
Necromasa gruesa	≥2,5 cm y ≤ 10cm de diámetro	25	300	3
Necromasa fina	< 2,5 cm de diámetro	1 x 4	48	0,48

* El área de muestreo para cada parcela permanente de muestreo (PPM)

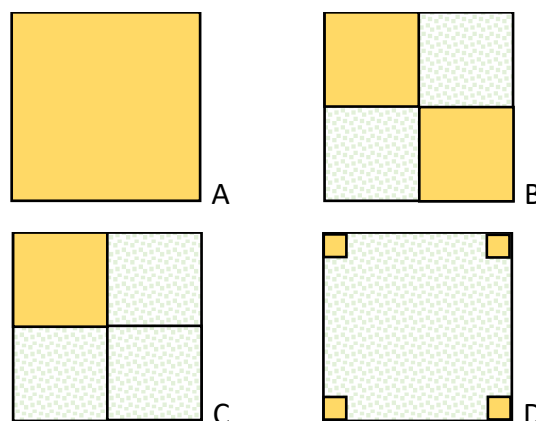


Figura 2.18. Diagrama del diseño de las subparcelas utilizadas en el muestreo de necromasa, donde: A. Madera muerta gruesa, B. Madera muerta fina, C. Necromasa gruesa y D. Necromasa fina.

2.7.1 Necromasa fina y necromasa gruesa.

Se trabajó en dos categorías según las dimensiones de los componentes (hojas, ramas, ramitas, flores, frutos, semillas, etc.). Se consideró “necromasa fina” a todos los componentes de

dimensiones ≤ 2.5 cm de diámetro, y se examinó en 48 microparcels de 1 x 1 m (1 m²) por PPM, 4 por subparcela seleccionada. En cada subparcela de 10 x 10 se colectó el material de las 4 microparcels y se pesó con una balanza portátil para obtener el peso fresco, se homogenizó su composición para colectar la muestra de 500 g que es llevada al laboratorio.

Los componentes con dimensiones superiores a 2,5 cm de diámetro e inferior a 10 cm, se clasificaron como “necromasa gruesa” y se trabajó en 12 parcelas de 5 x 5 m (25 m²) por PPM. En cada una se colectó el material y se pesó con una balanza portátil con el fin de obtener el peso fresco.

Se conformó una submuestra representativa de 500 g para necromasa fina y otra para necromasa gruesa y se colocó en una bolsa de polietileno para ser transportada al Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada de la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional. Una vez en el laboratorio, las muestras se secaron en un horno a una temperatura de 65° C por un periodo de 48 horas. Luego se pesaron nuevamente para obtener el peso seco de la submuestra.

2.7.2 Madera fina y madera gruesa.

La madera muerta sobre el suelo (troncos, tocones, ramas y raíces expuestas) con diámetros ≥ 10 cm y ≤ 30 cm, se consideró como “madera fina”, esta se midió en 24 parcelas de 5 x 5 m, dos por subparcela (50 m²) por PPM. Esta fue colectada y pesada con una balanza de 100 kg de capacidad para obtener el peso fresco. Luego se conformó una submuestra representativa de 500 g y se colocó en una bolsa de polietileno para ser transportada al Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada de la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional. Una vez en el laboratorio, las muestras se secaron en un horno a una temperatura de 65° C por un periodo de 48 horas. Luego se pesaron nuevamente para obtener el peso seco de la submuestra

La madera con diámetros > 30 cm se consideró como “madera gruesa”, esta se trabajó en 12 subparcelas de 10 x 10 m (100 m²) por PPM. La madera desprendida y de porte inferior, se cortó en fracciones con una motosierra marca Sthil y luego fue pesada con una balanza de 200 kg de capacidad y la madera de troza de tamaños superiores fue cubicada en campo para su cálculo del volumen y posteriormente transformar este volumen a valores de peso. Para los troncos que se cubicaron, se realizaron dos medidas con una forcípula para obtener un promedio del

diámetro, seguidamente se procedió a calcular el volumen mediante la ecuación de Smalian (Prodan *et al.*, 1997).

$$Vol = \frac{\pi}{4} * \left[\frac{d_1 + d_2}{2} \right]^2 * L$$

Dónde: Vol = volumen de la troza determinado por Smalian (m³)

d₁ = diámetro de la sección 1 (cm²)

d₂ = diámetro de la sección 2 (m²)

L = largo de la troza (m)

Posteriormente, se colectó una muestra de aproximadamente 500 g de los troncos ≥ 30 cm de diámetro (madera muerta) que se le determinó su volumen para determinar la densidad de la madera y con esta información, pasar el volumen a valor de peso en Kg. El volumen se determinó por el método de desplazamiento del agua y posteriormente la muestra se secó en el horno a 65° C durante 48 horas para obtener el peso seco. Para obtener la densidad de la muestra se utilizó la siguiente ecuación:

$$d = \frac{P_s}{V_v}$$

Dónde: d = densidad de la muestra (g/cm³)

P_s = peso seco de la muestra (g)

V_v = volumen verde de la muestra, obtenido por desplazamiento (cm³)

La biomasa seca de cada muestra se determinó con la densidad y el volumen de cada árbol, mediante la ecuación:

$$Bs = V \times D$$

Dónde: Bs = biomasa seca (g)

V = volumen de la troza (cm³)

D = densidad de la muestra (g/cm³)

2.8 Determinación del carbono de la biomasa aérea y subterránea

Con la información de la vegetación de todos los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos y de la regeneración natural (Plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos) se procedió a calcular la biomasa de los individuos a través de métodos indirectos utilizando ecuaciones alométricas y factores de conversión para el carbono.

2.8.1 Determinación de la biomasa en árboles

El uso de modelos alométricos de regresión es un medio importante para la predicción de la biomasa en ecosistemas forestales, pero para el caso de los bosques tropicales donde se cuenta con una riqueza de especies que algunas veces llega a ser mayor de 300 por hectárea, el contar con una ecuación para cada especie se vuelve una tarea imposible (de Oliveira y Mori, 1999). Chave *et al.*, (2005) recomienda utilizar modelos que permitan incorporar variables de altura total y densidad de la madera ya que aquellos modelos que se utilizan a partir del diámetro como variable predictora de la biomasa, llegan a tener mucha incertidumbre. De esta manera, se seleccionó el modelo desarrollado por Chave *et al.*, (2014), para determinar la biomasa de árboles el cual se expresa como:

$$BA = 0,0673 \times (De \times Dap^2 \times H)^{0,976}$$

Dónde: BA = biomasa aérea (Kg/ind.)

De = densidad de la madera (g/cm^3)

Dap = diámetro a la altura del pecho (cm)

H = altura total (m)

Los datos de densidad de la madera se obtuvieron a través de una revisión de fuentes bibliográficas de Costa Rica; sobre reportes de densidad de la madera de las especies registradas (Carpio, 2003, Flores y Obando, 2014 y Moya, 2014), otras se obtuvieron de la base de datos “Global Wood Density Database” recopilada por Zanne *et al.*, (2009). Para aquellas especies que no existió registro alguno con el reporte de su densidad, se utilizó el promedio del género perteneciente, cuando no existió la posibilidad anterior; se utilizó el promedio de la familia botánica perteneciente y para aquellas especies e individuos no identificados sin densidad registrada, se utilizó la densidad promedio de todas especies con densidad registrada para este estudio que es $0,60 \text{ g/cm}^3$.

2.8.2 Determinación de la biomasa en palmas

Para estimar la biomasa de las palmas se aplicó el modelo propuesto por Goodman *et al.*, (2013). Las palmas como monocotiledóneas tienen patrones de crecimiento y propiedades internas muy distintas a los árboles, las cuales crecen en altura, pero carecen de crecimiento secundario y

muchas especies tienen poca o ninguna relación entre la altura y el diámetro (Rich *et al.*, 1986; Tomlinson, 2006). De tal manera que se utilizó el modelo a continuación:

$$y = a + bx_1 + cx_2$$

Este modelo se despejó en función de los valores de las variables que se expresan en el siguiente cuadro: Las variables fueron elaboradas para ser utilizadas desde el punto de vista de género o familia (cuadro 2.2); de esta manera se pretende establecer una mejor aproximación en el cálculo de la biomasa a nivel específico.

Cuadro 2.2. Variables recomendadas para estimar la biomasa aérea de palmas a través de modelo propuesto por Goodman *et al.*, (2013).

Género	y	x ₁	x ₂	a	b	c	R ²	n	AIC
<i>Astrocaryum</i>	BP	H _{stem}			21,302		0,957	18	171,4
<i>Euterpe</i>	BP	H _{stem}		-108,81	13,589		0,973	8	60,4
<i>Iriarte</i>	ln(BP)	ln(D ² H _{tallo})		-3,483	0,9437		0,967	21	14,5
<i>Socratea</i>	ln(BP)	ln(D ² H _{tallo})		-3,7965	1,0029		0,976	20	1,3
Nivel de familia	BP ^{0.25}	(dmf D ² H _{tallo}) ^{0.25}			0,5551		0,99	106	91,5
	ln(BP)	ln(D)		-3,3488	2,7483		0,802	97	176,1
	ln(BP)	ln(D)	ln(dmf)	-2,0752	2,6401	0,8426	0,815	97	171,1

BP: biomasa aérea de la palma (Kg), H: altura del tallo (m), D: diámetro (cm), dmf: fracción de masa seca. El modelo de nivel de familia con $dmf D^2 H_{tallo}$ sólo es válido para los individuos con $H_{tallo} \geq 1$ m.

Los valores de la fracción de masa seca (cuadro 2), corresponden a la proporción de la masa seca por unidad de masa fresca. Estos son utilizados porque explican mejor las diferencias internas de las especies en relación con las densidades específicas (Goodman *et al.* 2013).

Cuadro 2.3. Fracción de masa seca de las especies registradas en el estudio, según Goodman *et al.*, (2013).

Especie	Fracción de masa seca
<i>Astrocaryum murumuru</i>	0,400
<i>Euterpe precatoria</i>	0,398
<i>Iriartea deltoidea</i>	0,244
<i>Socratea exorrhiza</i>	0,339
<i>Familia</i>	0,370

2.8.3 Determinación de la biomasa de bejucos

Para estimar la biomasa de los diferentes bejucos, se empleó el modelo desarrollado por Fordjour y Rahmad (2013). Este representa la mejor ecuación elaborada por los autores (R^2 : 0,986; Índice de Furnival: 0,22); además evita realizar las sobreestimaciones de estudios anteriores (Putz, 1983; Gerwing y Farias, 2000; Gehring *et al.*, 2004; Schnitzer *et al.*, 2006). El modelo se expresa como:

$$\text{Log}_{10} (Bat) = \beta + \alpha (\log_{10} D)$$

Dónde: Bat = biomasa aérea total (Kg)

$$\beta = 0,490$$

$$\alpha = 1,090$$

D = diámetro del bejuco (cm)

2.8.4 Determinación de la biomasa de la regeneración natural

Para estimar la biomasa de la regeneración natural de las categorías: Plántulas, brinzales y latizales bajos, se utilizó el modelo propuesto por Lagos y Vanegas (2003). Este modelo utiliza la siguiente ecuación:

$$\text{Ln Bt} = -2,3768 + 1,8849 * \text{Ln Diámetro} + 0,7360 * \text{Ln altura}$$

Dónde: Ln = Logaritmo natural

Bt = Biomasa total (Kg)

Para calcular la biomasa de la regeneración natural que corresponde a la categoría de latizales altos, se utilizó la misma ecuación propuesta por Chave *et al.*, (2014) para árboles; mencionada en el acápite 2.7.1., ya que la misma está determinada para árboles con Dap > a 5 cm, para este

grupo de individuos se utilizó la densidad promedio de todas especies con densidad registrada para este estudio que es 0,60 g/cm³.

2.8.5 Determinación de la biomasa subterránea para árboles, palmas, bejucos y las categorías de la regeneración natural.

La biomasa radicular se estimó a partir de la ecuación propuesta por Cairns *et al.*, (1997), la cual es de carácter general, pero recomendada por el IPCC (2003). La ecuación se expresa como:

$$B\text{-}subt = \exp [y + \alpha(\ln BA)]$$

Dónde: $B\text{-}subt$ = biomasa de raíces (Mg)

$$y = -1,0587$$

$$\alpha = 0,8836$$

BA = biomasa aérea (Mg)

2.8.6 Determinación del carbono de la biomasa árboles, palmas, bejucos, regeneración natural y la necromasa.

Con la biomasa estimada de los árboles, palmas, bejucos y las categorías de regeneración natural, se obtuvo el contenido de carbono, utilizando la fracción de carbono (FC) = 0,47, propuesta por el IPCC (2006) para la biomasa forestal aérea. En el caso de la biomasa radicular se utilizó la FC = 0,5 según lo recomendado por el IPCC (2003).

La determinación del carbono para los componentes de necromasa y madera muerta se realizó con las muestras de estos componentes obtenidas en campo y secada al horno, donde se procedió a tomar una submuestra para ser molida y llevarla a una granulometría menor de 75 micras, para posteriormente analizar el contenido de carbono en el laboratorio de Suelos de la Escuela de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional. Donde se utilizó el equipo Autoanalizador vario MACRO cube (Elementar) para determinar el C mediante el método de combustión seca (Segnini *et al.*, 2008), en el cual se incineró la muestra a 960 °C y el carbono liberado se comprobó con un detector de conductividad térmica (Elementar Analysen systeme GmbH 2009).

2.8.7 Determinación del carbono orgánico del suelo.

Para determinar el carbono orgánico del suelo en todas las formaciones forestales de ambos sitios de investigación se realizó un muestreo donde se seleccionaron al azar 12 subparcelas de

10 x 10 de cada parcela permanente. En cada sitio se colectaron muestras a tres profundidades: 0 – 15, 15 – 30 y 30 - 45 cm, además se determinó la densidad aparente. Se seleccionó el centro de cada subparcela para realizar el muestreo.

a. Densidad aparente.

La densidad aparente se determinó para las tres profundidades en todas las subparcelas seleccionadas. Se utilizó el método de Frosythe (1975) con un cilindro de 7,0 cm de alto y 7,5 cm de diámetro. Las muestras se tomaron sin disturbar la profundidad; se colectaron en bolsas de polietileno etiquetadas y se llevaron al Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada de la Universidad Nacional. En el laboratorio se pesó cada muestra para obtener su peso húmedo y luego se secaron en un horno a una temperatura de 105° C por 48 horas; posteriormente se dejaron enfriar para registrar su peso. El volumen del cilindro se determinó utilizando la ecuación:

$$V_c = \pi \times r^2 \times h$$

Dónde: V_c = volumen del cilindro (m^3)

r = radio del cilindro (m)

h = altura del cilindro (m)

Este resultado se utilizó en la ecuación de la densidad aparente, expresada como:

$$Da = M_s / V_c$$

Dónde: Da = densidad aparente (Mg/m^3)

M_s = masa del suelo seco (Mg)

V_c = volumen del cilindro (m^3)

b. Cálculo del carbono orgánico del suelo

En cada una de las 12 subparcelas seleccionadas se tomaron tres muestras de suelo (una según profundidad: 0 – 15, 15 – 30 y 30 – 45 cm); se pesaron 500 g con una báscula portátil y luego se transportaron al Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada de la Universidad Nacional. En el laboratorio se secaron en una estufa a una temperatura de 62 °C hasta alcanzar un peso constante. Posteriormente se tomó una submuestra para ser molida y llevarla a una granulometría menor de 75 micras.



Para determinar el carbono se utilizó el Autoanalizador vario MACRO cube (Elementar) donde se utilizó el método de combustión seca para obtener el carbono total (%). El contenido de carbono orgánico se determinó utilizando la fórmula:

$$COS = Da \times Pr \times C$$

Dónde: COS = carbono orgánico del suelo (Mg/m^2)

Da = densidad aparente (Mg/m^3)

Pr = profundidad del suelo (m)

C = carbono (%)

2.9 Determinación de cálculos sobre la dinámica de las formaciones forestales

Se calcularon las tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio, renovación, vida media y tiempo de duplicación con los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, en función de las tres mediciones realizadas a cada una de las parcelas permanentes de medición, correspondiendo a dos periodos de evaluación. Los resultados obtenidos de las diferentes tasas se promediaron con el fin de obtener tasas anuales. Las tasas anuales de mortalidad y reclutamiento, así como la vida media del bosque y el tiempo de duplicación, se calcularon usando las fórmulas expuestas en los puntos 2.8.1 y 2.8.2 (Swaine y Lieberman, 1987; Phillips *et al.*, 1994; Londoño y Jiménez, 1999; Nebel *et al.*, 2000).

2.9.1 Cálculo de las tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación.

Cálculo de la tasa anual de mortalidad

$$r_m = \left[1 - \left(\frac{N_s}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} \right] * 100$$

Donde:

r_m = Tasa anual de mortalidad expresada en porcentaje

N_0 = Número de individuos inicialmente inventariados

N_s = Número de individuos inicialmente inventariados sobrevivientes en un inventario posterior, después de un intervalo t de tiempo, $N_s = N_0 - M_u$

M_u = Número de individuos muertos durante el intervalo t de tiempo

t = Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre las dos mediciones

Cálculo de la tasa anual de reclutamiento

$$r_r = \left[1 - \left(\frac{N_t}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} \right] * 100$$

Donde:

r_r = Tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje

N_0 = Número de individuos inicialmente inventariados

N_t = Número de individuos inicialmente inventariados más los reclutados durante el periodo t de tiempo, $N_t = N_0 + I$

I = Número de individuos reclutados durante el intervalo t de tiempo

t = Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre las dos mediciones

2.9.2 Cálculo de la vida media y el tiempo de duplicación.

Cálculo de la vida media

$$t_{0,5} = \frac{\ln 0,5}{\ln(1 - m)}$$

Donde:

$t_{0,5}$ = Vida media en años

$\ln$ = logaritmo natural

m = tasa anual de mortalidad

Cálculo del tiempo de duplicación

$$t_2 = \frac{\ln 2}{\ln(1 + r)}$$

Donde:

Donde:

T_2 = Vida media en años

$\ln$ = logaritmo natural

r = tasa anual de reclutamiento

2.9.3 Cálculos de las tasas de crecimiento en diámetro para los árboles, palmas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm

Se calculó el incremento corriente anual (ICA) de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, en función de las tres mediciones realizadas a cada una de las parcelas permanentes de medición, tomando en cuenta los periodos entre las mediciones. Para esto se

usaron las diferencias entre las mediciones diamétricas entre los periodos de medición. El ICA se determinó mediante la siguiente fórmula (Prodan *et al.*, 1997):

$$ICA (\emptyset) = \frac{(Dap_1 - Dap_2)}{t}$$

Dónde: ICA ($\emptyset$) = Incremento corriente anual para el diámetro (Dap cm)

Dap₁ = Diámetro (Dap) al inicio del periodo

Dap₂ = Diámetro (Dap) al final del periodo

t = Tiempo entre ambas mediciones (años)

2.10 Análisis de datos

2.10.1 Análisis de datos de diversidad

Para comparar la riqueza y realizar la curvas de acumulación de especies entre los sitios se utilizaron muestras de ajuste de rarefacción para desigual número de individuos en los sitios mediante el uso de software de estimaciones EstimateS v 8.0, (Colwell, 2004). Se calculó la media del número de especies basado en una aleatorización de 100. Para cada parcela de una hectárea representativa de los tipos de bosque evaluados en cada sitio de investigación, se tomó la riqueza de especies en conjunto con las morfoespecies de árboles, plamas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 de una muestra al azar de 10 cuadrantes de 10 x 100 m para comparar los sitios en términos de riqueza de especies en lugar de la densidad de especies, esto permitirá calcular la acumulación de especies esperada en función de rasgos de ecosistema. Además, se seleccionaron los estimadores no paramétricos de riqueza de Chao 1, ACE, Jackknife 1, Bootstrap y MM (Michaelis-Menten) como aproximaciones al número total de especies en cada comunidad.

Para evaluar la similitud en la composición de las especies de árboles, plamas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm entre sitios y tipos de bosque se utilizarán los estimadores de la librería *SpadeR* de la biblioteca de estadísticas en el entorno R (R Development Core Team, 2019) y propuesto por Chao *et al.*, (2015). Para comparar la diversidad de especies entre los tipos de bosques para cada sitio y entre sitios, se utilizó el análisis de rarefacción de los números de Hill en función de la abundancia de especies (Hill, 1973). Estimamos la diversidad de cada comunidad usando el concepto de especies equivalentes para los números de Hill de orden 0, 1 y 2 (u orden q). El concepto de especies efectivas o equivalentes (*sensu* Jost, 2006) permite estimar a qué comunidad compuesta por especies con abundancias iguales resulta equivalente la comunidad

estudiada; es decir, equivale a encontrar una comunidad de referencia (formada por especies igualmente comunes) con la misma diversidad que la comunidad de interés (Jost y González-Oreja, 2012). El orden $q=0$ considera únicamente la presencia/ausencia de especies con lo que se pondera a todas las especies por igual y resulta completamente insensible a las diferencias en las abundancias relativas de las especies, y se conoce mejor con el nombre de riqueza de especies. (Jost 2006, Jost y González-Oreja, 2012). El orden $q=1$ pondera a todas las especies en función de su abundancia relativa, sin favorecer o penalizar ni a las especies raras ni a las frecuentes y se calcula como el exponencial del índice de diversidad de Shannon-Wiener (Jost, 2006). Todos los valores $q < 1$ ponderan más a las especies raras según su abundancia en la comunidad de interés, mientras que todos los valores $q > 1$ dan mayor importancia a las especies comunes (Jost y González-Oreja, 2012). El orden $q=2$ da más peso a las especies abundantes (mediante el cálculo de las abundancias relativas al cuadrado) y minimiza a las especies raras y se calcula directamente mediante el inverso del índice de Gini-Simpson (o índice inverso de Simpson). Para cada sitio de bosque extrapolamos el análisis de rarefacción al doble de la abundancia registrada.

En la comparación de disimilitud de comunidades, se utilizaron los índices de disimilitud de Sørensen, Jaccard y Morisita-Horn. Los índices de Sørensen y Jaccard son índices de orden $q=0$, donde Sørensen indica el solapamiento medio de especies entre los pares de comunidades comparadas, mientras que Jaccard expresa la disimilitud desde una perspectiva global, al comparar el número de especies compartidas con el listado total o combinado de especies en las comunidades que se están comparando (Jost *et. al.* 2011). El índice de Morisita-Horn incorpora información de las abundancias en el cálculo de la disimilitud, y es considerado un índice de orden $q=2$, ya que se basa en las diferencias al cuadrado de las abundancias relativas en las dos comunidades comparadas. Debido a esta distancia al cuadrado, el índice de Morisita-Horn está dominado por las especies más abundantes, mientras que las especies relativamente raras tienen poco efecto. Esto hace que el índice sea resistente al submuestreo ya que las especies abundantes influyentes son siempre muestreadas. Dado que los procesos ecológicos son a menudo más fuertemente influenciados por las especies dominantes, esta medida es más robusta cuando buscamos diferencias funcionales entre ecosistemas (Jost *et. Al.*, 2011).

La variación en la composición de especies entre sitios y tipos de bosques se evaluó mediante el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en una matriz de disimilitud Bray-Curtis con abundancia de especies transformada en raíz cuadrada y con 999

permutaciones utilizando la función *metaMDS* de la librería *vegan* de la biblioteca de estadísticas en el entorno R (R Development Core Team 2019).

2.10.2 Cálculo del índice de valor de importancia (IVI)

Se calculó el índice de valor de importancia (IVI) para conocer las especies con mayor peso ecológico (Curtis y McIntosh, 1950; Finol, 1975 y Lamprecht, 1964). Este índice toma en cuenta los valores de abundancia, frecuencia y dominancia. La frecuencia se expresa en función del número de unidades de muestreo en que se registra la especie, para nuestro estudio se utilizaron 10 cuadrantes de 10 x 100 m, para evaluar la frecuencia por cada parcela, la abundancia está en función del número de individuos que se reportan en la parcela y la dominancia se expresa en función del área basal (m²/ha) por especie.

Índice de valor de importancia (IVI): es la suma de la dominancia, frecuencia y abundancia en términos relativos (%).

$$IVI = \text{Abundancia \%} + \text{Dominancia \%} + \text{Frecuencia \%}$$

2.10.3 Análisis de datos de estructura, dinámica y biomasa

Para algunos análisis de la estructura, dinámica y biomasa se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2013) para calcular los estadísticos. Además se realizaron comparaciones entre variados componentes utilizando el análisis de varianza (ANOVA). Posteriormente se efectuó la prueba de Duncan para determinar la significancia de las diferencias entre los bosques.

3 RESULTADOS

3.1 BETA DIVERSITY AND OLIGARCHIC DOMINANCE IN THE TROPICAL FORESTS OF SOUTHERN COSTA RICA

Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente manuscrito:

Morera-Beita, A., Sanchez, D., Wanek, W., Hofhansl, F., Werner, H., Chacón-Madrigal, E., Montero-Muñoz, J.L., y Silla, F. 2019. Beta diversity and oligarchic dominance in the tropical forests of Southern Costa Rica. *Biotropica*. 2019; 51: 117– 128. <https://doi.org/10.1111/btp.12638>

3.1.1 Resumen

DIVERSIDAD BETA Y DOMINANCIA OLIGÁRQUICA EN LOS BOSQUES TROPICALES DEL SUR DE COSTA RICA

Estudios recientes han demostrado la existencia un patrón consistente de fuerte dominancia de un pequeño subconjunto de especies arbóreas en los bosques neotropicales. Estas especies han sido llamadas 'hiperdominantes' cuando son muy abundantes y frecuentes a grandes escalas geográficas y 'oligarcas' a escalas de paisaje regional. Aunque tanto los factores ambientales como los procesos estocásticos influyen en el ensamblaje de la comunidad y la diversidad beta, es menos clara la contribución de las especies oligárquicas a la variación de la composición de la comunidad. Con ese fin, establecimos 20 parcelas de 1 ha (5 sitios con 4 tipos de bosque por sitio) en bosques tropicales húmedos de tierras bajas del suroeste de Costa Rica. Los cuatro tipos de bosque fueron: bosque primario de cima, ladera y ripario, y bosque secundario. Los objetivos fueron: (1) Analizar cómo la composición de la comunidad responde a las diferencias en la topografía, la etapa de sucesión y la distancia entre parcelas para los diferentes grupos de especies (todas, oligarcas, especies comunes y raras / muy raras). (2) Identificar las principales especies oligárquicas que mejor caracterizaron los cambios en la composición de la comunidad entre los tipos de bosques. De un total de 485 especies de árboles, lianas y palmas registradas en este estudio, solo 27 especies (es decir, 5.94%) fueron consideradas como especies oligarcas al contribuir al 37.41% de todos los individuos registrados y con una frecuencia > 50%. La composición de la comunidad de plantas difirió significativamente entre los tipos de bosques, contribuyendo así a la diversidad beta a escala de paisaje. Las especies oligarcas fueron el componente de la comunidad mejor explicado por variables geográficas y topográficas, permitiendo una caracterización confiable de la diversidad beta a lo largo del paisaje

3.1.2 Abstract

Recent studies have reported a consistent pattern of strong dominance of a small subset of tree species in neotropical forests. These species have been called “hyperdominant” at large geographical scales and “oligarchs” at regional-landscape scales when being abundant and frequent. Forest community assembly is shaped by environmental factors and stochastic processes, but so far the contribution of oligarchic species to the variation of community composition (i.e., beta diversity) remains poorly known. To that end, we established 20.1-ha plots, that is, five sites with four forest types (ridge, slope and ravine primary forest, and secondary forest) per site, in humid lowland tropical forests of southwestern Costa Rica to (a) investigate how community composition responds to differences in topography, successional stage, and distance among plots for different groups of species (all, oligarch, common and rare/very rare species) and (b) identify oligarch species characterizing changes in community composition among forest types. From a total of 485 species of trees, lianas and palms recorded in this study only 27 species (i.e., 6%) were nominated as oligarch species. Oligarch species accounted for 37% of all recorded individuals and were present in at least half of the plots. Plant community composition significantly differed among forest types, thus contributing to beta diversity at the landscape scale. Oligarch species was the component best explained by geographical and topographic variables, allowing a confident characterization of the beta diversity among tropical lowland forest stands.

Key words

Beta diversity, community composition, Neotropical forests, oligarch species, topographic habitats

3.1.3 Introduction

Hyperdominance has recently emerged as a key concept in the study of tree diversity and functioning in tropical ecosystems (Fauset *et al.*, 2015; ter Steege *et al.*, 2013). ter Steege *et al.*, 2013 defined hyperdominant species as those accounting for half of all individuals inferred at the scale of the tree communities of the Amazon basin. The concept of hyperdominance has its roots in a seminal paper of Pitman *et al.*, (2001), which reported a consistent pattern of dominance by a relatively small but abundant set of tree and palm species, called “oligarchs”, in the upland tropical forests of eastern Ecuador and southern Peru. Since then, evidence has accumulated

reinforcing the existence of a general pattern of oligarchic dominance in tropical forest, especially in the neotropics (Svenning, Kinner, Stallard, Engelbrecht & Wright, 2004; Vormisto, Svenning, Hall & Balslev, 2004; Macía & Svenning, 2005; Williams, Viers & Schwart, 2010; Williams, Trejo & Schwart, 2017; Macía, 2011; Arellano, Cala & Macía, 2014; Arellano *et al.*, 2016; see Pitman, Silman & Terborgh, 2013; for a detailed review), whereas “oligarch” refers to abundant and frequent species at regional-landscape level, “hyperdominant” defines species very abundant and frequent at large geographical scales (e.g., the Amazon basin). Practical implications of the so-called oligarchic dominance would drastically simplify model parameterization of trophic interactions and critical ecosystem services, such as water, carbon, and nutrient cycling (ter Steege *et al.*, 2013). In fact, Fauset *et al.*, (2015) found that dominance of forest function was even more concentrated in a few species than dominance of tree abundance, with half of the carbon stock and half of woody productivity controlled by only $\approx 1\%$ of hyperdominant tree species across the Amazon basin.

However, studies to date have mainly focused on the effects of oligarch dominance on alpha diversity, less is known of how oligarchic dominance impacts beta diversity. Beta diversity can be defined as the variation in community composition among a set of sites within a given spatial or temporal extent (Anderson *et al.*, 2011; Whittaker, 1960). Beta diversity of oligarch communities in tropical forests can be explained by three main hypotheses as follows: (a) Species composition is uniform over large areas, as individuals of all species are able to grow equally well at all sites but differences in abundance are shaped by biological interactions independent of environmental conditions. The best competitors become dominant, whereas less good competitors remain rare at all sites (Legendre, Borcard & Peres-Neto, 2005; Tuomisto & Ruokolainen, 2006; but see Pitman *et al.*, 2013). As a result, beta diversity will be generally small as the same oligarchic species dominate at landscape level. (b) Species composition fluctuates in a random, autocorrelated way. This hypothesis derives from the neutral diversity model (Hubbell, 2001), where individuals of all species are able to grow equally well and all species are competitively equal, but with limited propagule dispersion that spatially structures community composition (Legendre *et al.*, 2005; Tuomisto & Ruokolainen, 2006). So, different sets of dominant species will appear at local scales and beta diversity will intrinsically increase with geographical distance. Finally, (3) oligarchies are mainly structured by the same niche mechanisms that generate spatial heterogeneity in tree species composition and abundance (Pitman *et al.*, 2013). Oligarch species usually show broader environmental tolerances than less

common ones (Arellano *et al.*, 2014; Brown, 1984; Phillips *et al.*, 2003; Slatyer, Hirst & Sexton, 2013), but they are not necessarily indifferent to environmental heterogeneity, showing higher abundances in the most favorable habitats (ter Steege *et al.*, 2013). As a result, beta diversity will increase with environmental heterogeneity, but this increase is mainly driven by differences in oligarchic abundance and not by turnover in species identity.

However, dispersal limitation and niche mechanisms are not mutually exclusive; both structure forest communities and are responsible for patterns of beta diversity across the landscape (de Cáceres *et al.*, 2012; Legendre *et al.*, 2009; Qiao *et al.*, 2015). On the one hand, propagule limited dispersion and successful recruitment close to conspecifics produce clustered distributions of populations and contribute to community similarity and characterization of oligarch patterns at local scales (de Cáceres *et al.*, 2012; Chain-Guadarrama, Finegan, Vilchez & Casanoves, 2012). On the other hand, niche differentiation and environmental gradients determine competitive abilities and dominance hierarchies, structuring oligarch communities in space (Arellano *et al.*, 2014, 2016; de Cáceres *et al.*, 2012; Pitman *et al.*, 2013; Prada & Stevenson, 2016; Sesnie, Finegan, Gessler & Ramos, 2009). Whereas most of the studies have shown that both mechanisms contribute to changes in community composition (Baldeck *et al.*, 2013; de Cáceres *et al.*, 2012; Chain-Guadarrama *et al.*, 2012; Condit *et al.*, 2002; Legendre *et al.*, 2009; Prada & Stevenson, 2016; Vormisto *et al.*, 2004), more work is needed to understand how variation in geographical scale affects the partitioning of beta diversity.

To that end, we set up our experiment in wet tropical lowland forests in the Golfo Dulce region, southwestern Costa Rica. This region is considered one of the most diverse areas in the country in terms of vascular plants (Cornejo, Mori, Aguilar, Stevens & Douwes, 2012; Weissenhofer, Huber, Zamora, Weber & González, 2001; Zamora, Hammel & Grayum, 2004) and represents the largest remaining tract of lowland rain forest along the Pacific shore of Central America (Gilbert *et al.*, 2016). The complex geological history of the Golfo Dulce region has generated a rich mosaic of landforms (Bagley & Johnson, 2014), where forests have been modified by natural and human actions (Gilbert *et al.*, 2016; Weissenhofer & Huber, 2001), with $\approx 10\%$ of the Golfo Dulce region covered by secondary regrowth (Weissenhofer *et al.*, 2008). Therefore, we investigated differences in plant community composition across forest types differing in topography and successional stage. Topography is not a direct environmental variable, but a proxy that reflects the variation in soil moisture and microclimatic conditions (Legendre *et al.*, 2009; Cáceres *et al.*, 2012), and thus topographic features are often found to correlate with species distribution

patterns (Harms, Condit, Hubbell & Foster, 2001; Whittaker, 1956). Here, we establish the following objectives. (a) To analyze how floristic community composition responds to differences in topography, successional stage and spatial distance among plots for the different groups of species. We hypothesized that variation within different groups (all, oligarch, common and rare/very rare species) is explained by the same factors than overall species richness; thus, oligarch species represent a subset of the community shaping patterns of beta diversity among tropical tree communities. (b) To detect oligarch species suitable to characterize shifts in community composition among forest types. Oligarchs are, by definition, frequent in most of the sites, so we opt to identify which oligarch species contributed significantly to beta diversity among forest types through changes in abundance.

3.1.4 Methods

3.1.4.1 Study area

The study region was located in the Golfo Dulce region, encompassing the Osa Peninsula and the adjacent Piedras Blancas National Park, in Costa Rica, Central America (Supporting information Figure S1). The major regions are tropical wet forests, tropical moist forests, and tropical premontane wet forests (Holdridge, 1967). Altitude on the Osa Peninsula ranges from sea level to 745 m asl on Cerro Rincón. The geomorphology in the area is complex, ranging from alluvial sediment plains to rugged uplands produced by tectonic activity with narrow ridges and long steep slopes (Gilbert *et al.*, 2016; Weissenhofer & Huber, 2001). The region is dominated by basalt, cherts, and limestone lithologies, with inceptisols, ultisols, and mollisols as the most abundant soils at the study sites (Alvarado & Mata, 2016; Gilbert *et al.*, 2016). Annual precipitation ranges from 4,000–5,000 mm in the uplands to 5,500–6,000 mm or more on the peninsula's mountains peaks and in the coastal zone (Gilbert *et al.*, 2016). Precipitation shows seasonal variation, with a rainy season from May to December, and four months of reduced precipitation from January to March. Mean annual temperature ranges between 25 and 27°C (Weissenhofer *et al.*, 2008).

3.1.4.2 Plot establishment and data collection

We selected five sites (La Gamba, Riyito, Agua Buena, Rancho Quemado, and Piro) across the study region where in close proximity we could identify each of the four target forest types (Supporting Information Figure S1). The four forest types were based on physiographic and successional criteria established by previous studies (Clark & Clark, 2000; Weissenhofer *et al.*, 2001): ridge primary forest, slope primary forest, ravine primary forest, and secondary forest. Ridge plots were established in primary forest growing on the relatively flat and well-drained hilltops (300–400 m altitude), exposed to the action of wind and rain. Slope plots were

established in primary forest growing on steep (25–35°) and well-drained slopes. Ravine plots were established in primary forest along streams and adjacent terraces on the bottom of steep slopes. Secondary 25–40 years ago according to owners, commonly on moderate to gentle slopes. Secondary forests were situated in accessible topographic positions and had no correspondence in topography with the other forest types. However, secondary forests were included in this study due to their importance in the Golfo Dulce region, where they cover around 10% of the landscape (Weissenhofer *et al.*, 2008). In each forest type per location, one permanent forest plot was established. Plots were of 1-ha size and were subdivided into 100 subplots of 10 × 10 m following the standards of Alder and Synnott (1992). Plot shape was adapted to the physiography of the terrain, ranging from regular (100 × 100 m) to irregular shapes, especially in the case of the ravine where the subplots were situated along the small streams and adjacent terraces (Supporting Information Figure S2). For further information please visit <http://www.univie.ac.at/bdef/php/approach/>).

We recorded and tagged all individuals comprising trees, palms, and lianas with a diameter at breast height (dbh) ≥10 cm that were mapped in a X-and Y-coordinates system for each plot. Plant samples were collected for taxonomic identification and were deposited at the Herbarium of the University of Costa Rica (USJ). Taxonomic names follow those accepted in the Tropicos database of the Missouri Botanical Garden (www.tropicos.org).

Oligarch species were defined in terms of abundance and frequency (Arellano *et al.*, 2014; Macía & Svenning, 2005; Pitman *et al.*, 2001) as the dominant ones that contributed to the accumulated 50 percent of all individuals encountered in all plots together (ter Steege *et al.*, 2013) and were present in at least half (50%) of the plots (≥10 plots). Excluding oligarch ones, common species were defined with a threshold density ≥1 individual/ha (Pitman *et al.*, 2001) and with a frequency ≥25 percent of the plots (≥5 plots). Rare species were defined as those with mean densities < 1 individual per ha and/or frequency <25 percent of the plots. Those with only one individual sampled were defined as very rare species.

3.1.4.3 Statistical analysis

Canonical analysis of principal coordinates (CAP) was used to calculate the centroids of each forest type in the ordination space with all the species (Anderson & Willis, 2003). CAP performs a constrained ordination analysis in two steps as follows: (a) Computes a principal coordinate analysis (PCO) of the matrix of the abundance data (which was previously transformed using Hellinger transformation) and using Bray–Curtis as dissimilarity distance (Anderson & Willis, 2003; Borcard, Gillet & Legendre, 2018). Use of Bray–Curtis has been debated due to their sensitivity to density invariance (Jost, Chao & Chazdon, 2011), but we did not identify any significant differences in density within our plots, so we retained using this distance to analyze dissimilarity (Legendre & De Cáceres, 2013). (b) Runs a redundancy analysis (RDA) of the PCO

created above (which act as a response data) constrained by “forest type” as explanatory variable (Anderson & Willis, 2003; Borcard *et al.*, 2018; Oksanen *et al.*, 2017). For the CAP analysis, we used the function *capscale* of the *vegan* library under the R environment (R Development CoreTeam 2018); *capscale* uses all axes with positive eigenvalues, and axes are weighted by corresponding eigenvalues, so that the ordination distances are the best approximations of original dissimilarities (Borcard *et al.*, 2018; Oksanen *et al.*, 2017). This implementation makes CAP comparable to distance-based redundancy analysis (db-RDA; Oksanen *et al.*, 2017; Borcard *et al.*, 2018). Additionally, permutational multivariate analyses of variance or PERMANOVAs were used to quantify differences in community dissimilarity among forest types (Anderson, 2001). PERMANOVA analysis tests the null hypothesis that the centroids of the four forest types, as defined in the space by the abundance of trees, palms and lianas, are equivalent for all forest types (Anderson & Walsh, 2013). Thus, if null hypothesis were true, any observed differences among the centroids will be similar in size to what would be obtained under random allocation of individual sample units (plots) to the forest types (Anderson, 2001; Anderson & Walsh, 2013). A similarity percentage analysis, SIMPER, was used to decompose the Bray–Curtis dissimilarity and to estimate the contribution in percentage of each species to the average overall dissimilarity (Clarke, 1993). PERMANOVA and SIMPER were performed using the software PRIMER v7 (Clarke & Gorley, 2015).

A variation partitioning analysis was performed to examine the contribution of forest types and geographic distance among the plots to community composition (Bocard *et al.*, 1992; Legendre *et al.*, 2005, 2009). A redundancy analysis (RDA) was performed to determine the proportion of compositional variation explained by forest types and geographical coordinates. We integrated the geographic coordinates directly as explanatory variables in the RDA using trend surface regression methods (Legendre, 1990; Legendre *et al.*, 2005). To elucidate the effect of topography among the three primary forests, we repeated the variation partitioning analyses, first including all forest types and second excluding secondary forests. Significance of each fraction was based on 999 random permutations. Variation partitioning was analyzed with the *varpart* library under the R environment (R Development Core Team, 2018).

Differences in density and species richness among forest types were tested using one-way ANOVAs with site as block variable after testing for data normality. For ANOVA analyses, we used the *stats* library under the R environment (R Development Core Team, 2018).

3.1.5 Results

A total of 11,514 live trees were censused and measured. The 86.91 and 96.06 percent of all individuals were identified at the species and genera level, respectively. A significant part of trees (1.66%) identified at genus, but not at species level, belonged to the diverse genera *Inga* and *Pouteria*. We found a total of 485 species, 280 genera, and 77 families of trees with dbh ≥ 10 cm. Mean tree density was 575.65 ± 20.09 trees/ha (mean $\pm$ SE), with no significant differences among sites and forest types. Mean richness was 96.3 ± 6.0 species/ha (mean $\pm$ SE) and varied significantly among forest types ($df = 3$, $F = 13.64$, $p = 0.0004$) and sites (blocks; $df = 4$, $F = 21.72$, $p < 0.0001$); with the highest richness in slope and ridge primary forests (110.2 ± 12.0 and 103.6 ± 13.6 species/ha, respectively) and the lowest in secondary forests (73.0 ± 9.9 species/ha). No significant differences in mean richness were found among primary forests.

Considering the 20 plots, only 27 species, that is, 5.6 percent of all species, were classified as oligarch species. These oligarch species accounted for 37.4 percent of all individuals. 3.7 percent of species are distributed pantropical, 48.1 percent are widespread in tropical America, 33.3 percent are distributed in Mesoamerica and NW of South America, 7.4 percent are restricted to Mesoamerica, and 7.4 percent are endemics of Costa Rica and Panama (Table 1). In the primary forests, a subset of these oligarch species accounted for 31.3–40.6 percent of local abundance, whereas in the secondary forests, only 8 oligarch species were locally dominant with 22.0 percent of abundance (Figure 1). In the sampled sites, the oligarchs with local dominance showed some variation ranking between 23.6 and 42.8 percent of abundance (Figure 1). Local dominant species that were not classified as regional oligarch species contributed to 7.8–26.5 percent and 9.7–28.0 percent of the abundance across sites and forest types, respectively (Figure 1). The most abundant species was the palm *Iriartea deltoidea* (7.0% of all individuals, Tables 1 and Supporting Information Table S2), which was absent at the Piro site, but attained both the highest mean and maximum of abundance (Table 1). The oligarch *Brosimum guianense* was the unique species that appeared in all the 20 plots. On the other hand, 80.1 percent of the species (392 species) showed a mean density lower than 1 tree/ha and/or a frequency < 25 percent, with 98 species only represented by one individual in all the 20 plots (very rare species). These rare and very rare species contributed to ≈ 45 percent of the total abundance in each forest type (45.9–47.5%; Figure 1a) or site (41.2–46.9%; Figure 1b).

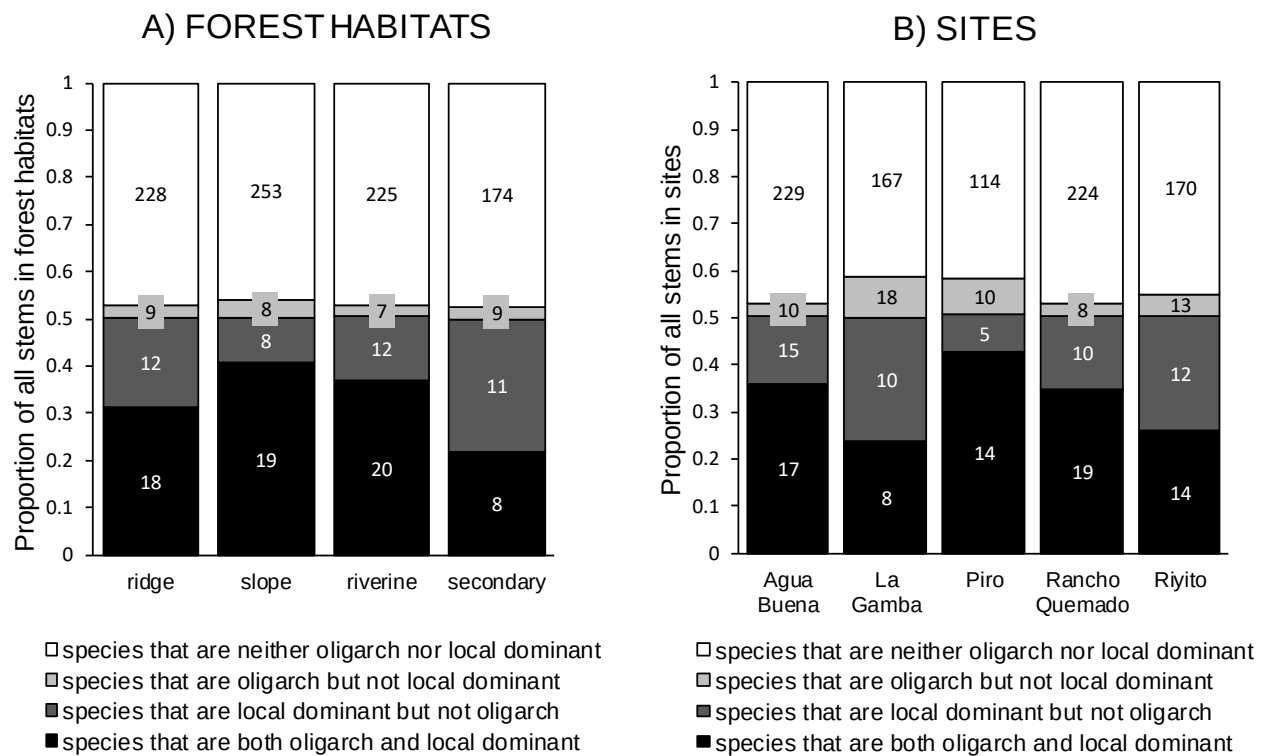


FIGURE 1 Proportions of abundance by forest type and site. (a) Proportions of stems in each forest type belonging to species that are oligarch, local dominant, or neither. (b) Proportions of stems in each forest type belonging to species that are oligarch, local dominant, or neither. Integers show the number of species in each compartment. Local dominants (oligarch or not) are species that contributed to the accumulated 50 percent of individuals encountered at that forest type or site. Oligarch are species that contributed to the accumulated 50 percent of individual in all plots and were present in at least half of the plots.

TABLE 1. List of the 27 most abundant palm and tree species in the study region, SW Costa Rica. Distribution of palms and trees was taken from Cornejo *et al.*, (2012) and www.tropicos.org

Species	Family	Distribution	% of trees	No of sites	No of forest types	No of plots	Mean density per ha $\pm$ SE (max. density)
<i>Iriartea deltoidea</i>	Arecaceae	Widespread in Tropical America	6.97	4	4	16	40.15 $\pm$ 8.84 (148)
<i>Otoba novogranatensis</i>	Myristicaceae	Mesoamerica/ NW South America	2.51	5	4	18	14.45 $\pm$ 3.39 (46)
<i>Compsonura excelsa</i>	Myristicaceae	Costa Rica/ Panama	2.30	5	4	16	13.25 $\pm$ 3.99 (60)
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	Salicaceae	Widespread in Tropical America	2.08	5	4	18	12.00 $\pm$ 2.09 (36)
<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	Pantropical	1.97	5	4	18	11.35 $\pm$ 2.01 (24)
<i>Carapa nicaraguensis</i>	Meliaceae	Mesoamerica/ NW South America	1.93	5	4	18	11.10 $\pm$ 2.08 (32)
<i>Tapirira guianensis</i>	Anacardiaceae	Widespread in Tropical America	1.72	5	4	17	9.90 $\pm$ 2.66 (41)
<i>Apeiba tibourbou</i>	Malvaceae	Widespread in Tropical America	1.61	5	4	14	9.25 $\pm$ 3.95 (76)
<i>Castilla tunu</i>	Moraceae	Mesoamerica/ NW South America	1.44	5	4	13	8.30 $\pm$ 4.42 (85)
<i>Perebea hispidula</i>	Moraceae	Mesoamerica	1.22	5	4	19	7.00 $\pm$ 1.40 (24)
<i>Vochysia ferruginea</i>	Vochysiaceae	Widespread in Tropical America	1.02	5	4	11	5.85 $\pm$ 2.43 (39)
<i>Socratea exorrhiza</i>	Arecaceae	Widespread in Tropical America	0.99	5	4	16	5.70 $\pm$ 1.43 (24)
<i>Brosimum guianense</i>	Moraceae	Widespread in Tropical America	0.96	5	4	20	5.55 $\pm$ 0.87 (13)
<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	Widespread in Tropical America	0.92	5	4	14	5.30 $\pm$ 1.86 (31)
<i>Sorocea pubivena</i>	Moraceae	Widespread in Tropical America	0.90	5	4	15	5.20 $\pm$ 1.59 (27)
<i>Brosimum lactescens</i>	Moraceae	Widespread in Tropical America	0.86	5	4	16	4.95 $\pm$ 1.50 (23)
<i>Cecropia insignis</i>	Urticaceae	Mesoamerica/ NW South America	0.86	5	4	14	4.95 $\pm$ 1.64 (29)
<i>Chimarrhis parviflora</i>	Rubiaceae	Costa Rica/ Panama	0.83	5	4	11	4.75 $\pm$ 1.45 (21)
<i>Virola sebifera</i>	Myristicaceae	Widespread in Tropical America	0.82	5	4	14	4.70 $\pm$ 1.93 (33)
<i>Chimarrhis latifolia</i>	Rubiaceae	Mesoamerica	0.80	5	4	11	4.60 $\pm$ 2.93 (45)
<i>Pourouma bicolor</i>	Urticaceae	Widespread in Tropical America	0.80	5	4	11	4.60 $\pm$ 3.23 (51)
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Salicaceae	Mesoamerica/ NW South America	0.77	5	4	14	4.45 $\pm$ 1.98 (35)
<i>Marila pluricostata</i>	Calophyllaceae	Mesoamerica/ NW South America	0.68	4	4	11	3.90 $\pm$ 1.18 (15)
<i>Virola surinamensis</i>	Myristicaceae	Widespread in Tropical America	0.68	5	4	19	3.90 $\pm$ 0.62 (10)
<i>Lacmellea panamensis</i>	Apocynaceae	Mesoamerica/ NW South America	0.64	5	4	15	3.70 $\pm$ 0.82 (14)
<i>Virola koschnyi</i>	Myristicaceae	Mesoamerica/ NW South America	0.58	5	4	18	3.35 $\pm$ 0.57 (9)
<i>Vochysia gentryi</i>	Vochysiaceae	Mesoamerica/ NW South America	0.56	4	4	11	3.20 $\pm$ 0.92 (10)

The Arecaceae family, with 2 oligarch and 3 common species, was the most important component of abundance in our study area (11.1% of all individuals), followed by the Moraceae and the Myristicaceae (Table 2). The Myristicaceae with 5 oligarchs of a total of 8 species was the family with greater proportion of oligarch species. The most diverse family in terms of number of genera and species was the Fabaceae (the fifth most abundant family), showing no oligarch species, but eight common ones.

The dissimilarities among the centroids of the four forest types are shown in the CAP graph, where the two first axes explained 82.6 percent of the variation (Figure 2). PERMANOVA test confirmed statistically significant differences among forest types when all species were considered ($df = 16$, Pseudo-F = 1.8701, $p = 0.003$, permutations = 998). When pairwise tests with oligarch species were performed, secondary and ridge forest were the most dissimilar, with mean dissimilarities of 49.8 and 47.6% with the other forest types, respectively (Table 3, Figure 2). For all the species groups, ridge forest showed significant differences with ravine and secondary forest in community composition. Secondary forest also showed significant differences with slope forest (Table 3).

TABLE 2 Contribution of the top ten families to the number of trees, percentage of tree individuals, number of genera and species, as well as number of oligarch and common species. For reference, we also show the ranking of each family in the Amazon basin according to ter Steege *et al.*, (2013)

Family	ranking ¹	No. of trees	% of trees	No. of genera	No. of species	No. of oligarch species	No. of common species
1. Arecaceae	2	1274	11.07	9	9	2	3
2. Moraceae	8	1004	8.72	12	25	5	7
3. Myristicaceae	-	822	7.14	3	8	5	1
4. Malvaceae	5	722	6.27	15	26	1	5
5. Fabaceae	1	712	6.18	28	57	0	4
6. Euphorbiaceae	9	532	4.62	10	16	0	4
7. Clusiaceae	-	481	4.17	6	14	1	5
8. Salicaceae	-	410	3.56	5	13	2	0
9. Vochysiaceae	-	408	3.54	2	5	2	2
10. Meliaceae	-	396	3.44	23	30	2	0

¹ This ranking is according to: ter Steege *et al.*, (2013)

Variation partitioning analysis showed that both spatial distance (geographical coordinates) and forest types explained significant differences in community composition within forest stands

when all, oligarch and common species were selected (Table 4). When all forest types were considered, spatial and forest types had similar weights in explaining community composition (Table 4). However when only primary forests were considered, spatial distance contributed with most of the explained variation for all species groups, except for oligarch species, where forest type contribution barely changed. Oligarch species was the component of community composition that best responded to spatial and forest type variables, with 42–43% of the explained variation in composition. Overall, the shared explained variation, the environmentally explained variation that is spatially structured, was between 12 and 16% of the total explained variation (Table 4).

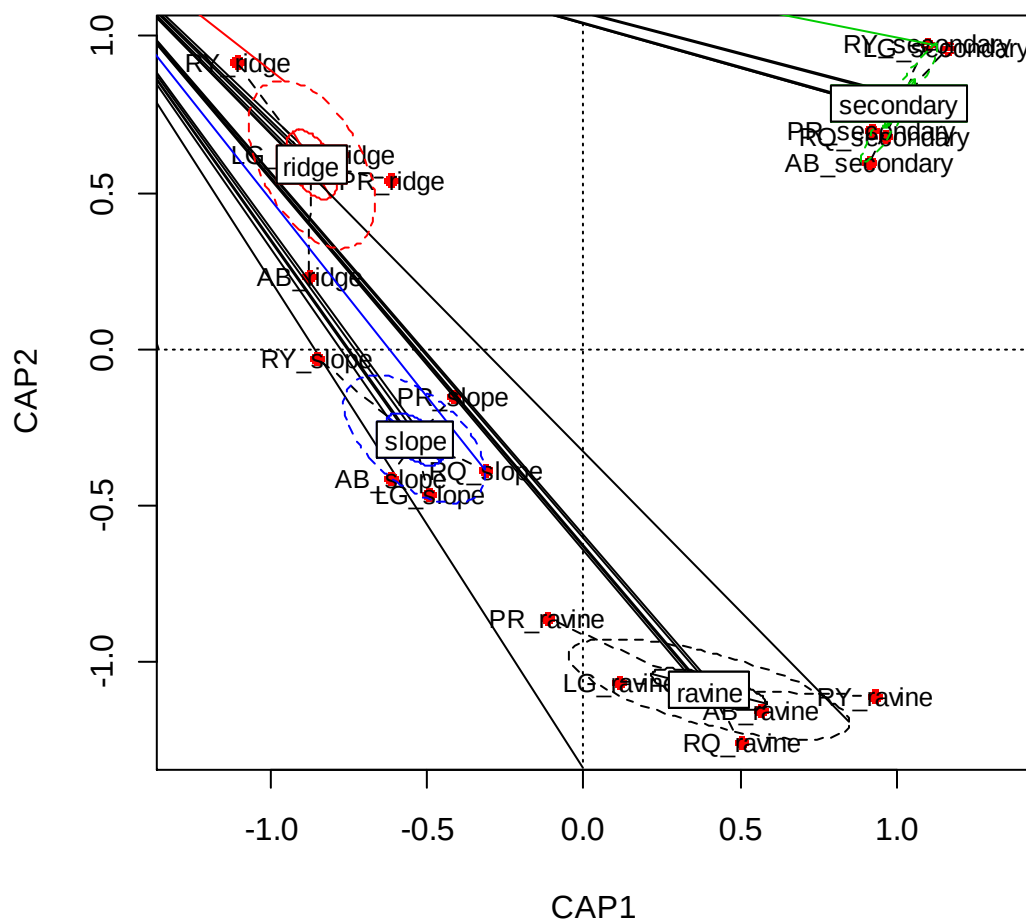


FIGURE 2 Canonical analysis of principal coordinates (CAP) showing the distances among the centroids of each forest type using the abundance data of all identified species. Striped lines of the ellipsoids indicate confidence interval limits at 95% of the centroids. Continuous lines of the ellipsoids indicate standard errors of the centroids. Dots indicate sampled plots. Site codes: AB (Agua Buena); LG (La Gamba); PR (Piro); RQ (Rancho Quemado); RY (Riyito) [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

TABLE 3 Pairwise PERMANOVA tests of dissimilarity among forest types using oligarch, common and rare and very rare species.

Species	Groups	t	P(perm)	Unique permutations	Dissimilarity (%)
Oligarch	ridge/ ravine	1.882	0.043	998	48.63
	ridge/ secondary	1.862	0.008	997	55.08
	ridge/ slope	1.336	0.100	997	39.21
	ravine/ secondary	0.930	0.591	999	44.77
	ravine/ slope	1.146	0.227	999	37.67
	secondary/ slope	1.650	0.011	997	49.56
Common	ridge/ ravine	1.599	0.022	999	73.36
	ridge/ secondary	2.156	0.012	999	81.54
	ridge/ slope	0.652	0.903	999	56.05
	ravine/ secondary	1.280	0.090	999	67.80
	ravine/ slope	1.274	0.089	999	67.50
	secondary/ slope	1.928	0.007	998	76.36
Rare and very rare	ridge/ ravine	1.207	0.033	999	89.86
	ridge/ secondary	1.304	0.009	998	94.09
	ridge/ slope	0.846	0.872	998	82.91
	ravine/ secondary	1.061	0.282	999	90.66
	ravine/ slope	1.029	0.343	999	87.70
	secondary/ slope	1.209	0.010	999	93.38

When oligarch species were used to identify the composition of ridge forests characteristic species were *Compsonura excelsa*, *Symphonia globulifera*, *Tapirira guianensis*, *Vochysia ferruginea* and *Pourouma bicolor* (Supporting Information Tables S1 and S2), whereas in ravine forest, *Otoba novogranatensis*, *Chimarrhis parviflora*, *Pleuranthodendron lindenii* and *Tetrathylacium macrophyllum* were the characteristic oligarch tree species (Supporting Information Tables S1 and S2). Although *I. deltoidea* was a common species in all forest types, it showed especially high abundance in the slope forest (Supporting Information Table S2). In fact, slope showed low dissimilarity with both ridge and ravine forests (Figure 2, Table 2) sharing high abundances of oligarch tree species such as *C. excelsa*, *S. globulifera*, *O. novogranatensis*, *T. macrophyllum*, *C. parviflora*, and *Sorocea pubivena*, in addition to *I. deltoidea*. Secondary forests were characterized by a lower number of oligarch species, such as *Apeiba tibourbou*, *Castilla tunu*, and *T. macrophyllum* (Supporting Information Tables S1 and S2).

TABLE 4 Variation partitioning analysis of community composition for all the species groups. Two variables were considered spatial (geographical position) and forest type. Shared variation is the amount of explained variation by forest type that is spatially structured. (a) All forest and (b) only primary forest types (excluding secondary).

	Variation explained (%)	All species	Oligarch	Common	Rare/very rare
(a) All forest types	Spatial	14.07	19.84	14.32	10.34
	F	2.727	3.820	2.780	1.680
	<i>p</i> (perm)	0.001	0.003	0.001	0.001
	Forest	11.56	15.76	18.45	3.75
	F	2.103	2.970	2.464	1.120
	<i>p</i> (perm)	0.001	0.001	0.030	0.215
	Shared	4.83	7.08	5.64	2.90
	Residual	69.54	57.32	61.59	83.01
(b) Only primary forests	Spatial	16.28	19.15	17.49	13.00
	F	2.534	3.820	2.650	1.680
	<i>p</i> (perm)	0.001	0.001	0.002	0.003
	Forest	5.67	16.15	7.52	1.04
	F	1.780	2.940	1.726	1.126
	<i>p</i> (perm)	0.017	0.003	0.04	0.195
	Shared	4.81	8.33	5.30	2.98
	Residual	73.23	56.37	69.68	82.98

3.1.6 Discussion

3.1.6.1 Beta diversity and differentiation of community composition

In tropical forests, changes in diversity of species assemblages across space have been explained by two main mechanisms that spatially structure tree species composition: a) the species-specific response to variation in environmental conditions across gradients or mosaics and b) the dispersion limitation of propagules over short distances (Harms *et al.*, 2001; Legendre *et al.*, 2005, 2009; Tuomisto & Ruokolainen, 2006). Although both mechanisms are not mutually exclusive, their relative contribution varies with spatial extent (de Cáceres *et al.*, 2012). At very local scales (<0.5 ha), neutral processes dominate community composition due to seed dispersal limitation leading to clumped structure of populations, whereas environmental factors linked to topographic and edaphic variation are more relevant with increasing plot size (de Cáceres *et al.*, 2012; Legendre *et al.*, 2009). However, at the landscape level, some studies have shown that geographical distance is the most important factor explaining composition dissimilarity due to dispersion constrains (Chain-Guadarrama *et al.*, 2012; Condit *et al.*, 2002; Duque *et al.*, 2009; Svenning *et al.*, 2004), whereas other studies have shown that this relationship loses significance when environmental factors are included (López-Martínez, Hernández-Stefanoni, Dupuy & Meave, 2013; Prada & Stevenson, 2016; Sesnie *et al.*, 2009). Our results show that both spatial

distance and environmental variation explain similar amounts of variation in species composition among tropical lowland forest types (Table 4). When secondary forests are excluded from analyses, forest type loses importance in explaining the variation in the dataset, highlighting the effect of successional status on forest species composition (Table 4). However, oligarch species were not affected by successional status and showed always the highest amount of variation explained in species composition (42–44% of total variation, Table 4), in response to both spatial and environmental variables. Topography is considered an indirect environmental variable, summarizing the observed match between species distribution and some environmental variables, as topographic features are correlated with soil drainage, water availability, soil depth, and nutrient availability, among others (de Cáceres *et al.*, 2012; Legendre *et al.*, 2009). Part of the residual variation is likely explained by environmental variables not assessed by our work, for instance, soil variables not related to topography (Baldeck *et al.*, 2013; Chain-Guadarrama *et al.*, 2012; Prada & Stevenson, 2016; Qiao *et al.*, 2015). Among primary forests, the greatest difference in community composition was between ridge and ravine forests. Slope forests represent a gradual change in community composition from more exposed hilltops on ridges to the bottom of the stream terraces and thus showed some similarities in species composition with both ridge and ravine forests.

Oligarch species have been reported to have relatively wider niche breadth than common species (Arellano *et al.*, 2014) and in our study were present in most of the plots (64% of oligarchic are present in at least 75% of all the plots), so differences in beta diversity of oligarch species among forest types were mainly attributed to differences in oligarchic abundance, rather than species identity. Wider niche breath does not mean that oligarchic species can be defined as habitat generalists, conversely many of them can be considered as species with strong preferences for one or two types of habitats where they attain the highest abundances (Pitman, Terborgh, Silman & Núñez, 1999; Pitman *et al.*, 2013; ter Steege *et al.*, 2013). Only a few oligarch species, like *B. guianense*, *Virola koschnyi* or *V. surinamensis*, appeared as generalist species that barely contributed to the differentiation among the forest types (Supporting Information Table S1) and attained regionally high abundances with relatively local low densities in primary forests (Table 1). Conducting taxonomic complete (or almost complete) inventories in tropical forest ecosystems is a highly laborious and arduous task due to technical (climbing to get adequate plant samples) and taxonomic (uncomplete or partial knowledge of the tropical flora) problems (Balakrishnan, 2015; Gentry, 1988; ter Steege *et al.*, 2013). Oligarchic species are likely less susceptible to misidentification issues due to greater abundance (ter Steege *et al.*, 2013), allowing more confident characterization of beta diversity along environmental gradients (Arellano *et al.*, 2016).

All groups of species investigated allowed discrimination of secondary from ridge and slope forests. Gradual change from pioneer to late successional species is the most obvious explanation of differences in community composition, as secondary forests showed many oligarchic (*A. tibourbou*, *Castilla tunu* and *Cecropia insignis*), common (e.g., *Goethalsia meiantha*, *Hieronyma alchorneoides*, *Alchornea costaricensis*), and rare (e.g., *Hampea appendiculate*, *Margaritaria nobilis*) species with the typical pioneer habit (Clark & Clark, 2001; Gilman *et al.*, 2016; Guariguata, Chazdon, Denslow, Dupuy & Anderson, 1997; Healey & Gara, 2003; McClellan, Montgomery, Nelson & Becknell, 2018; Peña-Claros, 2003; Vandermeer, de la Cerda & Boucher, 1997; Wood, Lawrence & Wells, 2001). In contrast, secondary and ravine forests showed low dissimilarity in oligarch species composition. Although differences were not strictly significant ($p < 0.1$, Table 3), common species were better suited to differentiate secondary and ravine forests, due to the high abundance of pioneer species in secondary forest, such as *A. costaricensis*, *G. meiantha*, *Guatteria chiriquiensis*, *H. alchorneoides*, and *Spondias radlkoferi* (Supporting Information Table S1; Lieberman, Lieberman, Hartshorn & Peralta, 1985; Vandermeer *et al.*, 1997; Wood *et al.*, 2001; Healey & Gara, 2003; Peña-Claros, 2013; Gilman *et al.*, 2016).

3.1.6.2 Characterization of forest types with oligarch species

Slope and ravine forests showed the lowest dissimilarity in oligarch species composition due to the dominance of the two most abundant species that also most contributed to the differentiation from the ridge forest: *I. deltoidea* and *O. novogranatensis*. The palm *I. deltoidea* is also one of the most abundant plant species in the neotropics (Arellano *et al.*, 2014; Pitman *et al.*, 2001; Ruokolainen & Vormisto, 2000; ter Steege *et al.*, 2013). This species is ubiquitous in the sub-canopy domain, found across many soils and forest types (Clark, Clark, Sandoval & Castro, 1995; Ruokolainen & Vormisto, 2000), but is negatively affected by flooding in poorly drained habitats (Losos, 1995). Being considered a late successional species (Guariguata *et al.*, 1997), *I. deltoidea* is also found in secondary forests (Losos, 1995). Although *I. deltoidea* was common in all our forest types (Supporting Information Table S2), it was especially abundant in the steep slope and ravine plots, as demonstrated in another study in the same region (Huber, 2005). Stilt roots in palms such as *I. deltoidea* have shown to allow rapid height growth without loss of stability on steep slopes, allowing the early exploitation of light gaps (Avalos, Salazar & Araya, 2005; Dransfield, 1978; Hartshorn, 1983; Swaine, 1983), a factor that strongly limits *I. deltoidea* abundance at the seedling stage, but not at the mature palms (Svenning, 1999). On the other hand, *O. novogranatensis* is associated to moist but well-drained soils in low altitude locations (Lieberman *et al.*, 1985). Although *O. novogranatensis* is considered a late successional mid-canopy tree (Cole, Holl, Keene & Zahawi, 2011), it was relatively common in almost all our

secondary plots, and it was shown that the large-seeded tree *O. novogranatensis* can be successfully introduced into early stages of succession (Cole *et al.*, 2001).

The oligarchs *C. excelsa* and *S. globulifera*, that are common in both ridge and slope forests with moderate to high densities, exemplify contrasting life-history traits and biogeographic patterns. *Compsonneura excelsa*, a mid-canopy tree (up to 25-m height in our study sites) with unknown ecology, is an endemic species restricted to the very humid forests of Costa Rica and west Panama (Cornejo *et al.*, 2012; Jiménez, 2007). *Symphonia globulifera*, in contrast, has an exceptionally large geographic distribution from Mexico to Brazil and also occurs in tropical West Africa. It grows in a range of habitats, from swamps (van Andel, 2003; Scarano, Ribeiro, de Moraes & de Lima, 1997) to flat plateaus and well-drained sites (Carneiro, Sebbenn, Kanashiro & Degen, 2007; Hartshorn, 1983), which has led some authors to suggest that what is treated as a single species may in fact be at least two species distinguished by morphological and ecological features (Loubry, 1994). In our plots, *S. globulifera* is a tree of the upper canopy (up to 46 m height), which contrasts with data from other studies where it was usually considered a sub-canopy tree (Hammel, 1986; Gill, Fowler & Mori, 1998; but see Hartshorn, 1983). Nonetheless, only a few oligarch species, *V. ferruginea* and *P. bicolor*, contributed to the differentiation of the community composition of the ridge plots. *Vochysia ferruginea* showed high abundance on ridges in other studies in the Golfo Dulce region (Huber, 2005) and interestingly was also an abundant species recorded in secondary forests (Guariguata *et al.*, 1997; Letcher & Chazdon, 2009; Wood *et al.*, 2011), as was also corroborated by our study. Snapping due to wind exposure and clumps of standing dead trees after lighting storms are very common disturbances on ridges (Gale 2006, Weissenhofer, 2005), likely creating recruitment opportunities for *V. ferruginea*, which rapidly grow into canopy gaps via a gap mode of regeneration (Vandermeer *et al.*, 1997).

Secondary forests showed the lowest species richness, as is common in tropical forests (Guariguata *et al.*, 1997; Peña-Claros, 2013), with stem abundance strongly dominated by pioneer tree species. Only three typical pioneer species are so frequent to be considered as oligarchs: *A. tibourbou*, *Castilla tunu*, and *C. insignis*. These species usually are present in the tree inventories of secondary but also in primary forests (Clark & Clark, 2001; Li, Aguilar & Berkov, 2017; Oliveira-Filho, Curi, Vilela & Carvalho, 1998), with juvenile stages associated with canopy gaps (Clark & Clark, 2001). Only some tree species characteristic of primary forest (Cole *et al.*, 2001; Webb, 1999) such as *T. macrophyllum*, *Carapa nicaraguensis*, and *O. novogranatensis* were able to recruit in significant numbers in these secondary forests.

3.1.7 Conclusions

Tropical tree and palm species responded to topographic variation among tropical lowland forest stands, thus contributing to variation in beta diversity across the landscape. Although secondary forest species composition was well reflected by common species, characterization of tropical primary forests was best captured by oligarch species composition as these species showed the greatest response to spatial and environmental variables. The ubiquity of oligarchic patterns in neotropical plant communities has led to the powerful concept of hyperdominance to study and model important ecosystem functions, such as carbon storage and productivity, nutrient cycling and trophic interactions by focusing on a subset of species (Fauset *et al.*, 2015; ter Steege *et al.*, 2013). Our results corroborate the utility of the hyperdominance concept and extend the concept to the analysis of beta diversity allowing for characterization of hyperdiverse forest communities across tropical landscapes.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was funded by the Austrian Federal Ministry of Science and Research (BMW-F-4.409/30-II/4/2009). Diego Céspedes, Guillem Crespo, Javier García, Alejandro Jiménez, Bolívar Marín, Alvaro Picado and Arlet Quirós kindly assisted in the field sampling. We are grateful to James Dalling and two anonymous reviewers for their helpful comments.

DATA AVAILABILITY

Data available from the Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.6d8p7j1> (Morera-Beita *et al.*, 2019).

ORCID

Wolfgang Wanek: ID. <https://orcid.org/0000-0003-2178-8258>

Florian Hofhansl: ID. <https://orcid.org/0000-0003-0073-0946>

Fernando Silla: ID. <https://orcid.org/0000-0001-9943-2572>

3.1.8 References

- Alder, D., & Synnott, T. J. (1992). Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Alvarado, A., & Mata, R. (2016). Soils of Costa Rica: An agroecological approach. In M. Kappelle (Ed.), Costa Rican ecosystems (pp. 64–93). Chicago, IL: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226121642.001.0001>

- van Andel, T. R. (2003). Floristic composition and diversity of three swamp forests in northwest Guyana. *Plant Ecology*, 167, 293–317. <https://doi.org/10.1023/A:1023935326706>
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of beta diversity: A road map for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19–28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Anderson, M. J., & Walsh, D. C. I. (2013). PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83, 557–574. <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- Anderson, M. J., & Willis, T. J. (2003). Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84, 511–525. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0511:CAOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0511:CAOPCA]2.0.CO;2)
- Arellano, G., Cala, V., & Macía, M. J. (2014). Niche breadth of oligarchic species in Amazonian and Andean rain forests. *Journal of Vegetation Science*, 25, 1355–1366. <https://doi.org/10.1111/jvs.12180>
- Arellano, G., Jørgensen, P. M., Fuentes, A. F., Loza, M. I., Torrez, V., & Macía, M. J. (2016). Oligarchic patterns in tropical forests: Role of the spatial extent, environmental heterogeneity and diversity. *Journal of Biogeography*, 43, 616–626. <https://doi.org/10.1111/jbi.12653>
- Avalos, G., Salazar, D., & Araya, A. L. (2005). Stilt root structure in the neotropical palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza*. *Biotropica*, 37, 44–53. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.03148.x>
- Bagley, J. C., & Johnson, J. B. (2014). Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics: Diversification between two continents and between two seas. *Biological Reviews*, 89, 767–790. <https://doi.org/10.1111/brv.12076>
- Balakrishnan, R. (2015). Species concepts, species boundaries and species identification: A view from the tropics. *Systematic Biology*, 54, 689–693.
- Baldeck, C. A., Harms, K. E., Yavitt, J. B., John, R., Turner, B. L., Valencia, R., ... Dalling, J. W. (2013). Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 20122532.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). Numerical ecology with R, 435 pp. Cham, Switzerland: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045–1055.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124, 255–296. <https://doi.org/10.1086/284267>
- de Cáceres, M., Legendre, P., Valencia, R., Cao, M., Chang, L. W., Chuyong, G., ... He, F. (2012). The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1191–1202. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00770.x>
- Carneiro, F. S., Sebbenn, A. M., Kanashiro, M., & Degen, B. (2007). Low interannual variation of mating system and gene flow of *Symphonia globulifera* in the Brazilian Amazon. *Biotropica*, 39, 628–636. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00314.x>

- Chain-Guadarrama, A., Finegan, B., Vilchez, S., & Casanoves, F. (2012). Determinants of rainforest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 463–481. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000521>
- Clark, D. B., & Clark, D. A. (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137, 185–198. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00327-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00327-8)
- Clark, D. B., & Clark, D. A. (2001). Getting to the canopy? Tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology*, 82, 1460–1472. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1460:GTTCTH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1460:GTTCTH]2.0.CO;2)
- Clark, D. A., Clark, D. B., Sandoval, R. M., & Castro, M. V. C. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forests palms. *Ecology*, 76, 2581–2594. <https://doi.org/10.2307/2265829>
- Clarke, K. P., & Gorley, R. N. (2015). *PRIMER v7: User manual/tutorial*. Plymouth, UK: PRIMER-E. Clarke, K. R. (1993). Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*, 18, 117–143.
- Cole, R. J., Holl, K. D., Keene, C. L., & Zahawi, R. A. (2011). Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, 261, 1590–1597.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., ...Hubbell, S. P. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666–669. <https://doi.org/10.1126/science.1066854>
- Cornejo, X., Mori, S. A., Aguilar, R., Stevens, H., & Douwes, F. (2012). Phytogeography of the trees of the Osa Peninsula, Costa Rica. *Brittonia*, 64, 76–101. <https://doi.org/10.1007/s12228-011-9194-0>
- Dransfield, J. (1978). Growth forms of rain forest palms. In P. B. Tomlinson, & M. H. Zimmermann (Eds.), *Tropical trees as living systems* (pp. 247–268). New York, NY: Cambridge University Press.
- Duque, A., Phillips, J. F., Von Hildebrand, P., Posada, C. A., Prieto, A., Rudas, A.,... Stevenson, P. (2009). Distance decay of tree species similarity in protected areas on terra firme forests in Colombian Amazonia. *Biotropica*, 41, 599–607. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00516.x>
- Fauset, S., Johnson, MO, Gloor, M, Baker, TR, Monteagudo, MA, Brien, RJ, ... Phillips, OL (2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications*, 6, 6857. <https://doi.org/10.1038/ncomms7857>
- Gale, N. (2006). The relationship between canopy gaps and topography in a western ecuadorian rain forest. *Biotropica*, 32, 653–661.
- Gentry, A. H. (1988). Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85, 156–159. <https://doi.org/10.1073/pnas.85.1.156>
- Gilbert, L. E., Christen, C. A., Altrichter, M., Longino, J. T., Sherman, P. M., Plowes, R., ... Kappelle, M. (2016). The southern pacific lowland evergreen moist forest of the Osa region. In M. Kappelle (Ed.), *Costa Rican ecosystems* (pp. 360–411). Chicago, IL: The University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226121642.001.0001>
- Gill, G. E., Fowler, R. T., & Mori, S. A. (1998). Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) in Central French Guiana. *Biotropica*, 30, 139–144. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00378.x>

- Gilman, A. C., Letcher, S. G., Fincher, R. M., Perez, A. I., Madell, T. W., Finkelstein, A. L., & Corrales-Araya, F. (2016). Recovery of floristic diversity and basal area in natural forest regeneration and planted plots in a Costa Rican wet forest. *Biotropica*, 48, 498–508.
- Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M., & Anderson, L. (1997). Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 132, 107–120. <https://doi.org/10.1023/A:1009726421352>
- Hammel, B. E. (1986). The vascular plant flora of La Selva Biological Station, Costa Rica: Guttiferae. *Selbyana*, 9, 203–217.
- Harms, K. E., Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 91, 757–775.
- Hartshorn, G. S. (1983). Plants. In D. Janzen (Ed.), *Costa Rican natural history* (pp. 118–350). Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Healey, S. P., & Gara, R. I. (2003). The effect of a teak (*Tectona grandis*) plantation on the establishment of native species in an abandoned pasture in Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 176, 497–507. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00235-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00235-9)
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Huber, W. (2005). *Tree diversity and biogeography of four one-hectare plots in the lowland rainforest of the Piedras Blancas National Park ("Regenwald der Österreicher")*, Costa Rica. PhD Dissertation, University of Wien.
- Jiménez, Q. (2007). Myristicaceae. *Manual de Plantas de Costa Rica*, Vol. 6 Dicotiledóneas (Haloragaceae-Phytolaccaceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 111, 684–691.
- Jost, L., Chao, A., & Chazdon, R. L. (2011). Compositional similarity and β (beta) diversity. In A. E. Magurran & B. J. McGill (Eds.), *Biological*
- Peña-Claros, M. (2003). Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*, 35, 450–461.
- Phillips, O. L., Núñez, P., Lorenzo-Monteagudo, A., Peña-Cruz, A., Chuspe-Zans, M. E., Galiano-Sánchez, W., ... Rose, S. (2003). Habitat association among Amazonian tree species: A landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, 91, 757–775. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00815.x>
- Pitman, N. C. A., Silman, M. R., & Terborgh, J. W. (2013). Oligarchies in Amazonian tree communities: A ten-year review. *Ecography*, 36, 114–123. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.00083.x>
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J. W., Silman, M. R., & Núñez, V. P. (1999). Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80, 2651–2661. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2651:TSDIAU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2651:TSDIAU]2.0.CO;2)
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J. W., Silman, M. R., Núñez, V. P., Neill, D. A., Ceron, C. E., ... Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82, 2101–2117. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2101:DADOTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2)

- Prada, C. M., & Stevenson, P. R. (2016). Plant composition associated with environmental gradients in tropical montane forests (Cueva de Los Guacharos National Park, Huila, Colombia). *Biotropica*, 48, 568–576. <https://doi.org/10.1111/btp.12331>
- Qiao, X., Li, Q., Jiang, Q., Lu, J., Franklin, S., Tang, Z., ... Jiang, M. (2015). Beta diversity determinants in Badagongshan, a subtropical forest in central China. *Scientific Reports*, 5, 17043. <https://doi.org/10.1038/srep17043>
- R Development Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. Retrieved from <http://www.R-project.org>
- Ruokolainen, K., & Vormisto, J. (2000). The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalists. *Basic and Applied Ecology*, 1, 97–108. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00020>
- Scarano, F. R., Ribeiro, K. T., de Moraes, L. F. D., & de Lima, H. C. (1997). Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 793–803. <https://doi.org/10.1017/S0266467400011007>
- Sesnie, S. E., Finegan, B., Gessler, P., & Ramos, Z. (2009). Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old-growth rain forest remnants. *Biotropica*, 41, 16–26. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00451.x>
- Slatyer, R. A., Hirst, M., & Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16, 1104–1114. <https://doi.org/10.1111/ele.12140>
- ter Steege, H., Pitman, N. C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... Silman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342, 1243092. <https://doi.org/10.1126/science.1243092>
- Svenning, J. C. (1999). Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuni National Park, Amazonian Ecuador: Are large treefall gaps important? *Journal of Tropical Ecology*, 15, 355–366. <https://doi.org/10.1017/S0266467499000875>
- Svenning, J. C., Kinner, D. A., Stallard, R. F., Engelbrecht, B. M. J., & Wright, S. J. (2004). Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology*, 85, 2526–2538. <https://doi.org/10.1890/03-0396>
- Swaine, M. D. (1983). Stilt roots and ephemeral germination sites. *Biotropica*, 15, 240. <https://doi.org/10.2307/2387837>
- Tuomisto, H., & Ruokolainen, K. (2006). Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*, 87, 2697–2708. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2697:AOEBDU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2697:AOEBDU]2.0.CO;2)
- Vandermeer, J., de la Cerda, I. G., & Boucher, D. (1997). Contrasting growth rate patterns in eighteen tree species from a post-hurricane forest in Nicaragua. *Biotropica*, 29, 151–161. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00019.x>
- Vormisto, J., Svenning, J. C., Hall, P., & Balslev, H. (2004). Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology*, 92, 577–588. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00904.x>
- Webb, E. L. (1999). Growth ecology of *Carapa nicaraguensis* Aublet. (Meliaceae): Implications for natural forest management. *Biotropica*, 31, 102–110.

- Weissenhofer, A. (2005). Structure and vegetation dynamics of four selected one hectare forest plots in the lowland rain forests of the Piedras Blancas National Park ("Regenwald der Österreicher"), Costa Rica, with notes on the vegetation diversity of the Golfo Dulce region. PhD Dissertation, University of Wien.
- Weissenhofer, A., & Huber, W. (2001). Basic geographical and climate features of the Golfo Dulce region. In A. Weber, W. Huber, A. Weissenhofer, N. Zamora & G. Zimmermann (Eds.), *An introductory field guide to the flowering plants of the Golfo Dulce Rain Forests, Costa Rica* (pp. 15–24). Linz, Austria: Oberösterreichisches Landes Museum.
- Weissenhofer, A., Huber, W., Mayer, V., Pamperl, S., Weber, A., & Aubrecht, G. (2008). Natural and cultural history of the Golfo Dulce region, Costa Rica. *Stapfia*, 88, 768.
- Weissenhofer, A., Huber, W., Zamora, N., Weber, A., & González, J. (2001). A brief outline of the flora and vegetation of the Golfo Dulce region. In A. Weber, W. Huber, A. Weissenhofer, N. Zamora & G. Zimmermann (Eds.), *An introductory field guide to the flowering plants of the Golfo Dulce Rain Forests, Costa Rica* (pp. 15–24). Linz, Austria: Oberösterreichisches Landes Museum.
- Whittaker, R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26, 1–80. <https://doi.org/10.2307/1943577>
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338. <https://doi.org/10.2307/1943563>
- Williams, J. N., Trejo, I., & Schwart, M. W. (2017). Commonness, rarity, and oligarchies of woody plants in the tropical dry forests of Mexico. *Biotropica*, 49, 493–501. <https://doi.org/10.1111/btp.12447>
- Williams, J. N., Viers, J. H., & Schwart, M. W. (2010). Tropical dry forest trees and the relationship between local abundance and geographic range. *Journal of Biogeography*, 37, 951–959. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02248.x>
- Wood, T. E., Lawrence, D., & Wells, J. A. (2011). Inter-specific variation in foliar nutrients and resorption of nine canopy-tree species in a secondary neotropical rain forest. *Biotropica*, 43, 544–551.
- Zamora, N., Hammel, B. E., & Grayum, M. H. (2004). Vegetation. In B. E. Hammel, M. H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora (Eds.), *Manual de plantas de Costa Rica, Vol. I* (pp. 91–216), *Introducción*. St. Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden Press. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 97.

SUPPORTING INFORMATION (See Appendices)

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

How to cite this article: Morera-Beita A, Sánchez D, Wanek W, *et al.* Beta diversity and oligarchic dominance in the tropical forests of Southern Costa Rica. *Biotropica*. 2019;51:117–128. <https://doi.org/10.1111/btp.12638>

3.2 Biodiversidad

3.2.1 Riqueza florística

Para el análisis de la biodiversidad de todos los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos presente en el sitio de estudio; se tomó como referencia la última evaluación de campo, donde fueron censados y medidos un total de 4229 individuos en las ocho parcelas permanentes de medición en los diferentes tipos de bosque; entre ambos sitios, correspondiendo a 2220 individuos en Agua Buena de Rincón y 2009 en Piro (cuadro 3.1). De acuerdo a su taxonomía, se reportaron 357 especies, 240 géneros y 72 familias. Conforme a su hábito, 3917 individuos corresponden a árboles (92,62%), 258 individuos a palmas (6,10%) y 54 individuos a bejucos (1,28%); distribuyéndose en 341 especies de árboles, 6 especies de palmas y 10 especies de bejucos respectivamente. En relación a su identificación taxonómica se logró identificar a nivel de especie el 91,56% de los individuos, 5,86% quedaron identificadas a nivel de género, 1,37% a nivel de familia y solamente 51 individuos (1,21%) no se logró su algún grado de identificación; del total de géneros identificados, un 2,36% fueron identificados a nivel de morfoespecies (30 morfoespecies, correspondiente a 100 individuos). El sitio de Agua Buena de Rincón presentó la mayor riqueza florística con un total de 296 especies para un promedio de $133,75 \pm 11,60$ especies/ha (media $\pm$ E.E.) y en el sitio Piro se registraron 166 especies para un promedio de $74,25 \pm 4,25$ especies/ha (media $\pm$ E.E.). No se aprecia un patrón entre el número de especies de acuerdo a los tipos de bosques, para Agua Buena de Rincón es el bosque primario de cima (AB-BPC) el que presenta el mayor número de especies (155) y en el caso de Piro; es el bosque primario con influencia hídrica (PI-BPIH) el que presenta la mayor cantidad de especies (83).

Cuadro 3.1. Contribución taxonómica a nivel de especies, géneros y familias para los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en cada uno de los sitios y tipos de bosques evaluados, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio	Tipo de bosque	Especies	Géneros	Familias	Especies + Morfoespecies
Agua Buena	AB-BPC	155	131	53	162
	AB-BPL	152	129	51	158
	AB-BPIH	119	114	41	124
	AB-BSec	109	98	39	109
	Total	296	214	68	312
Piro	PI-BPC	66	61	29	70
	PI-BPL	80	78	32	86
	PI-BPIH	83	88	38	88
	PI-BSec	68	58	30	70
	Total	166	144	51	183
Total general		357	240	72	387

Para los diferentes tipos de bosque evaluados en Agua Buena de Rincón (Fig. 3.1), se tiene un total de 312 especies identificadas (296 especies y 16 morfoespecies), donde el 8,01% (25 especies) de estas abarcan el 50% de la abundancia total del sitio, 271 (86,9%) especies tienen 10 o menos individuos y un total de 115 (36,9%) especies solo reportan un individuo, resaltando con esto el rol de las especies raras en estos bosques.

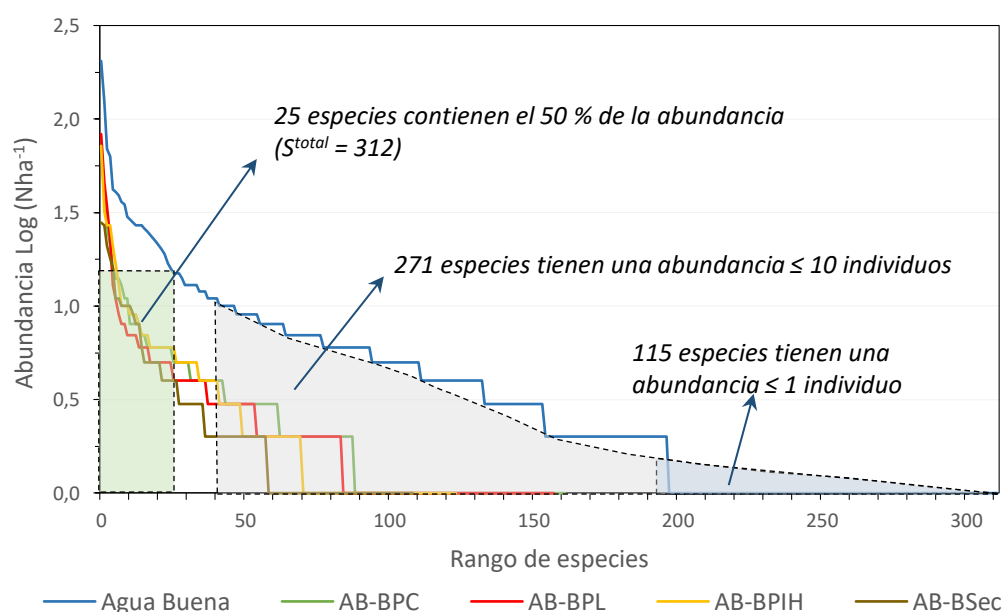


Figura 3.1. Diagrama de abundancia para el rango de especies de los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los cuatro tipos de bosque y para todo el sitio en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica.

Para el caso de Piro (Fig. 3.2), se tiene un total de 183 especies identificadas (166 especies y 17 morfoespecies), donde el 8,74% (16 especies) de estas abarcan el 50% de la abundancia total del sitio, 137 (74,9%) especies tienen 10 o menos individuos y un total de 59 (32,2%) especies solo reportan un individuo, al igual que en Agua Buena, las especies raras llegan a ser un grupo considerable. Por otro lado las especies abundantes contienen una proporción considerable de los individuos en ambos sitios, lo que refleja una acumulación de individuos en unas pocas especies.

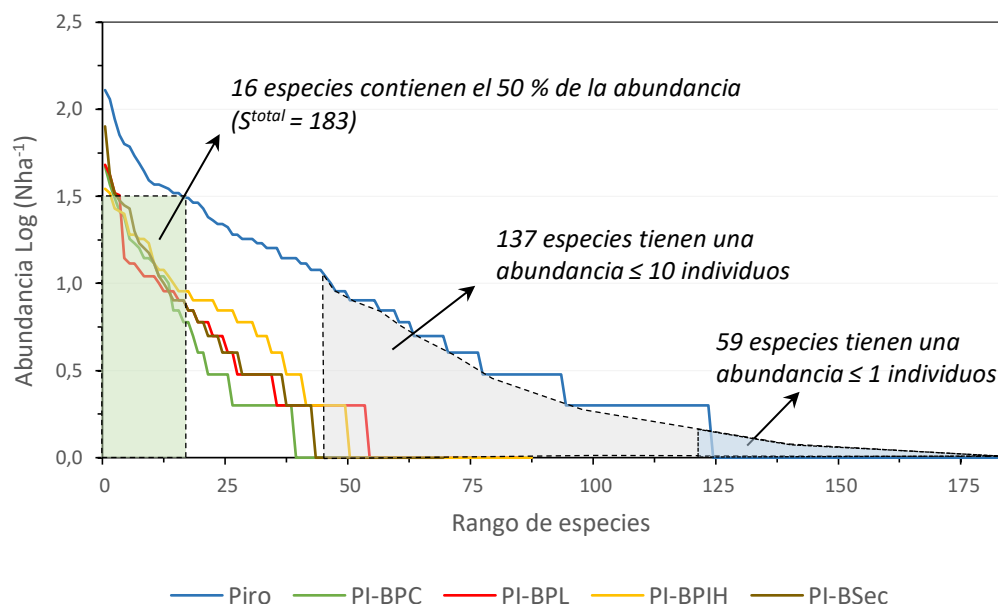


Figura 3.2. Diagrama de abundancia para el rango de especies de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los cuatro tipos de bosque y para todo el sitio en Piro, Península de Osa, Costa Rica.

3.2.2 Curvas de acumulación de especies

Los estimadores utilizados en la construcción de las curvas de acumulación de especies para ambos sitios (Fig. 3.3 y 3.4), muestran que la riqueza reportada en cada una de las parcelas (S observada), está por debajo de la riqueza esperada que muestran estos índices, inclusive la extrapolación a una hectárea más en cada parcela, se mantiene por debajo de la riqueza esperada de los índices (ACE, Chao 1, Jackknife 1 y MM), solo el índice Bootstrap muestra valores muy cercanos a los valores observados. Uno de los aspectos a tomar en cuenta por estos resultados; es la particularidad que tiene el trabajo de investigación, ya que se establecen parcelas permanentes de medición donde se utilizan unidades de una hectárea, lo que puede llegar a tener influencia sobre la representatividad en cuanto a la riqueza de árboles, palmas y bejucos con $D_{ap} \geq 10$ cm. En forma general todas las curvas de acumulación de especies por tipo de bosque y por sitio presentan un crecimiento en función del área y no llegan a estabilizar la asíntota, en forma particular el estimador MM muestra una estabilización inicial, pero igualmente, posterior a su estabilización continua creciente y reportando una mayor riqueza con

el aumento del área de muestreo. Todos los estimadores utilizados reportan una riqueza estimada mayor entre un 10 a un 30 % superior que las valores de riqueza observados.

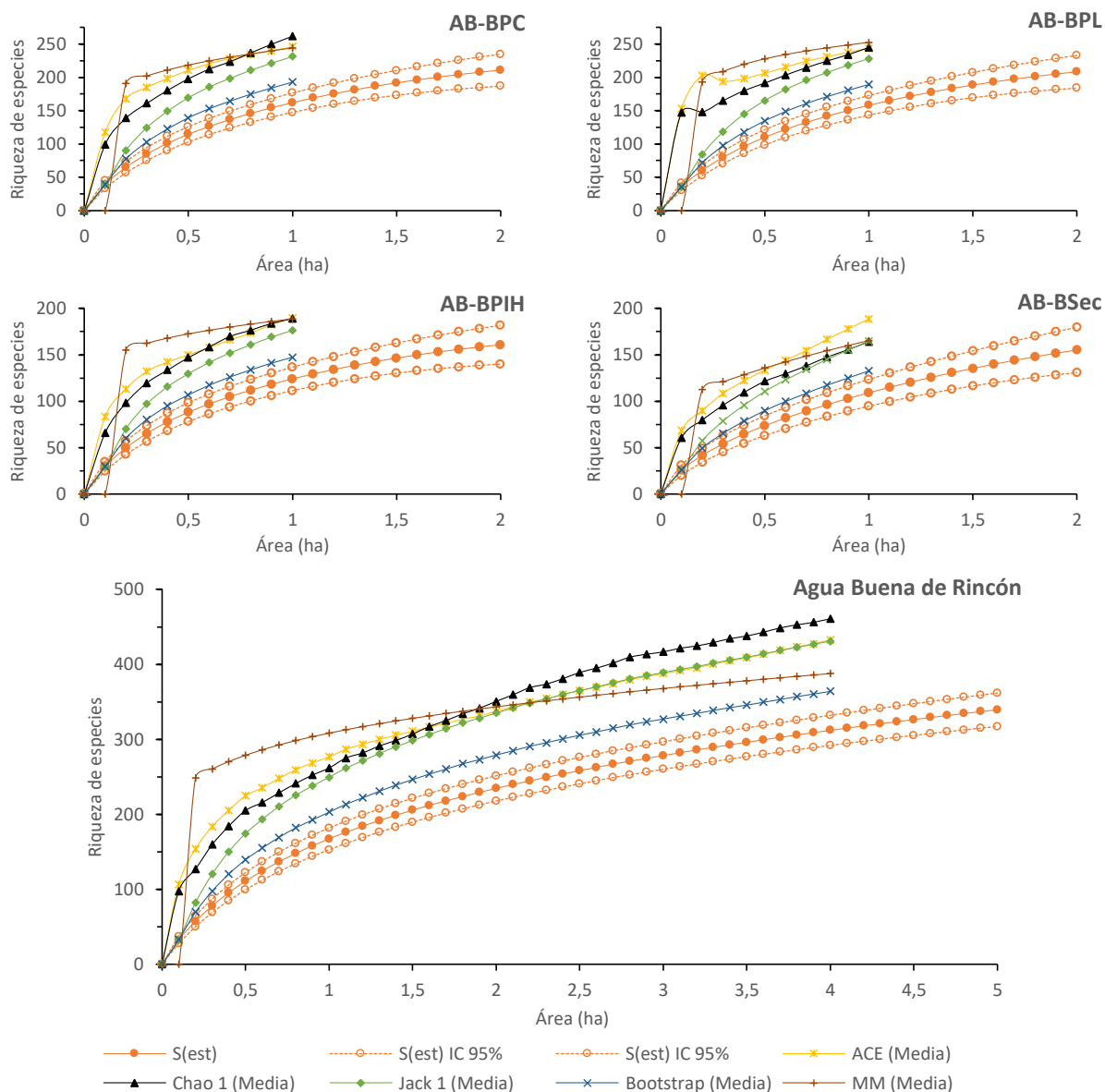


Figura 3.3. Curvas de acumulación de especies por unidad de área de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos para los diferentes tipos de bosque evaluados en el sitio de Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. (Especies observadas 312)

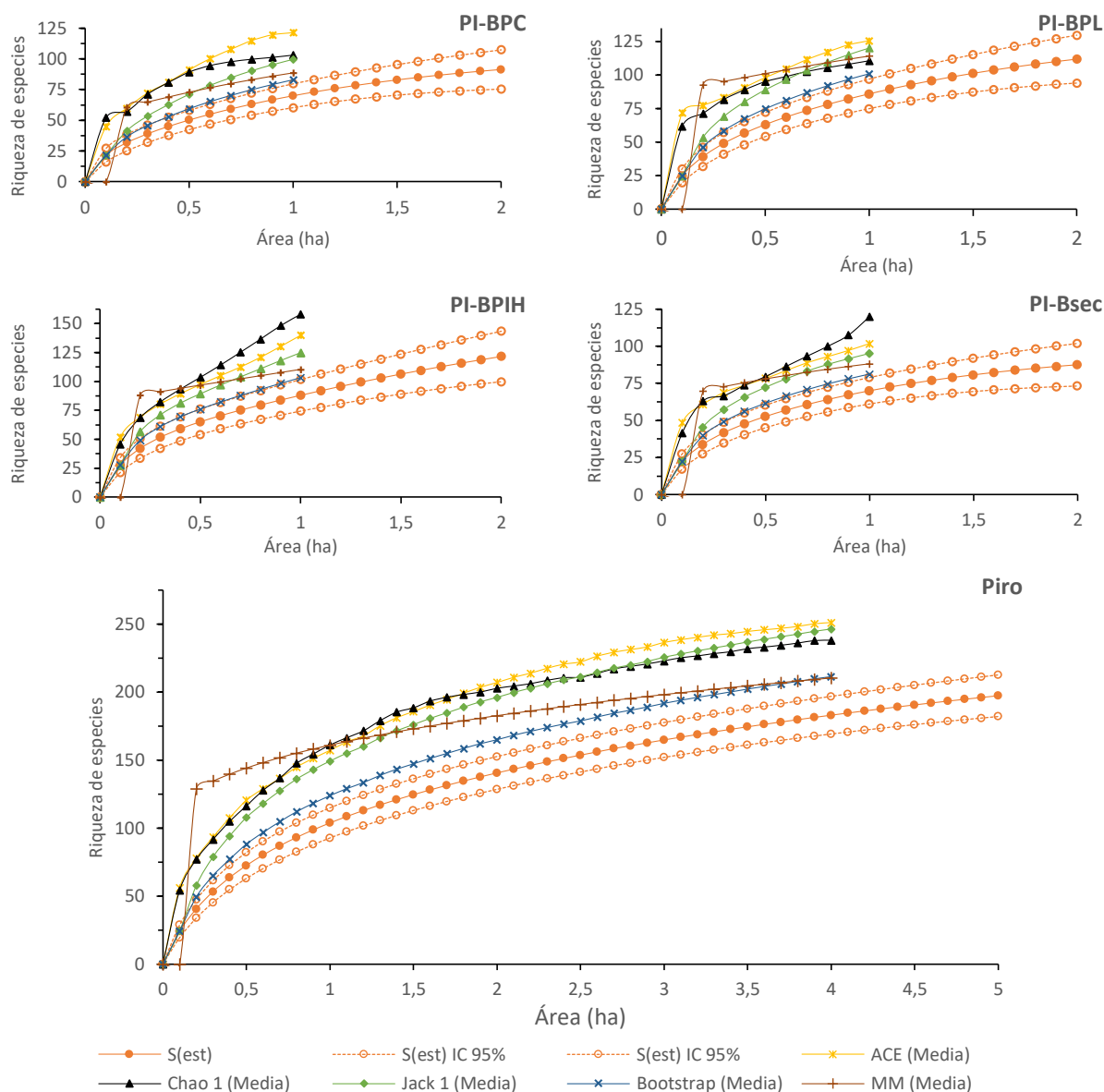


Figura 3.4. Curvas de acumulación de especies por unidad de área de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos para los diferentes tipos de bosque evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica. (Especies observadas 183)

3.2.3 Análisis de diversidad

De acuerdo a la análisis de las diversidad de las especies de árboles, palmas y bejucos con Dap $\geq$ 10 cm (Cuadro 3.2) se obtiene una buena cobertura de datos, expresando con esto que cada una de las parcelas en los tipos de bosque evaluado, logran una buena representatividad. En cuanto al coeficiente de variación; que varía entre 1,30 y 2,40 en todos los tipos de bosque o sitio, este muestra que existe una heterogeneidad en la composición de sus especies en relación con su abundancia. En cuanto a la composición de las especies; entre especies dominantes y especies raras (fig. 3.5), se obtiene que el número de especies raras abarca una proporción muy alta de la

riqueza, para todos los tipos de bosque evaluados; más del 80% de la riqueza se concentra en especies raras, correspondiendo está, a especies que tienen 10 o menos individuos. En cuanto a las especies dominantes, estas a pesar de ser una proporción muy baja, las mismas llegan a tener una alta representatividad en cuanto a su abundancia; llegando a concentrar en algunos casos hasta el 70% de los individuos, como es el caso del bosque primario de cima de Piro (PI-BPC). En general los bosques de Agua Buena de Rincón, presenta una mayor número de especies raras y las mismas llegan a concentrar una mayor proporción de individuos, en promedio, por cada especie rara en Agua Buena hay 3,1 individuos, mientras que en Piro por cada especie rara hay 2,7 individuos.

Cuadro 3.2. Especies observadas, dominantes y raras y su relación con su abundancia de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos; para cada uno de los sitios y tipos de bosque evaluados, Península de Osa, Costa Rica.

Tipo de bosque	Número de individuos	Especies observadas	Estimación de la cobertura de datos	Coefficiente de variación	Especies raras	Especies dominantes
AB-BPC	597	162	0,876	1,97	152 (361)	10 (236)
AB-BPL	560	158	0,868	2,41	152 (350)	6 (210)
AB-BPIH	537	124	0,900	1,90	117 (328)	7 (209)
AB-BSec	379	109	0,866	1,44	102 (247)	7 (132)
Agua Buena	2073	312	0,945	2,40	271 (834)	41 (1239)
PI-BPC	400	70	0,923	1,60	57 (121)	13 (279)
PI-BPL	442	86	0,928	1,64	75 (202)	11 (240)
PI-BPIH	509	88	0,925	1,30	74 (224)	14 (285)
PI-BSec	498	70	0,946	1,74	58 (166)	12 (332)
Piro	1849	183	0,968	1,82	137 (364)	46 (1485)
Sitio estudio	3922	387	0,968	2,18	311 (962)	76 (2960)

Entre paréntesis () se presenta el número de individuos que corresponde al grupo de especies considerada.

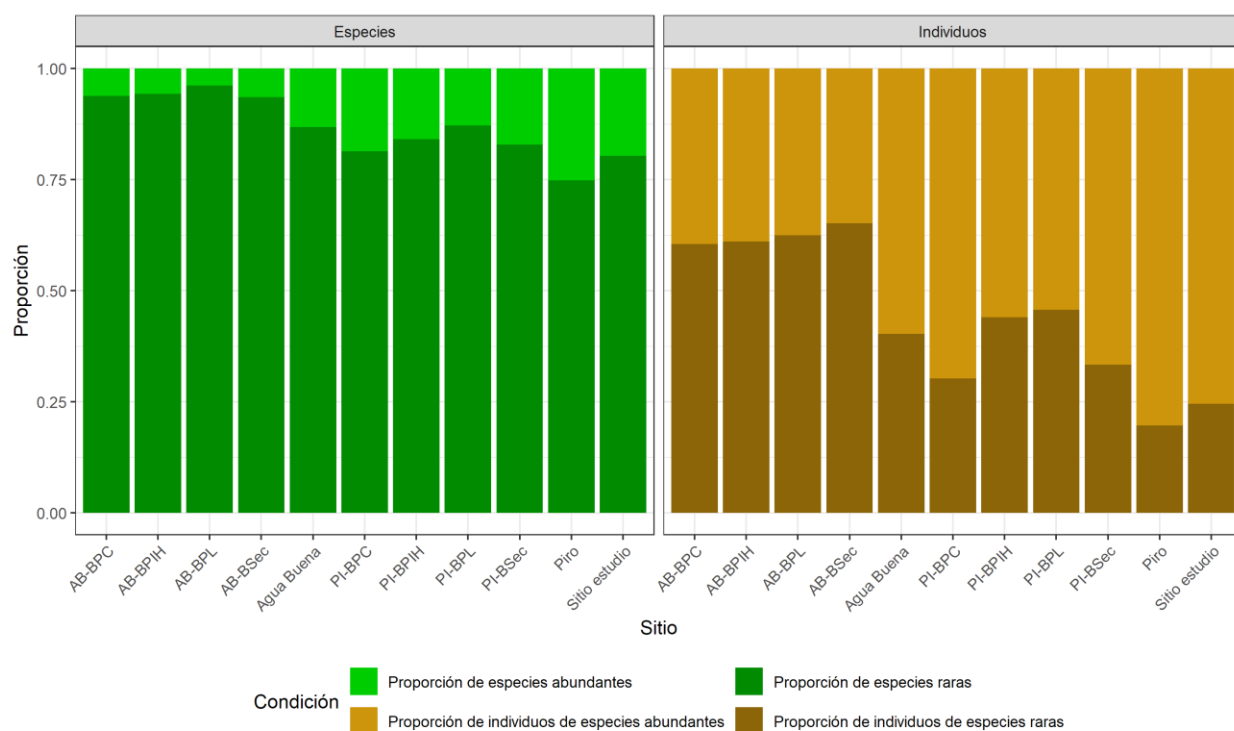


Figura 3.5. Proporción de las especies dominantes (> 10 individuos) y raras (< 10 individuos) y su respectiva proporción de abundancia de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos; para los diferentes tipos de bosques y sitios evaluados, Península de Osa, Costa Rica.

El índice exponencial de Shannon muestra su mayor valor para los bosques de Agua Buena (Cuadro 3.3 y Fig. 3.6), el mismo varía de acuerdo al estimador de Chao; entre 72,1 (AB-BPIH) y 101,6 (AB-BPC). El caso de los bosques de Piro, estos varían de acuerdo a Chao; entre 35,0 (PI-BSec) y 56,0 (PI-BPIH). En relación a los estimadores de diversidad del índice inverso de Simpson (Cuadro 3.3 y Fig. 3.7), sus valores varían entre 17,8 (PI-BSec) y 37,0 (AB-BSec), siendo estos bosques secundarios. El número equivalente de especies de acuerdo al índice exponencial de Shannon para Agua Buena es de 122 y para Piro de 73 y de acuerdo al índice inverso de Simpson para Agua Buena es de 47,8 y para Piro de 43,0. En su conjunto el número equivalente de especies del sitio de investigación de acuerdo al índice exponencial de Shannon es de 135,3 y de acuerdo al índice inverso de Simpson es de 68,2 para las especies de árboles, palmas y bejucos que tienen estos bosques, lo que refleja el aporte en cuanto a su diversidad de especies. En general tanto desde el punto de vista de la evaluación a través de los valores de equivalentes de especies se presenta una alta diversidad de especies de árboles, palmas y bejucos en los diferentes tipos de bosque evaluados en la Península de Osa de Costa Rica, pero de la misma manera entre estos bosques existen diferencias, ya que los bosques de Agua Buena son más diversos que los bosques de Piro.

Cuadro 3.3. Estimadores de diversidad a través del índice exponencial de Shannon e índice inverso de Simpson; para las especies identificadas (incluye las morfoespecies) de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en cada uno de los sitios y tipos de bosques evaluados, Península de Osa, Costa Rica.

Tipo de bosque o sitio	Índice exponencial de Shannon				Índice inverso de Simpson			
	Estimador de diversidad	Valor estimado	L.I. ¹	L.S. ²	Estimador de diversidad	Valor estimado	L.I. ¹	L.S. ²
AB-BPC	MLE ³	79,9	71,4	88,3	MLE ³	35,8	29,4	42,2
	Jackknife ⁴	98,1	86,9	109,3	MVUE ⁶	38,0	30,8	45,2
	Chao ⁵	101,6	89,8	113,4	-	-	-	-
AB-BPL	MLE	68,9	60,4	77,4	MLE	25,6	20,4	30,7
	Jackknife	85,5	74,3	96,7	MVUE	26,7	21,1	32,4
	Chao	88,0	76,4	99,6				
AB-BPIH	MLE	59,3	52,5	66,0	MLE	28,4	23,5	33,3
	Jackknife	70,4	61,8	79,1	MVUE	29,9	24,5	35,3
	Chao	72,1	63,1	81,1	-	-	-	-
AB-BSec	MLE	60,9	53,8	68,0	MLE	37,0	30,8	43,1
	Jackknife	75,9	66,3	85,5	MVUE	40,8	33,4	48,3
	Chao	77,8	67,8	87,8				
Agua Buena	MLE	121,8	114,2	129,4	MLE	47,8	42,0	53,5
	Jackknife	135,6	126,8	144,5	MVUE	48,9	42,9	54,9
	Chao	137,5	128,5	146,5	-	-	-	-
PI-BPC	MLE	31,9	27,9	35,8	MLE	20,2	17,6	22,8
	Jackknife	36,3	31,5	41,1	MVUE	21,2	18,4	24,1
	Chao	36,9	32,0	41,8				
PI-BPL	MLE	41,6	36,9	46,2	MLE	23,9	20,0	27,8
	Jackknife	47,8	42,2	53,5	MVUE	25,2	20,8	29,5
	Chao	48,0	42,3	53,7	-	-	-	-
PI-BPIH	MLE	47,5	42,8	52,3	MLE	33,1	29,2	37,1
	Jackknife	54,0	47,9	60,0	MVUE	35,4	30,9	39,8
	Chao	56,0	49,3	59,4	-	-	-	-
PI-BSec	MLE	30,8	27,2	34,4	MLE	17,8	15,3	20,3
	Jackknife	34,1	29,8	38,4	MVUE	18,4	15,7	21,1
	Chao	35,0	30,5	39,6	-	-	-	-
Piro	MLE	73,0	68,9	77,0	MLE	43,0	39,6	46,3
	Jackknife	78,1	73,7	82,6	MVUE	44,0	40,5	47,5
	Chao	78,4	73,9	82,8	-	-	-	-
Sitio de estudio	MLE	135,3	129,4	141,3	MLE	68,2	63,8	72,6
	Jackknife	144,9	138,3	151,5	MVUE	69,4	64,8	73,9
	Chao	146,0	139,4	152,6	-	-	-	-

¹ L.I. = Límite inferior 95%

² L.S. = Límite superior 95%

³ MLE = Entropía empírica observada

⁴ Jackknife: Zahl (1977)

⁵ Chao: Chao *et al.* (2013)

⁶ MVUE = Minimum variance unbiased estimator (Estimador mínimo de varianza), Magurran (1988)

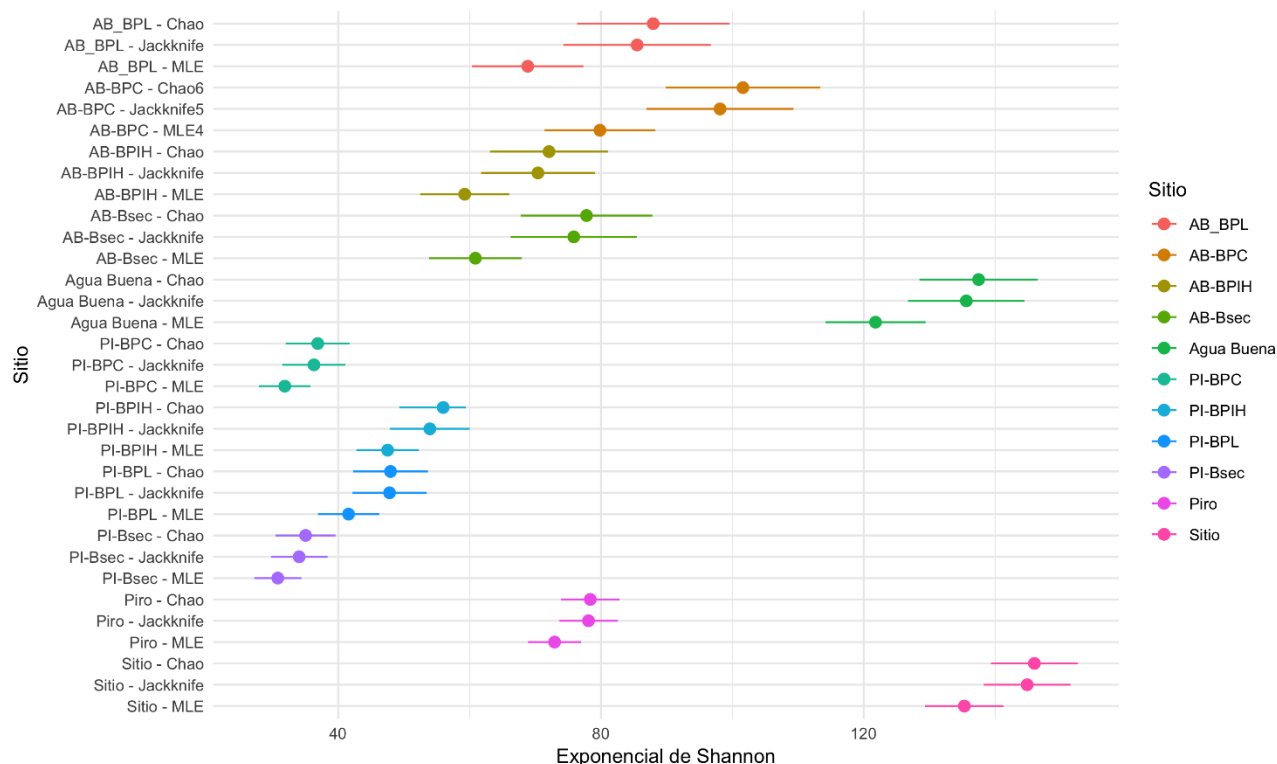


Figura 3.6. Comportamiento de los estimadores de diversidad a través del índice de entropía de Shannon; para las especies identificadas (incluye las morfoespecies) de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en cada uno de los sitios y tipos de bosques evaluados, Península de Osa, Costa Rica.

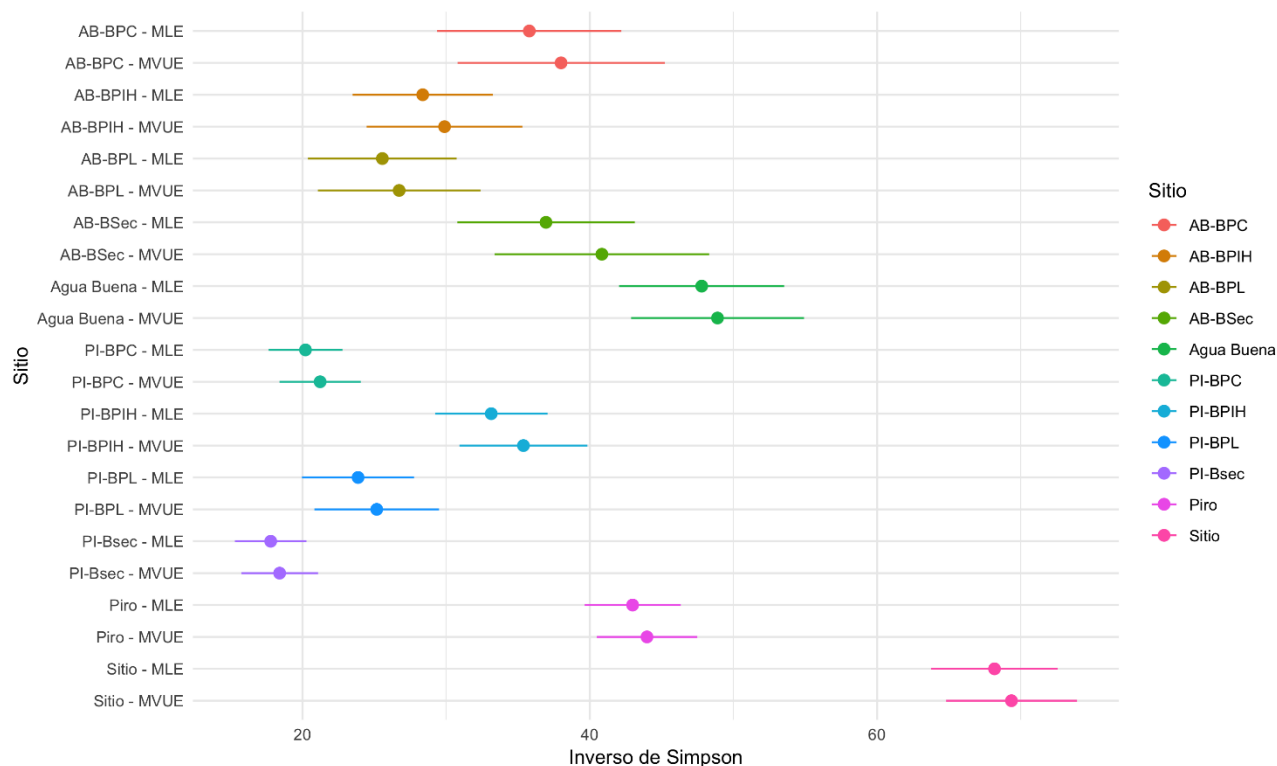


Figura 3.7. Comportamiento de los estimadores de diversidad a través del índice inverso de Simpson de las especies identificadas (incluye la morfoespecies) de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en cada uno de los sitios y tipos de bosques evaluados, Península de Osa, Costa Rica.

En la figura 3.8, donde se muestran los valores de riqueza (Diversidad de orden 0), así como los valores expresados en el índice exponencial de Shannon (Diversidad de orden 1), así como el índice inverso de Simpson (Diversidad de orden 2), se aprecia el aporte que cada sitio hace en cuanto a su diversidad. Entre los aspectos más relevantes se encuentra que a pesar de que ambos sitios (Agua Buena y Piro) tiene una variabilidad en su riqueza; con una diferencia entre sitios de 129 especies, en el orden 1 el bosque de cima de Agua Buena (AB-BPC) presenta la mayor diversidad. En relación al orden 2, el bosque primario de Cima (AB-BPC) es el bosque con la mayor equidad entre la abundancia de las especies registradas. En general el número de equivalentes de especies en los bosques de Agua Buena son mayores que en los bosques de Piro, a excepción del bosque con influencia hídrica de Piro, que mantiene un número equivalente de especies de 35. Los bosques evaluados en Piro presentan una menor riqueza, pero con una mayor equidad.

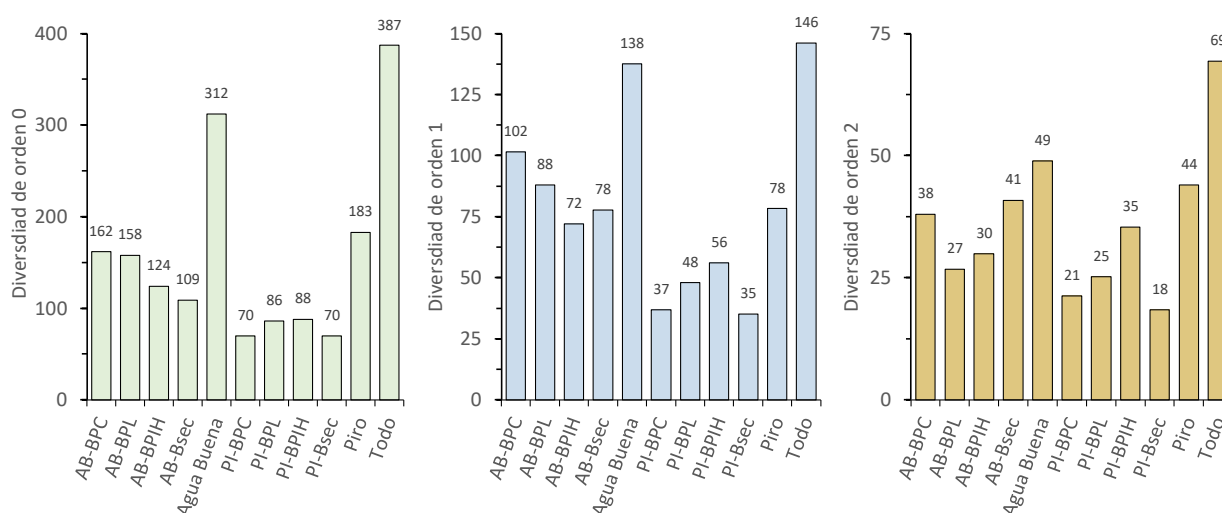


Figura 3.8. Diversidad de especies de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos para cada tipo de bosque y los sitios de Agua Buena y Piro, diversidad de orden 0 (Riqueza de especies), diversidad de orden 1 (Índice exponencial de Shannon, Chao *et al*, 2013) y diversidad de orden 2 (Índice inverso de Simpson, utilizando el estimador MVUE, Chao y Shen, 2010), Península de Osa, Costa Rica.

3.2.4 Análisis de rarefacción

En cuanto al análisis de rarefacción de ambos sitios (Fig. 3.9 y 3.10), el Orden 0, muestra que al extrapolar la población al doble de los individuos presente, no se logra un equilibrio en la asíntota y la pendiente todavía se mantiene positiva y con un crecimiento significativo, lo que representaría una mayor riqueza esperada, de la misma manera expresado para el orden 1. En lo que corresponde a Orden 2, este si llega a tener una asíntota que expresa una pendiente de 0,

expresando con esto, el máximo de especies dominantes que se podrían expresar en cada uno de los bosques evaluados.

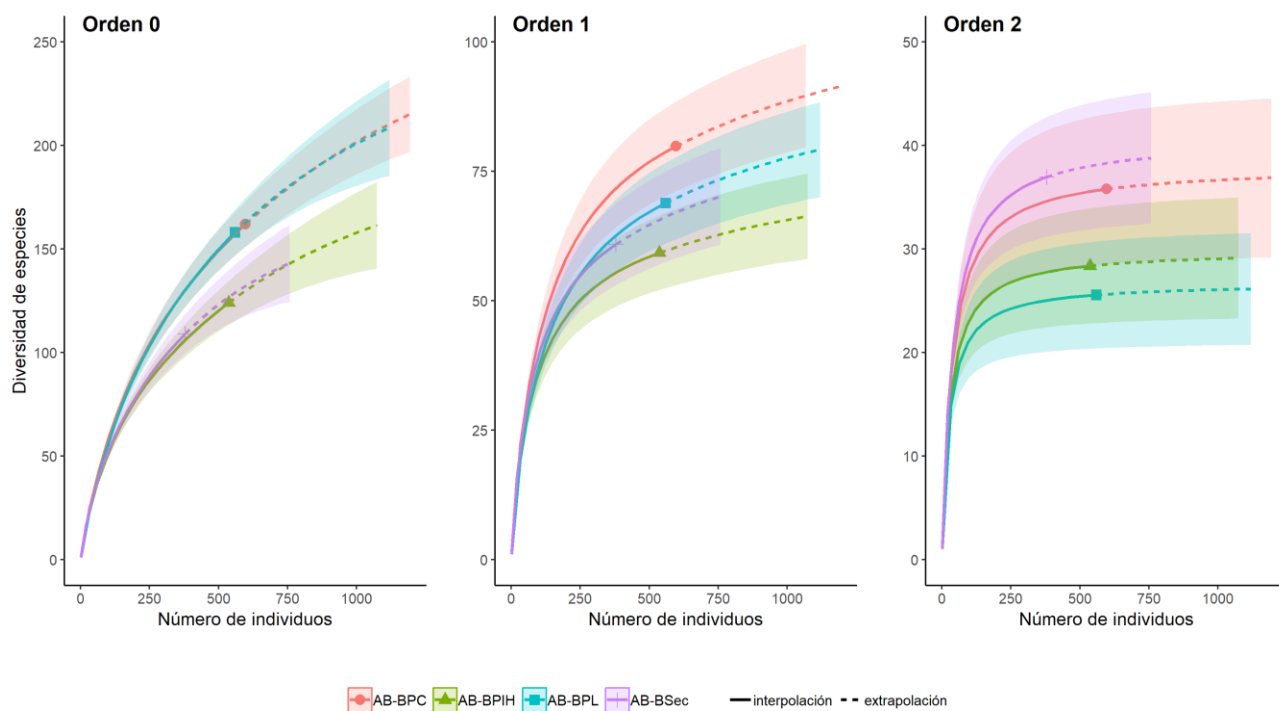


Figura 3.9. Análisis de rarefacción utilizando los números de Hill (0, 1 y 2) de las especies de árboles, palmas y bejucos con $Dap \geq 10$ cm; para los diferentes tipos de bosque evaluados en el sitio de Agua Buena. El orden 0 de Hill representa la riqueza de especies, el orden 1 de Hill representa el número efectivo de especies raras y el número 2 de Hill representa el número efectivo de especies abundantes. Las líneas continuas representan la interpolación con los datos observados y las líneas de puntos representan la extrapolación al doble de los individuos registrados para cada bosque. Las áreas sombreadas son los intervalos al 95% de confianza, Península de Osa, Costa Rica.

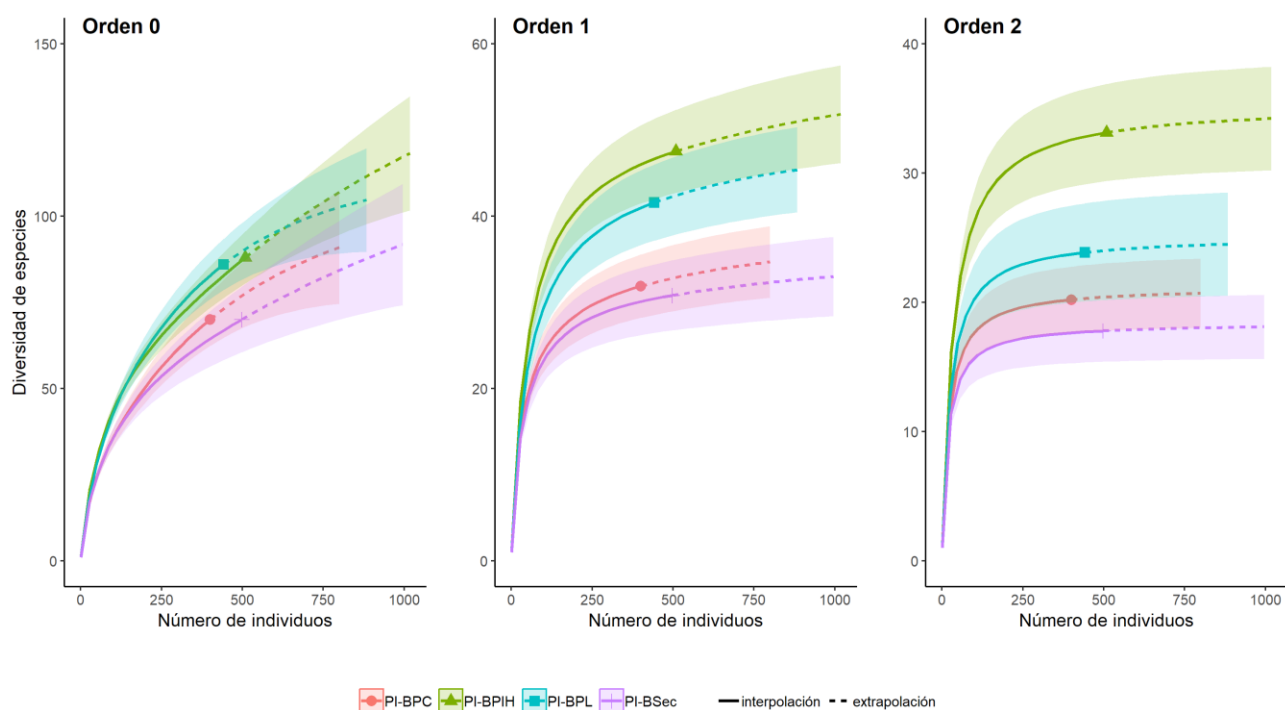


Figura 3.10. Análisis de rarefacción utilizando los números de Hill (0, 1 y 2) de las especies de árboles, palmas y bejucos, de los individuos con $Dap \geq 10$ cm; para los diferentes tipos de bosque evaluados en el sitio de Piro. El orden 0 de Hill representa la riqueza de especies, el orden 1 de Hill representa el número efectivo de especies raras y el número 2 de Hill representa el número efectivo de especies abundantes. Las líneas continuas representan la interpolación con los datos observados y las líneas de puntos representan la extrapolación al doble de los individuos registrados para cada bosque. Las áreas sombreadas son los intervalos al 95% de confianza, Península de Osa, Costa Rica.

3.2.5 Análisis de similitud entre sitios y tipos de bosque.

Basados en los análisis de similitud entre los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Agua Buena y Piro, se obtuvo que del total de especies reportadas (387), entre los bosques de Agua Buena y de Piro se comparten 108 especies, correspondiendo de acuerdo a Jaccard ($q=0$) al 27% (Cuadro 3.4). Pero si se toma en cuenta la abundancia absoluta de las especies ($q=2$) que se comparten entre ambos sitios se obtiene una similitud del 52%, lo que representa que de las especies compartidas entre ambos sitios, estas contienen una mayor abundancia, reflejando el rol que juegan las especies dominantes entre ambos sitios y su potencial de mantener una mayor distribución espacial. Si evaluamos el comportamiento de las especies para cada sitio y conforme al índice de Sørensen ($q=0$), el sitio de Agua Buena llega a compartir menor número de especies entre comunidades o tipos de bosque (63%) en comparación con el sitio Piro (71%), pero si se evalúa este en conjunto con el índice de Morisita-Horn el cual toma en cuenta la abundancia de las especies, el sitio de Agua Buena (52%), llega a compartir menos especies pero con un mayor

peso de su abundancia absoluta, a diferencia del sitio Piro, donde el índice de Morisita-Horn expresa que se comparten el 39% de las especies en conjunto con el peso de su abundancia.

Cuadro 3.4. Análisis de similitud de las especies de árboles, palmas y bejucos, de los individuos con $Dap \geq 10$ cm para los dos sitios evaluados (Agua Buena y Piro) y para todo el sitio de estudio, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio evaluado	Índice	Estimado	E.E. ¹	L.I. ² 95%	L.S. ³ 95%
Agua Buena	Sørensen ($q=0$) ⁴	0,626	0,044	0,539	0,712
	Jaccard ($q=0$) ⁴	0,295	0,045	0,206	0,384
	Morisita-Horn ⁵	0,523	0,022	0,479	0,566
Piro	Sørensen ($q=0$) ⁴	0,714	0,061	0,595	0,833
	Jaccard ($q=0$) ⁴	0,384	0,076	0,235	0,533
	Morisita-Horn ⁵	0,386	0,020	0,346	0,425
Agua Buena - Piro	Sørensen ($q=0$) ⁴	0,423	0,065	0,295	0,550
	Jaccard ($q=0$) ⁴	0,268	0,055	0,160	0,376
	Morisita-Horn ⁵	0,339	0,022	0,295	0,383
	ChaoSørensen - abundancia	0,688	0,030	0,628	0,747
	ChaoJaccard - abundancia	0,524	0,075	0,376	0,672

¹ E.E. = Error estándar: Obtenido mediante el método de Bootstrap

² L.I. = Límite inferior

³ L.S. = Límite superior

⁴ Medida de similitud basada en la riqueza

⁵ Medida de similitud basada en la abundancia absoluta de las especies

Para el sitio de Agua Buena de Rincón (Cuadro 3.5), Sørensen expresa un promedio de similitud del 49% y con Jaccard del 33%, entre los diferentes bosques evaluados. El bosque primario de influencia hídrica (AB-BPIH) comparte la mayor similitud con el bosque secundario (59%) y el bosque de ladera con el bosque secundario son los que comparten la menor similitud (39%). Para el caso del análisis de Jaccard, el mismo en este caso toma en cuenta la abundancia absoluta de las especies, se obtiene que el bosque primario de influencia hídrica (AB-BPIH) comparte la mayor similitud con el bosque secundario (42%) y el bosque de ladera con el bosque secundario son los que comparten la menor similitud (24%), mismo comportamiento que expresa el índice de Sørensen.

Cuadro 3.5. Análisis de similitud de las especies de árboles, palmas y bejucos, de los individuos con Dap ≥ 10 cm; para los bosques evaluados en Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.

Comparación de pares	Especies compartidas	Sørensen	E.E.	Jaccard (abundancia)	E.E.
AB-BPC : AB-BPL	85	0,511	0,095	0,344	0,085
AB-BPC : AB-BPIH	58	0,448	0,104	0,3288	0,089
AB-BPC : AB-BSec	53	0,508	0,094	0,341	0,084
AB-BPL : AB-BPIH	63	0,504	0,095	0,337	0,084
AB-BPL : AB-BSec	54	0,394	0,089	0,245	0,071
AB-BPIH : AB-BSec	55	0,594	0,123	0,422	0,127
Promedio de similitud	-	0,493	-	0,330	-

¹ E.E. = Error estándar: Obtenido mediante el método de Bootstrap

² L.I. = Límite inferior

³ L.S. = Límite superior

En el análisis de similitud del sitio de Piro (Cuadro 3.6), se obtiene de acuerdo a Sørensen un promedio de similitud del 43% y con Jaccard del 28%. El bosque primario de cima con el bosque primario de influencia hídrica en ambos índices se reporta la menor similitud, Sørensen 33% y Jaccard 20% respectivamente. El bosque primario de cima presenta la mayor similitud en riqueza con el bosque secundario, mismo resultado que expresa si se toma en cuenta la abundancia de las especies con un 38%.

Cuadro 3.6. Análisis de similitud de las especies de árboles, palmas y bejucos, de los individuos con Dap ≥ 10 cm; para los bosques evaluados en Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Comparación de pares	Especies compartidas	Sørensen	E.E.	Jaccard (abundancia)	E.E.
PI-BPC : PI-BPL	37	0.532	0.129	0.362	0.150
PI-BPC : PI-BPIH	29	0.333	0.099	0.199	0.077
PI-BPC : PI-BSec	28	0.551	0.184	0.380	0.381
PI-BPL : PI-BPIH	33	0.346	0.071	0.209	0.53
PI-BPL : PI-BSec	32	0.391	0.097	0.243	0.086
PI-BPIH : PI-BSec	36	0.423	0.089	0.268	0.069
Promedio de similitud	-	0.429	-	0.277	-

¹ E.E. = Error estándar: Obtenido mediante el método de Bootstrap

² L.I. = Límite inferior

³ L.S. = Límite superior

3.2.6 Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS.)

De acuerdo al análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) realizado con los datos de abundancias de las especies de los componentes vegetacionales de árboles, palmas y bejucos con diámetros ≥ 10 cm. De acuerdo al análisis a través de test Anosim, se encontraron diferencias estadísticas entre sitio ($R = 0.68$; $p = 0.024$) con un valor de estrés de 0,031, mostrando una clara separación espacial entre los bosques evaluados en los sitios de Agua Buena y Piro (Fig. 3.11), lo que permite interpretar que cada sitio expresa una ensamble de especies muy propio y característicos que los separa de en los ejes espaciales. Si se toma en cuenta que del total de especies reportadas (387), entre Agua Buena y Piro se comparten 108 (27%), siendo este un grupo considerable de especies compartidas, las mismas juegan un rol ecológico muy diferente para los bosques de cada sitio que permiten su separación espacial. En relación al análisis espacial con la ubicación de las parcelas para cada tipo de bosque, el mismo ofrece una mayor similitud entre los bosques primario de Cima y Ladera para cada sitio, dejando en un punto intermedio los bosques primarios de influencia hídrica y separando de todos estos los bosques secundarios.

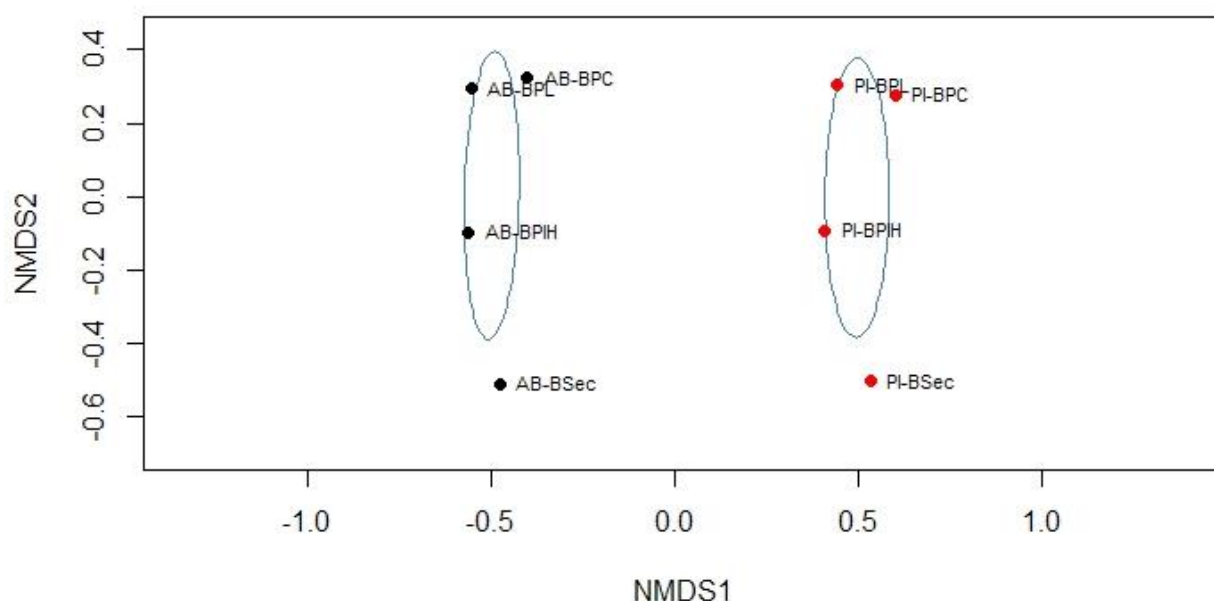


Figura 3.11. Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) para la ordenación de los diferentes tipos de bosque; basado en el índice de disimilaridad de Bray-Curtis usando las abundancias de las especies de árboles, palmas y bejucos de los individuos con $Dap \geq 10$ cm en los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

3.2.7 Evaluación de la importancia ecológica de las especies.

Basados en el índice de valor de importancia (Cuadro 3.7 y fig. 3.12 y 3.13), donde para cada bosque evaluado en Agua Buena y Piro se presentan las 10 especies con el mayor peso ecológico; de acuerdo a sus valores de abundancia, dominancia y frecuencia. Para el caso de los bosques de Agua Buena, estas primeras 10 especies contiene alrededor del 30% del I.V.I. y para Piro hasta el 50%. La especie de palma, *Iriartea deltoidea* se presenta en tres bosques de Agua Buena con el mayor peso ecológico (AB-BPL, AB-BPIH y AB-BSec), donde las variables que tienen mayor influencia en este dato es la abundancia y la frecuencia, del mismo modo en el bosque primario de cima se encuentra en el segundo puesto, lo que refleja que para los bosques de Agua Buena de Rincón, esta palma tiene mucha influencia en la composición de especies. Para los bosques de Piro, *Castilla tunu*, se presenta con el mayor I.V.I en dos bosques (PI-BPL y PI-BSec), donde además presentan los mayores valores en las tres variables, siendo en este caso una especie que logra acumular un área basal considerable y llega a desarrollar diámetros apreciables. De la misma manera especies como: *Compsoeura excelsa*, *Otoba novogranatensis*, *Symphonia globulifera*, *Tapirira guianensis*, *Carapa nicaraguensis*, *Tetrathylacium macrophyllum* y *Tetragastris panamensis*, se presentan entre las especies con mayor peso ecológico en diferentes bosques. Desde el mismo modo, el aumento de la riqueza en cada bosque permite hacer una mayor distribución de las variables evaluadas, pero siempre hay especies que por sus bajos valores de abundancia (≤ 1) llegan a tener una baja representación dentro de los ecosistemas.

Cuadro 3.7. Importancia ecológica de las especies a través de índice de valor de importancia para las 10 especies con mayor peso de los individuos con Dap $\geq$ 10 de árboles, palmas y bejucos, para los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Aguan Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Tipo de bosque	Especies	Ranking	Hábito	Abundancia (N/ha)	Dominancia (m ² /ha)	Frecuencia (absoluta)	I.V.I (%)
AB-BPC	<i>Compsonera excelsa</i>	3	Árbol	69	1,2984	10	5,4
	<i>Iriarte deltoidea</i>	1	Palma	40	0,5616	10	3,3
	<i>Manilkara staminodella</i>	-	Árbol	13	2,1439	7	3,0
	<i>Symphonia globulifera</i>	5	Árbol	21	1,4028	9	2,9
	<i>Carapa nicaraguensis</i>	6	Árbol	14	1,5765	9	2,7
	<i>Calophyllum brasiliense</i>	-	Árbol	3	2,7776	3	2,6
	<i>Perebea hispidula</i>	10	Árbol	27	0,5226	9	2,5
	<i>Otoba novogranatensis</i>	2	Árbol	16	1,1399	8	2,4
	<i>Tapirira guianensis</i>	7	Árbol	7	2,1211	4	2,4
	<i>Vochysia megalophylla</i>	-	Árbol	6	2,0160	5	2,3
	Otras (160)*	-	-	422	26,0367	-	70,4
	Total			638	41,5971	421	100,0
AB-BPL	<i>Iriarte deltoidea</i>	1	Palma	83	1,3677	10	6,8
	<i>Compsonera excelsa</i>	3	Árbol	46	0,7791	10	4,2
	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	4	Árbol	34	0,7933	10	3,5
	<i>Otoba novogranatensis</i>	2	Árbol	23	1,5497	9	3,4
	<i>Hymenaea courbaril</i>	-	Árbol	3	2,5975	3	2,7
	<i>Symphonia globulifera</i>	5	Árbol	13	1,2707	9	2,6
	<i>Carapa nicaraguensis</i>	6	Árbol	8	1,8117	5	2,5
	<i>Pourouma bicolor</i>	21	Árbol	11	0,7730	7	1,9
	<i>Schizolobium parahyba</i>	-	Árbol	3	1,6925	3	1,9
	<i>Tapirira guianensis</i>	7	Árbol	4	1,4146	4	1,8
	Otras (163)*	-	-	363	24,1844	-	68,7
	Total			591	38,2343	379	100,0

Ranking: Corresponde al ranking de especies más abundantes de acuerdo a Morera *et al.*, (2019)

Continúa cuadro 3.7

Tipo de bosque	Especies	Ranking	Hábito	Abundancia (N/ha)	Dominancia (m ² /ha)	Frecuencia (absoluta)	I.V.I (%)
AB-BPIH	<i>Iriartea deltoidea</i>	1	Palma	72	0,9770	10	6,1
	<i>Otoba novogranatensis</i>	2	Árbol	27	1,9425	9	4,6
	<i>Cleidion castaneifolium</i>	-	Árbol	32	0,5157	8	3,2
	<i>Sorocea pubivena</i>	15	Árbol	27	0,7184	7	3,0
	<i>Poulsenia armata</i>	-	Árbol	6	1,6206	4	2,5
	<i>Chimarrhis parviflora</i>	18	Árbol	17	0,5296	8	2,3
	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	4	Árbol	21	0,2808	8	2,3
	<i>Cecropia insignis</i>	17	Árbol	10	0,7405	6	2,0
	<i>Virola surinamensis</i>	24	Árbol	10	0,7384	6	2,0
	<i>Pseudolmedia glabrata</i>	-	Árbol	9	1,0031	3	1,9
	Otras (132)*	-	-	359	21,2293	-	70,1
	Total			590	30,2960	333	100,0
AB-BSec	<i>Iriartea deltoidea</i>	1	Palma	28	1,6468	10	5,5
	<i>Compsonera excelsa</i>	3	Árbol	27	1,4241	9	5,1
	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	4	Árbol	16	1,5089	8	4,1
	<i>Otoba novogranatensis</i>	2	Árbol	10	2,1026	5	4,0
	<i>Hymenaea courbaril</i>	-	Árbol	18	1,1615	8	3,9
	<i>Symphonia globulifera</i>	5	Árbol	21	0,7040	9	3,7
	<i>Carapa nicaraguensis</i>	6	Árbol	3	2,1659	3	3,2
	<i>Pourouma bicolor</i>	21	Árbol	10	1,2051	7	3,1
	<i>Schizolobium parahyba</i>	-	Árbol	10	0,5365	7	2,3
	<i>Tapirira guianensis</i>	7	Árbol	4	1,1420	4	2,2
	Otras (109)*	-	-	254	13,9603	-	62,8
	Total			401	27,5578	275	100,0
PI-BPC	<i>Tapirira guianensis</i>	7	Árbol	47	5,7883	10	11,1
	<i>Pourouma bicolor</i>	21	Árbol	37	3,7911	10	8,2
	<i>Tetragastris panamensis</i>	14	Árbol	31	2,4959	10	6,4
	<i>Symphonia globulifera</i>	5	Árbol	24	2,1332	9	5,3
	<i>Brosimum lactescens</i>	16	Árbol	26	1,0711	10	4,5
	<i>Guarea pterorhachis</i>	-	Árbol	18	0,8404	8	3,4
	<i>Castilla tunu</i>	9	Árbol	16	0,8420	8	3,2
	<i>Eugenia hammelii</i>	-	Árbol	17	0,7560	7	3,1
	<i>Virola koschnyi</i>	26	Árbol	7	1,1966	6	2,6
	<i>Brosimum guianense</i>	13	Árbol	13	0,5094	7	2,5
	Otras (74)*	-	-	197	12,0460	-	49,6
	Total			433	31,4699	244	100,0

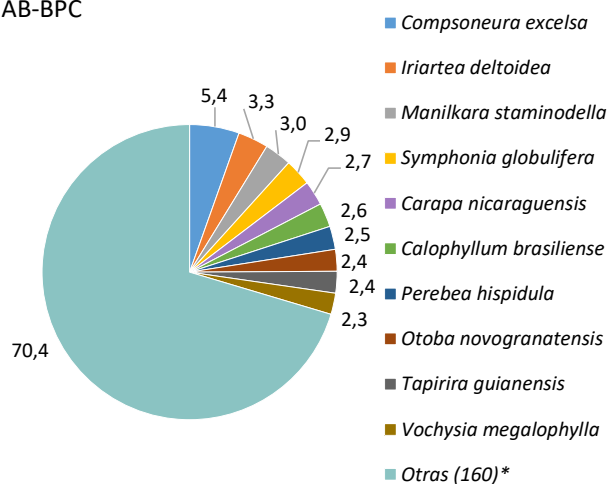
Ranking: Corresponde al ranking de especies más abundantes de acuerdo a Morera *et al.*, (2019)

Continúa cuadro 3.7

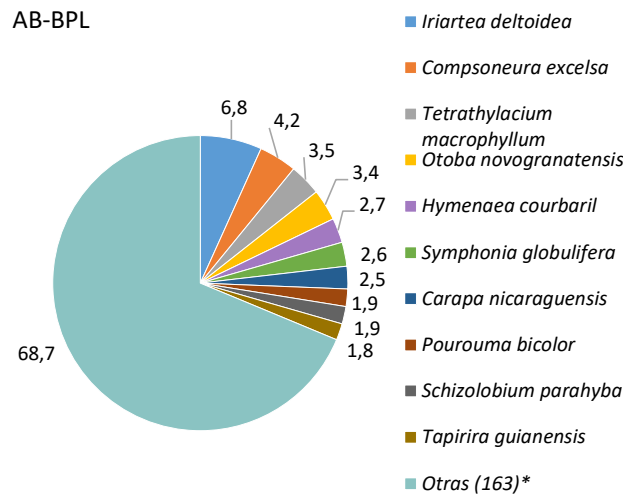
Tipo de bosque	Especies	Ranking	Hábito	Abundancia (N/ha)	Dominancia (m ² /ha)	Frecuencia (absoluta)	I.V.I (%)
PI-BPL	<i>Castilla tunu</i>	9	Árbol	32	4,4547	8	7,8
	<i>Tapirira guianensis</i>	7	Árbol	33	2,7375	8	6,0
	<i>Chimarrhis latifolia</i>	18	Árbol	42	2,1068	8	5,9
	<i>Compsonera excelsa</i>	3	Árbol	48	0,7644	9	4,9
	<i>Caryocar costaricense</i>	-	Árbol	5	2,6651	5	3,7
	<i>Pseudolmedia spuria</i>	-	Árbol	13	0,9630	6	2,5
	<i>Tetragastris panamensis</i>	14	Árbol	11	0,9451	7	2,5
	<i>Brosimum lactescens</i>	16	Árbol	13	0,6987	7	2,4
	<i>Symphonia globulifera</i>	5	Árbol	11	0,3994	9	2,2
	<i>Otoba novogranatensis</i>	2	Árbol	7	0,9040	6	2,1
	Otras (91)*	-	-	300	14,3805	-	60
	Total			515	31,0192	298	100,0
PI-BPIH	<i>Vantanea barbourii</i>	-	Árbol	17	4,1824	7	6,2
	<i>Carapa nicaraguensis</i>	6	Árbol	18	2,6595	9	4,9
	<i>Symphonia globulifera</i>	5	Árbol	25	2,2088	9	4,9
	<i>Tapirira guianensis</i>	7	Árbol	26	1,8090	9	4,5
	<i>Eschweilera biflora</i>	-	Árbol	33	1,1362	10	4,3
	<i>Qualea paraensis</i>	-	Árbol	19	2,2304	7	4,3
	<i>Virola sebifera</i>	-	Árbol	35	1,0027	8	4,1
	<i>Tetragastris panamensis</i>	14	Árbol	27	0,8687	9	3,6
	<i>Peltogyne purpurea</i>	-	Árbol	13	1,8622	6	3,4
	<i>Brosimum lactescens</i>	16	Árbol	19	0,9279	8	3,0
	Otras (91)*	-	-	309	12,8695	-	56,8
	Total			541	31,7573	302	100,0
PI-BSec	<i>Castilla tunu</i>	9	Árbol	80	3,6345	10	10,6
	<i>Apeiba tibourbou</i>	8	Árbol	42	2,5392	9	6,8
	<i>Jacaranda copaia</i>	-	Árbol	28	2,2840	5	5,1
	<i>Ficus tonduzii</i>	-	Árbol	30	1,6113	8	4,8
	<i>Virola sebifera</i>	-	Árbol	33	0,7030	10	4,3
	<i>Hieronyma alchorneoides</i>	-	Árbol	20	0,9477	9	3,6
	<i>Chimarrhis parviflora</i>	18	Árbol	27	0,3962	9	3,4
	<i>Brosimum utile</i>	-	Árbol	5	1,8806	5	3,1
	<i>Tachigali versicolor</i>	-	Árbol	7	1,5703	6	3,0
	<i>Spondias radlkoferi</i>	-	Árbol	16	1,0557	6	3,0
	Otras (70)*	-	-	232	12,9324	-	52,2
	Total			520	29,5551	242	100,0

Ranking: Corresponde al ranking de especies más abundantes de acuerdo a Morera *et al.*, (2019)

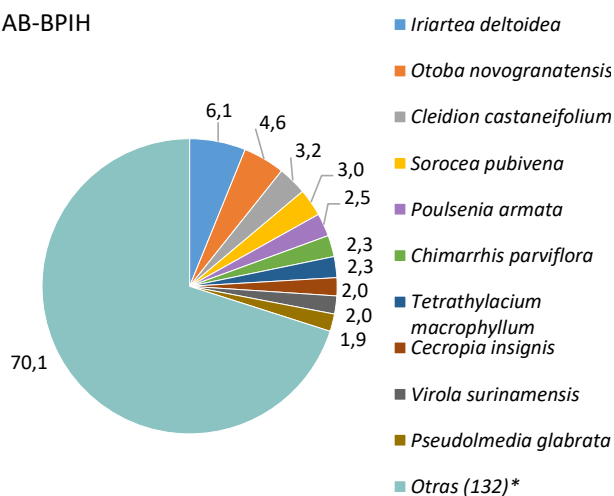
AB-BPC



AB-BPL



AB-BPIH



AB-BSec

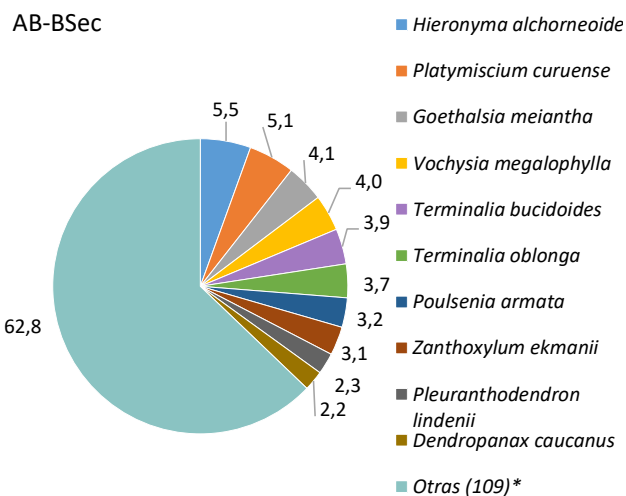


Figura 3.12. Índice de valor de importancia para las 10 especies con mayor peso ecológico de los individuos con $Dap \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.

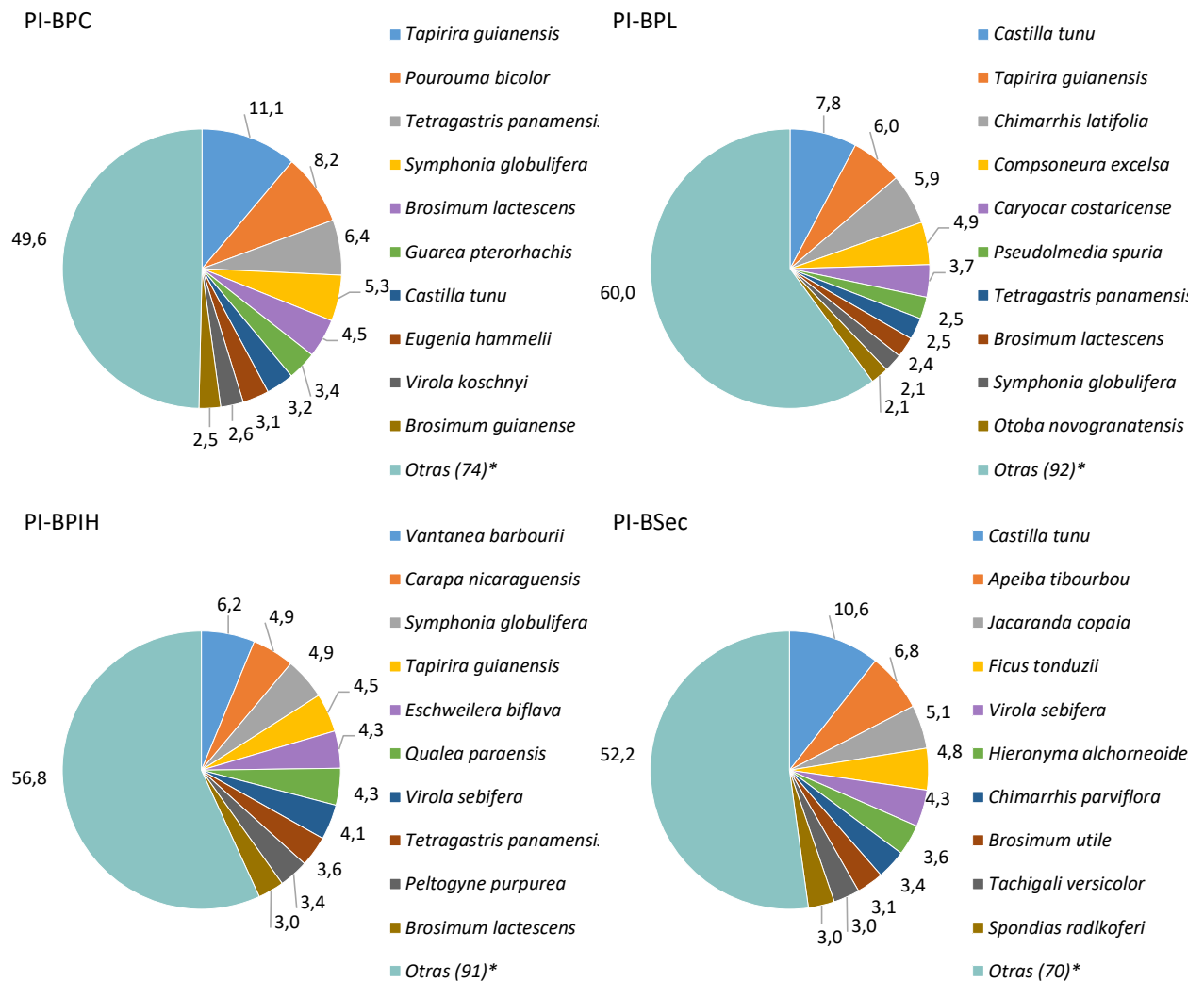


Figura 3.13. Índice de valor de importancia para las 10 especies con mayor peso ecológico de los individuos con Dap ≥ 10 de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica.

En cuanto al rol que juegan las familias botánicas en el ensamble florístico se presentan las 14 familias que tienen más de 100 individuos registrados para entre ambos sitios de investigación que son: Moraceae (29 especies con 617 individuos), Myristicaceae (6 especies con 445 individuos), Fabaceae (42 especies con 265 individuos), Arecaceae (6 especies con 258 individuos), Rubiaceae (28 especies con 211 individuos), Malvaceae (19 especies con 198 individuos), Clusiaceae (11 especies con 194 individuos), Burseraceae (10 especies con 179 individuos), Anacardiaceae (5 especies con 174 individuos), Salicaceae (12 especies con 154 individuos), Meliaceae (12 especies con 139 individuos), Sapotaceae (15 especies con 139 individuos), Lauraceae (22 especies con 104 individuos), Euphorbiaceae (10 especies con 101 individuos), de acuerdo a lo anterior hay familias que tienen una representatividad alta en cuanto especies como: Fabaceae, Moraceae, Rubiaceae y Lauraceae.

3.3 Estructura horizontal

3.3.1 Distribución diamétrica y del área basal para los diferentes tipos de bosque

El análisis de la estructura horizontal en los bosques evaluados en los sitios de investigación (Cuadro 3.8) se muestra que los bosques de Agua Buena tienen mayor capacidad de carga que los Bosques de Piro, ya que tanto la media de su abundancia como la media del área basal es mayor que la media de estas variables para Piro. El análisis de varianza realizado permitió encontrar diferencias estadísticamente significativas de la abundancia en la comparación por sitios ($gl = 79$, $F = 7,81$, $p < 0,0001$), mientras en el área basal, solo los bosques de Agua Buena muestran diferencias estadísticamente significativas ($gl = 79$, $F = 5,95$, $p < 0,0001$). En el caso de los bosques de Agua Buena, es el bosque secundario que mantiene una diferencia de su abundancia con los bosques primarios, en cuanto al área basal, tanto el bosque primario de Cima y Ladera, tiene diferencias estadísticamente significativas en comparación con el bosque primario de influencia hídrica y el bosque secundario ($p < 0,0001$). En cuanto a los bosques del sitio de Piro, estos muestran un área basal muy similar entre bosques, en tanto la abundancia del bosque primario está muy por debajo de la abundancia de los otros bosques evaluados en Piro.

Cuadro 3.8. Abundancia y área basal para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio	Tipo de Bosque	Abundancia (N/ha)		Área basal (m^2/ha)		Dap $\bar{X}$ (cm)
Agua Buena	AB-BPC	$638 \pm 28,7$	C	$41,60 \pm 2,2$	B	$23,1 \pm 0,7$
	AB-BPL	$591 \pm 17,0$	BC	$38,23 \pm 1,9$	B	$22,8 \pm 0,7$
	AB-BPIH	$590 \pm 39,3$	BC	$30,30 \pm 2,1$	A	$21,6 \pm 0,6$
	AB-BSec	$401 \pm 25,9$	A	$27,56 \pm 2,1$	A	$24,0 \pm 0,9$
	Media	$555 \pm 27,7$		$34,42 \pm 2,1$		$22,8 \pm 0,7$
Piro	PI-BPC	$433 \pm 22,6$	A	$31,47 \pm 1,3$	A	$24,8 \pm 0,8$
	PI-BPL	$515 \pm 14,5$	B	$31,02 \pm 2,0$	A	$22,6 \pm 0,7$
	PI-BPIH	$541 \pm 27,7$	B	$31,76 \pm 1,6$	A	$22,6 \pm 0,7$
	PI-BSec	$520 \pm 42,8$	B	$29,56 \pm 2,2$	A	$22,8 \pm 0,6$
	Media	$502 \pm 26,9$		$30,95 \pm 1,8$		$23,1 \pm 0,7$

Tipos de bosques con letras comunes no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

La distribución diamétrica de los bosques de Agua Buena y Piro (Fig. 3.14 y 3.15) muestran una curva de J invertida, donde la mayoría de los individuos se encuentran en las primeras clases diamétricas.

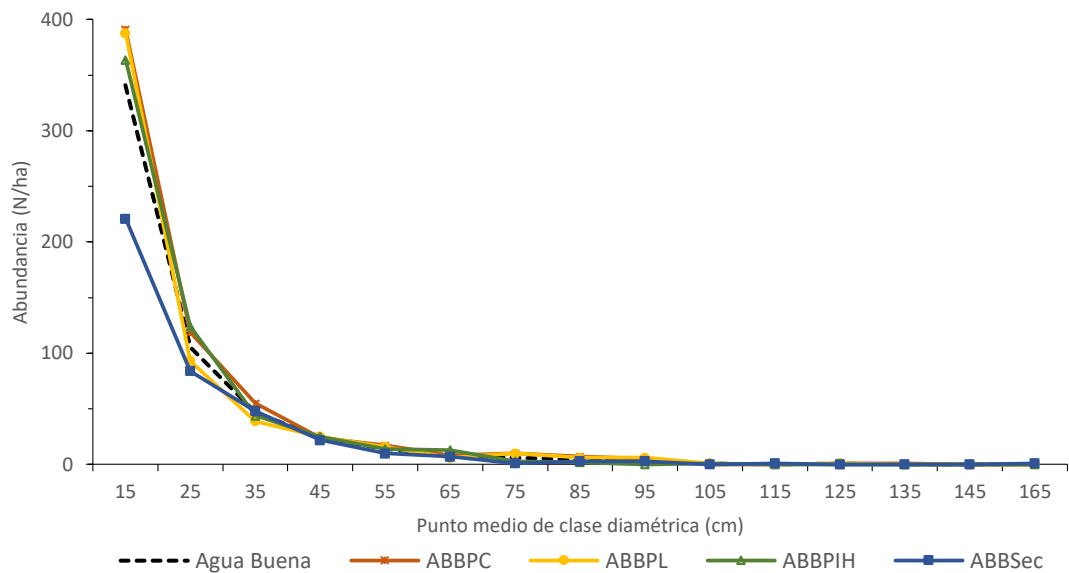


Figura 3.14. Distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.

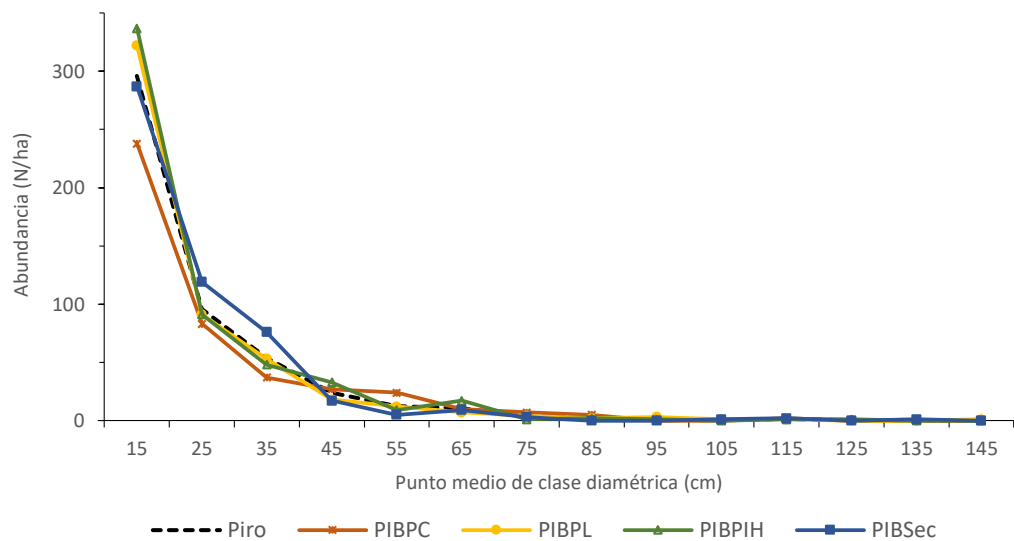


Figura 3.15. Distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica.

El histograma de la distribución diamétrica de la abundancia en los bosques de Agua Buena y Piro (Fig. 3.16 y 3.17), muestran que entre las primeras dos clases diamétricas se encuentra alrededor del 75 al 80% de la abundancia y que muy pocos individuos desarrollan diámetros grandes.

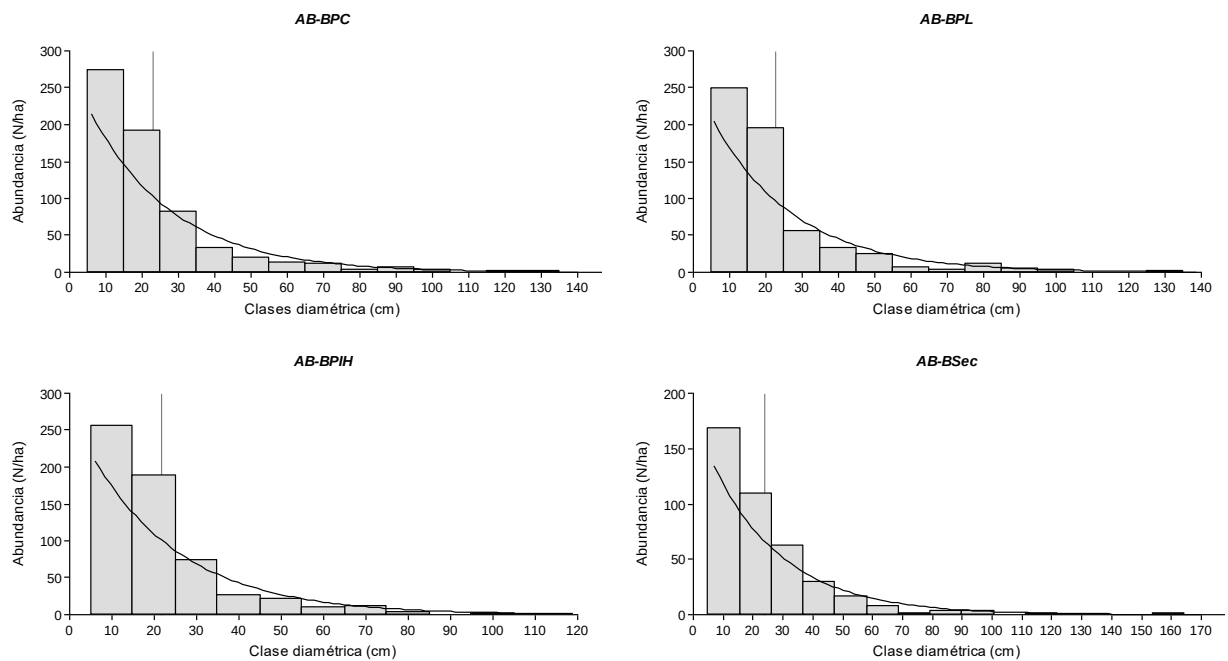


Figura 3.16. Histograma de la distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.

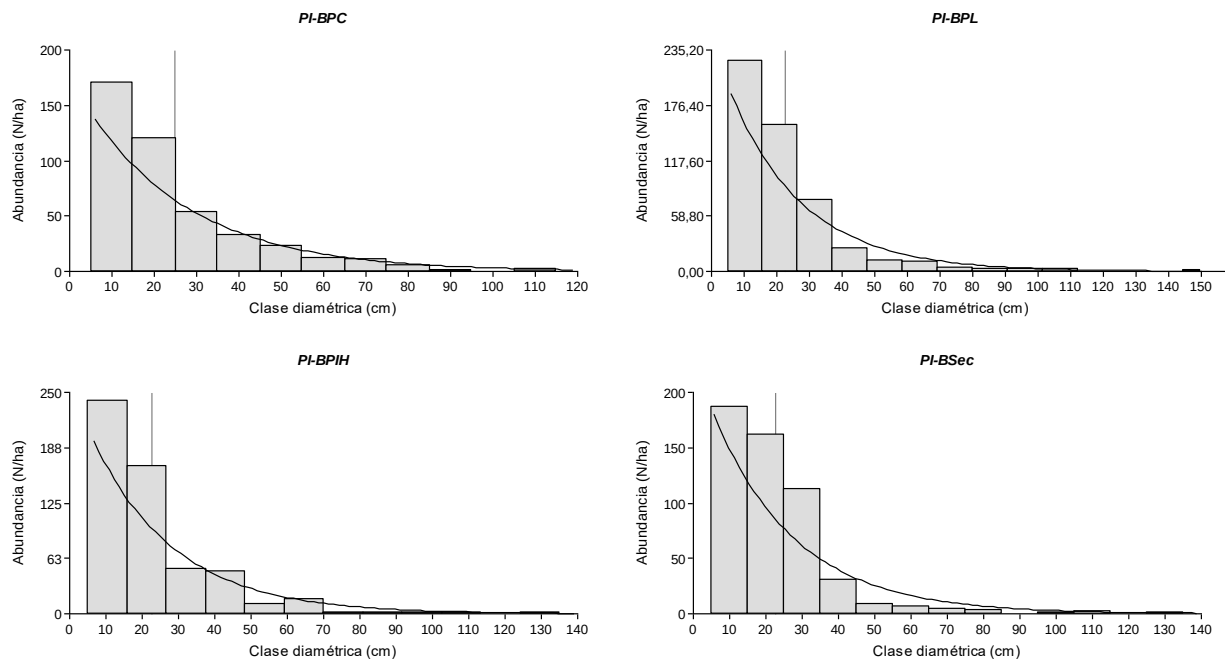


Figura 3.17. Histograma de la distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Piro, Península de Osa, Costa Rica.

En la figura 3.18, se aprecia que la mayoría de las mediciones realizadas en función el diámetro ($D_{ap} \geq 10$ cm), estas se acumulan en los diámetros menores al 20 cm y que son muy pocos individuos que llegan a tener diámetros superiores a los 80 cm. En este caso los dos bosques

secundarios; son los que llegan a tener una mayor cantidad de individuos hasta los 40 cm, principalmente debido a equilibrio dinámico de la sucesión secundaria, donde en los primeros años de su formación las especies tratan de posicionarse en el dosel y regular su competencia.

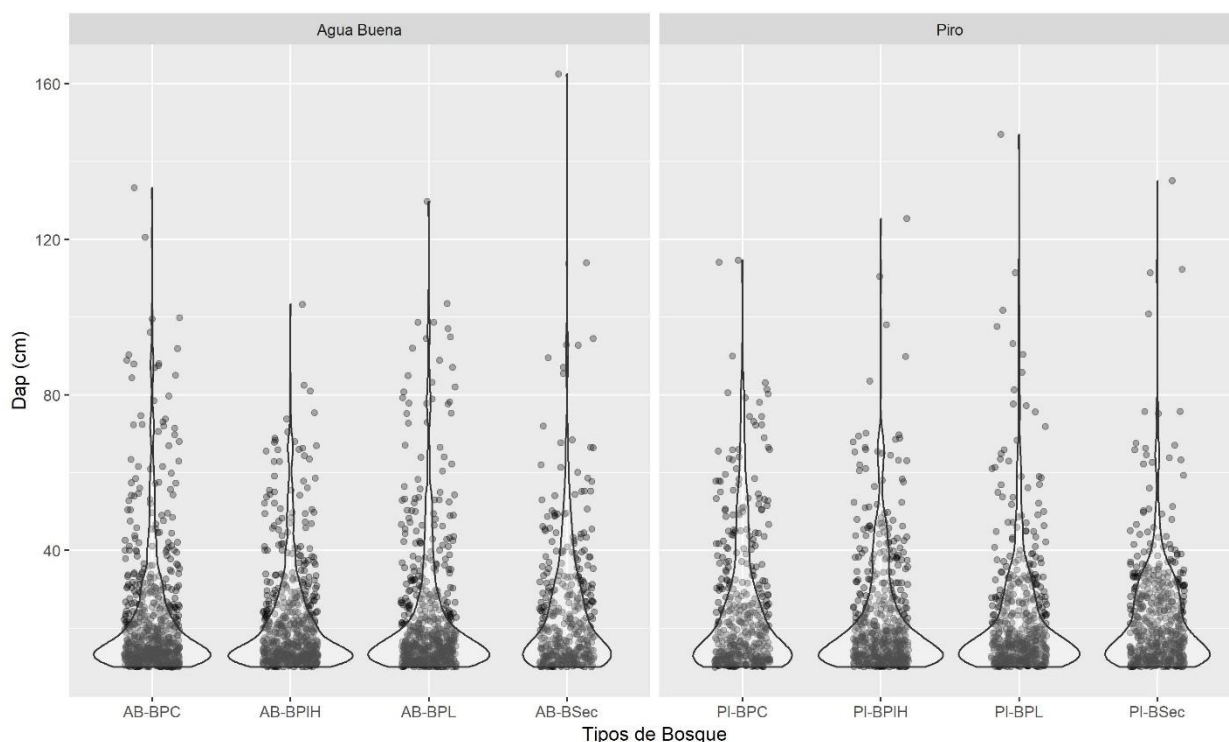


Figura 3.18. Distribución de los individuos en función del diámetro con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos a través del gráfico de violín en los diferentes bosques evaluados en parcelas permanentes de medición en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

La figura 3.19, muestra como el área basal tiene una distribución más heterogénea entre las clases diamétricas, ya que por el tamaño de los individuos de clases superiores, hasta los 70 cm de Dap, se puede registrar hasta más del 62% del área basal. A diferencia de la distribución de la abundancia, donde en las primeras dos clases diamétricas se acumula entre el 75 al 80% de la abundancia, en el caso del área basal en esta dos primeras clases se acumula entre el 23 al 36% del área basal, lo cual refleja una presencia alta de individuos de tamaños inferiores.

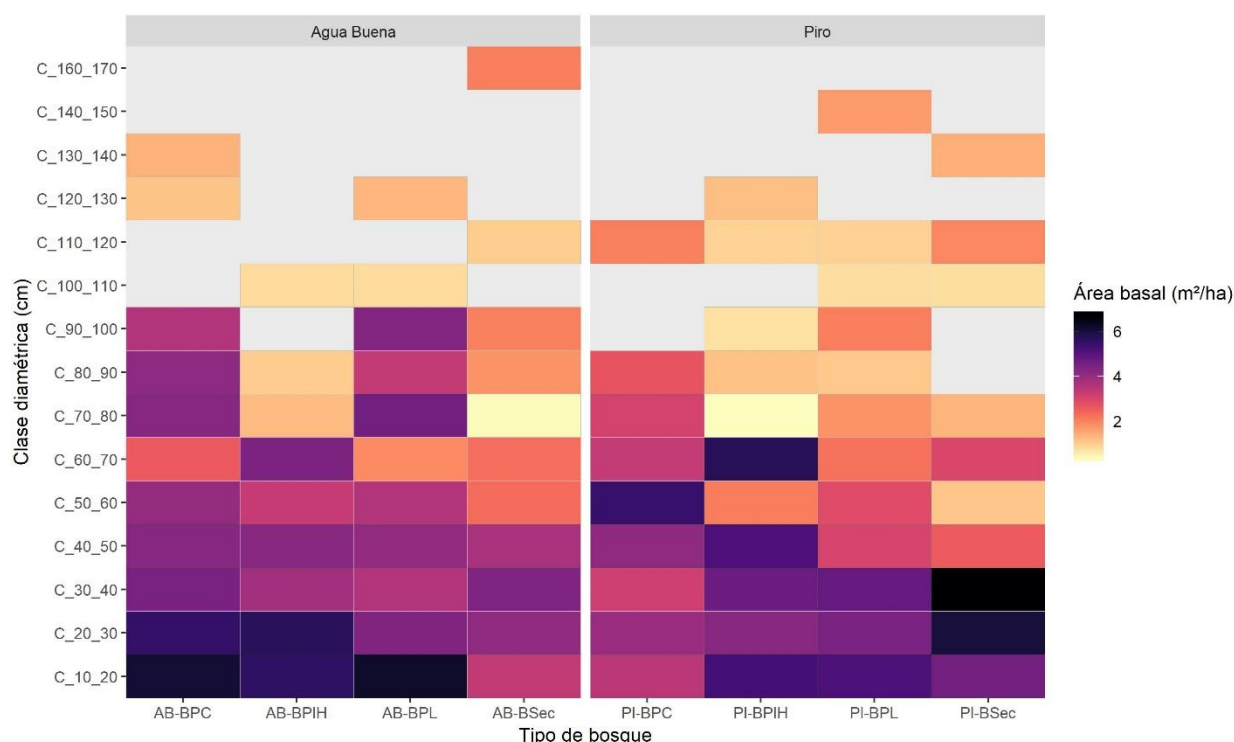


Figura 3.19. Distribución del área basal por clase diamétrica de los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los diferentes bosques evaluados en el sitio de Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.

3.4 Dinámica de la vegetación.

3.4.1 Dinámica de la regeneración natural

La regeneración natural es un indicador de la resiliencia de un bosque, ya que su estado y capacidad; se vuelve en un medio fundamental para que los bosques se regeneren posterior a un evento natural o intervención humana. En términos generales, existe alta variabilidad de la abundancia entre las diferentes categorías de regeneración evaluadas para los bosques en ambos sitios (Cuadro 3.9). En cuanto a la presencia de plántulas, no se muestran diferencias estadísticamente significativas ($gl = 95$, $F = 1,85$, $p = 0,0874$), el bosque primario de influencia hídrica de Piro, es el que presenta la mayor abundancia (182 500) y el mismo pero del sitio de Agua Buena, presenta la menor abundancia (38 333). En relación a los brinzales, se muestran diferencias estadísticamente significativas ($gl = 95$, $F = 1,85$, $p = 0,0128$) entre los diferentes tipos bosques, siendo los bosques AB-BSec y PI-BPIH los que presentan una abundante cantidad de individuos en esta categoría (45 833 y 43 333) y el PI-BSec con la menor cantidad de individuos. Con respecto a los latizales bajos se presentan diferencias estadísticamente significativas entre

las parcelas evaluadas de los diferentes bosques en Agua Buena y Piro ($gl = 95$, $F = 7,94$, $p < 0,0001$), siendo el bosque primario de Cima de Piro el presenta la menor abundancia (4 383). Desde el punto de vista de los latizales altos, se presentan diferencias estadísticamente significativas entre las parcelas de los bosques de Agua Buena con los de Piro ($gl = 95$, $F = 3,75$, $p < 0,0000$), los bosques, AB-BPIH, AB-BSec y PI-BPL presentan abundancias inferiores de latizales altos que abundancia de fustales, se debe considerar que estos individuos son los tamaños más cercanos a sustituir aquellos fustales de las clases superiores y que en sus etapas de crecimiento han logrado superar la competencia y mortalidad de las categorías inferiores.

Cuadro 3.9. Abundancia para la regeneración natural de plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos en cada una de las parcelas permanentes de una hectárea para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio	Tipo de bosque	Plántulas (N/ha)	Brinzales (N/ha)	Latizales bajos (N/ha)	Latizales altos (N/ha)
Agua Buena	AB-BPC	45 833 ± 7 732 A	33 750 ± 6 104 AB	8 017 ± 1 311 B	775 ± 109 C
	AB-BPL	50 833 ± 12 089 A	16 043 ± 4 772 A	6 100 ± 937 AB	792 ± 86 C
	AB-BPIH	38 333 ± 9 854 A	28 125 ± 10 404 AB	4 800 ± 831 A	475 ± 60 AB
	AB-BSec	140 000 ± 73 008 A	45 833 ± 6 443 B	5 767 ± 660 AB	400 ± 71 A
Piro	PI-BPC	178 333 ± 59 681 A	23 750 ± 3 673 AB	4 383 ± 374 A	4177 ± 61 AB
	PI-BPL	56 667 ± 12 330 A	17 083 ± 2 851 A	6 717 ± 637 AB	475 ± 60 AB
	PI-BPIH	182 500 ± 77 206 A	43 333 ± 14 113 B	11 650 ± 923 C	1058 ± 111 D
	PI-BSec	90 833 ± 22 645 A	14 375 ± 2 938 A	58 17 ± 484 AB	650 ± 47 BC

Tipos de bosques con letras comunes para cada componente de la regeneración no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

La figura 3.20 muestra los valores de correlación entre las diferentes categorías de regeneración natural, siendo los valores de correlación entre los brinzales y los latizales en forma negativa y los más bajos entre la comparación de categorías de regeneración (-0,028) y la correlación más alta entre los latizales bajos y los latizales altos (0,432). Es importante recalcar que por el comportamiento mismo de la regeneración, la presencia en un momento en el tiempo de una categoría; tendrá más relación con los individuos de categorías superiores en un futuro más próximo.

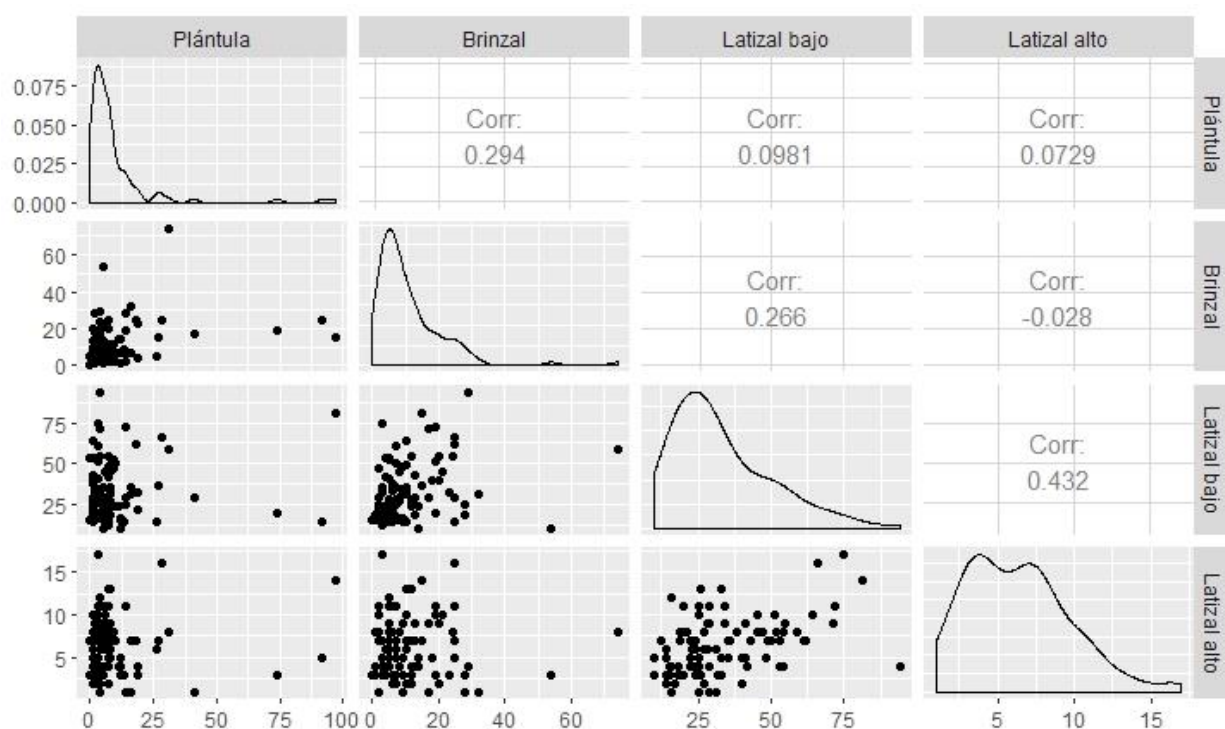


Figura 3.20. Distribución de la abundancia absoluta y sus valores de correlación para la regeneración natural de plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos en cada una de las parcelas permanentes de una hectárea para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

3.4.2 Dinámica de los árboles, palmas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm

El análisis de las tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos y el área basal que se presenta en los cuadros 3.10 y 3.11, se muestra que para el primer periodo de medición la tasa de mortalidad para los individuos varió entre 1,49% a 3,11%, en reclutamiento entre 1,11% a 2,56% y en renovación entre 1,53% a 3,3%, pero en seis bosques existe un balance negativo, lo que indica que la tasa de mortalidad es superior a la tasa de reclutamiento. En el segundo periodo resalta una tasa de mortalidad de individuos de 5,35% y de reclutamiento de 2,95% en el bosque secundario de Agua Buena, ofreciendo este bosque una tasa de renovación de 4,15%, pero con un balance negativo de -2,40%, de la misma manera el bosque primario de influencia hídrica de Agua Buena presenta una tasa de mortalidad de 5,22%, de reclutamiento de 2,28%, de renovación de 3,75% y una balance negativo de -2,94%. En ambos casos se presenta un balance negativo, ya que a pesar de tener una tasa alta de renovación, su peso especialmente recae en la mortalidad y el reclutamiento no logra compensar las pérdidas. De la misma manera, el análisis de estas variables en relación a las pérdidas y ganancias de área

basal, estas se muestran con valores más compensatorios, tomando en cuenta que aquí no solo se toma en cuenta el área basal de reclutamiento con los árboles de nuevo ingreso, si no que se incluye las diferencias por ganancia en crecimiento de los individuos vivos, lo que permite de una u otra forma distribuir las pérdidas por mortalidad entre todos los individuos vivos.

El cuadro 3.12 presenta la variación de las tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación; tomando en cuenta todo el periodo de medición, que es de 5 años. En términos de los individuos se tiene una media en la tasa mortalidad de 2,73%, en reclutamiento de 2,13%, en renovación de 2,43% y una balance negativo de -0,60%. En función del área basal la media en la tasa de mortalidad (pérdida) es de 2,78%, en reclutamiento (reclutamiento + crecimiento) de 2,53%, en renovación de 2,65% y una media en balance negativa de -0,25%, siendo la dinámica del área basal más compensatoria que las pérdidas por individuos. Es importante recalcar que para que estos bosques se encuentren en un equilibrio dinámico, las tasas de reclutamiento deberían ser iguales a la tasa de mortalidad, fenómeno que no presentan en las parcelas permanentes de medición de los bosques evaluados, ya que en general en seis parcelas permanentes de medición se presenta un balance negativo. Desde otro punto de vista estos bosques tienen una media de la vida media de 27 años (valores entre 18 a 39), la media del tiempo de duplicación es de 34 años (valores entre 24 a 44) y un tiempo de renovación de 42 años (valores entre 32 a 59), lo que muestra que son bosques con constantes cambios y procesos naturales que los mantiene muy dinámicos, pero que sus proceso de renovación los mantienen en balances negativos.

Cuadro 3.10. Tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, que comprende el **periodo de medición 1**, entre el establecimiento de la parcelas y la segunda medición; en parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Varia- ble	Criterio	AB- BPC	AB- BPL	AB- BPIH	AB- BSec	PI- BPC	PI- BPL	PI- BPIH	PI- BSec
Abun- dancia (N/ha)	Individuos inicialmente censados	639	571	637	436	452	524	541	499
	Individuos sobrevivientes	606	547	588	395	415	496	488	453
	Individuos muertos	33	24	49	41	37	28	53	46
	Individuos reclutados	22	43	36	22	16	28	45	53
	Tasa de mortalidad (% N/año ⁻¹)	1,86	1,49	2,65	2,95	2,68	1,74	3,11	2,92
	Tasa de reclutamiento (% N/año ⁻¹)	1,21	2,56	1,86	1,50	1,11	1,67	2,48	3,14
	Tasa de renovación (% N/año ⁻¹)	1,53	2,02	2,26	2,23	1,90	1,70	2,79	3,03
	Balance anual (% N/año ⁻¹)	-0,65	1,08	-0,79	-1,45	-1,57	-0,07	-0,63	0,22
Área basal (m ² /ha)	Área basal de individuos al inicio	40,38	37,59	33,44	26,51	31,86	30,44	33,80	27,83
	Área basal (ind. sobrevivientes)	38,22	35,94	30,79	24,96	29,54	28,68	28,77	25,39
	Área basal (ind. muertos)	2,16	1,65	2,65	1,54	2,31	1,75	5,02	2,45
	Área basal ¹	2,58	2,51	2,63	2,90	2,65	2,35	2,74	3,64
	Tasa de mortalidad (% m ² /año ⁻¹)	1,93	1,55	2,74	1,81	2,37	1,88	4,81	2,78
	Tasa de reclutamiento (% m ² /año ⁻¹)	2,22	2,28	2,57	3,20	2,57	2,40	2,42	3,84
	Tasa de renovación (% m ² /año ⁻¹)	2,08	1,91	2,65	2,50	2,47	2,14	3,61	3,31
	Balance anual (% m ² /año ⁻¹)	0,29	0,73	-0,17	1,39	0,20	0,52	-2,39	1,06
Tiempo de medición (años)		2,82	2,87	2,98	3,30	3,15	3,14	3,26	3,27

¹ Área basal de individuos reclutados, más el incremento en área basal de masa remanente.

Cuadro 3.11. Tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, que comprende el **periodo de medición 2**, entre la segunda y tercera medición; en unidades permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Varia- ble	Criterio	AB- BPC	AB- BPL	AB- BPIH	AB- BSec	PI- BPC	PI- BPL	PI- BPIH	PI- BSec
Abun- dancia (N/ha)	Individuos inicialmente censados	628	590	624	417	431	524	533	506
	Individuos sobrevivientes	609	563	562	380	409	490	511	492
	Individuos muertos	19	27	62	37	22	34	22	14
	Individuos reclutados	29	28	28	21	24	25	30	28
	Tasa de mortalidad (% N/año ⁻¹)	1,52	2,33	5,22	5,35	2,69	3,44	2,17	1,45
	Tasa de reclutamiento (% N/año ⁻¹)	2,28	2,37	2,28	2,95	2,87	2,46	2,90	2,85
	Tasa de renovación (% N/año ⁻¹)	1,90	2,35	3,75	4,15	2,78	2,95	2,54	2,15
	Balance anual (% N/año ⁻¹)	0,76	0,04	-2,94	-2,40	0,18	-0,98	0,73	1,40
Área basal (m ² /ha)	Área basal de individuos al inicio	40,80	38,45	33,42	27,86	32,19	31,03	31,51	29,03
	Área basal (ind. sobrevivientes)	40,04	36,57	28,60	25,91	29,98	29,53	30,27	28,36
	Área basal (ind. muertos)	0,76	1,89	4,82	1,96	2,21	1,50	1,25	0,66
	Área basal ¹	1,56	1,67	1,70	1,65	1,49	1,48	1,49	1,19
	Tasa de mortalidad (% m ² /año ⁻¹)	0,94	2,50	7,67	4,21	3,64	2,55	2,08	1,20
	Tasa de reclutamiento (% m ² /año ⁻¹)	1,89	2,16	2,57	3,46	2,38	2,47	2,44	2,12
	Tasa de renovación (% m ² /año ⁻¹)	1,42	2,33	5,12	3,84	3,01	2,51	2,26	1,66
	Balance anual (% m ² /año ⁻¹)	0,95	-0,34	-5,10	-0,75	-1,26	-0,08	0,36	0,92
Tiempo de medición (años)		2,00	1,98	1,95	1,69	1,92	1,92	1,92	1,92

¹ Área basal de individuos reclutados, más el incremento en área basal de masa remanente.

Cuadro 3.12. Tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, que comprende el **todo el periodo de evaluación**, entre el establecimiento de la parcelas y la tercera medición; en unidades permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Varia- ble	Criterio	AB- BPC	AB- BPL	AB- BPIH	AB- BSec	PI- BPC	PI- BPL	PI- BPIH	PI- BSec
Abun- dancia (N/ha)	Individuos inicialmente censados	639	571	637	436	452	524	541	499
	Individuos sobrevivientes	587	520	526	358	393	462	466	439
	Individuos muertos	52	51	111	78	59	62	75	60
	Individuos reclutados	51	71	64	43	40	53	75	81
	Tasa de mortalidad (% N/año ⁻¹)	1,74	1,91	3,81	3,88	2,72	2,46	2,84	2,44
	Tasa de reclutamiento (% N/año ⁻¹)	1,61	2,44	1,96	1,90	1,69	1,92	2,54	2,94
	Tasa de renovación (% N/año ⁻¹)	1,68	2,18	2,88	2,89	2,21	2,19	2,69	2,69
	Balance anual (% N/año ⁻¹)	-0,13	0,53	-1,85	-1,98	-1,03	-0,54	-0,30	0,50
Área basal (m ² /h a)	Área basal de individuos al inicio	40,38	37,59	33,44	26,51	31,86	30,44	33,80	27,83
	Área basal (ind. sobrevivientes)	37,48	34,14	26,17	23,14	27,35	27,29	27,58	24,76
	Área basal (ind. muertos)	2,92	3,53	7,47	3,50	4,52	3,25	6,27	3,11
	Área basal ¹	4,14	4,18	4,32	4,55	4,14	3,84	4,23	4,83
	Tasa de mortalidad (% m ² /año ⁻¹)	1,53	1,97	4,85	2,68	2,97	2,13	3,85	2,23
	Tasa de reclutamiento (% m ² /año ⁻¹)	2,05	2,19	2,50	3,23	2,44	2,38	2,30	3,14
	Tasa de renovación (% m ² /año ⁻¹)	1,79	2,08	3,67	2,96	2,70	2,26	3,07	2,68
	Balance anual (% m ² /año ⁻¹)	0,52	0,22	-2,35	0,55	-0,53	0,25	-1,55	0,91
Tiempo de medición (años)		4,82	4,85	4,93	4,99	5,06	5,05	5,18	5,18
Para indivi- duos	Vida media del bosque (años)	39	36	18	18	25	28	24	28
	Tiempo de duplicación (años)	44	29	36	37	41	36	28	24
	Intervalo de retorno (años)	59	46	34	32	44	44	37	38

¹ Área basal de individuos reclutados, más el incremento en área basal de masa remanente.

La figura 3.21, muestra la variación entre los periodos de medición de las tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, para el caso de la mortalidad los bosques: AB-BPL, AB-BPIH, AB-BSec y PI-BPL presentan un crecimiento en su tasa entre sus periodos de medición, mientras que los bosques: AB-BPC, PI-BPIH y PI-BSec su tasa disminuye y con un comportamiento constante el bosque cima de Piro (PI-BPC). En cuanto a la tasa de reclutamiento se muestra un decrecimiento leve entre los periodos de medición en los bosques: AB-BPL y PI-BSec, mientras que los restantes bosques su tasa de reclutamiento mantiene una tendencia de crecimiento. En referente a la tasa de renovación, esta presenta una tendencia decreciente en los bosques: PI-BPL y PI-BPIH y los restantes bosques su comportamiento es creciente. En consideración a la tasa del balance, es de resaltar que hay tres bosques (AB-BPC, PI-BPC y PI-BPIH) que pasan de un balance negativo en el primer periodo a un balance positivo en el segundo periodo, por otro lado los bosques: AB-BPL y el PI-BSec se mantienen en ambos periodos con una balance positivo; en el caso de los bosques: AB-BPIH, AB-BSec y PI-BPL mantiene un balance decreciente, entiendo este como su balance cada vez es más negativo en el tiempo.

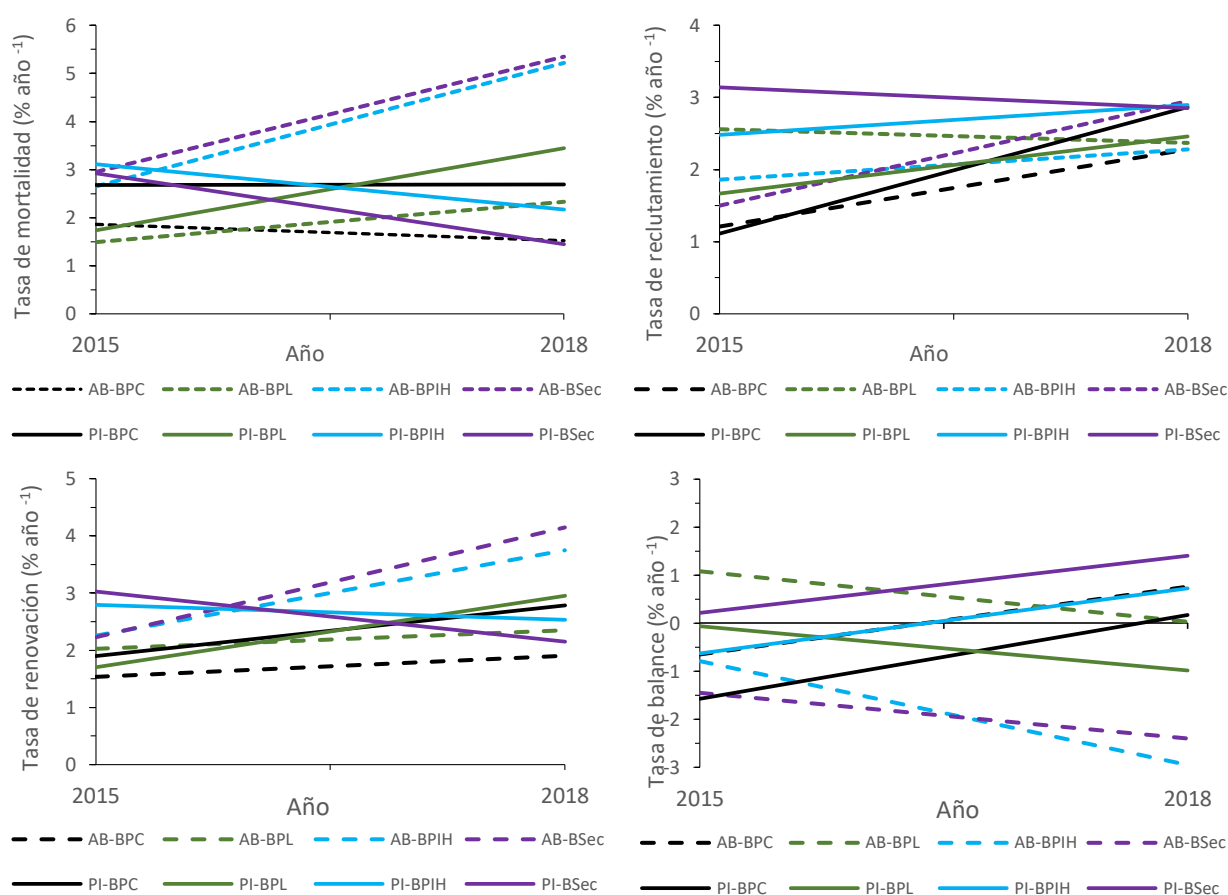


Figura 3.21. Tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para abundancia de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, que comprende todo el periodo de evaluación, con tres mediciones entre el 2012 y el 2018 en unidades permanentes de medición de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

En general existe una mayor variabilidad relacionada a la dinámica de los individuos y nos así para el caso de la dinámica del área basal. En cuanto a mortalidad relacionada al área basal, el bosque de influencia hídrica de Agua Buena, expresa el mayor valor (7,67%) y del mismo modo la mayor tasa de renovación, pero esto debido en especial por la mortalidad. En referencia a la tasa de balance de los individuos, dos bosques (AB-BPL y PI-BSec) expresan valores superiores a cero, dos bosques con valores cercanos a cero (AB-BPC y PI-BPIH) y los restantes bosques (AB-BPIH, AB-BSec, PI-BPC y PI-BPL) valores negativos. En cuanto a la tasa de balance del área basal, cinco bosque presenta tasas positivas (AB-BPC, AB-BPL, AB-BSec, PI-BPL y PI-BSec) y los restantes bosques tasas de balance negativas (Ab-BPIH, PI-BPC y PI-BPIH)

3.4.3 Causas de mortalidad de los árboles, palmas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm

Son muy variadas las causas de mortalidad que pueden expresar los individuos de árboles, palmas y bejucos en los bosques tropicales, su registro en muchas veces solo podrá ser posible si el trabajo de campo coincide con un tiempo cercano al evento, o de lo contrario el registro de su causa no podrá tener una claridad de ubicación entre las categorías registradas. Dentro de las causas registradas para los bosques evaluados (Fig. 3.22), se observa que la muerte por causa no registrada es donde se ubican la mayoría de los individuos, tomando en cuenta que predecir cuales fueron las razones por la cuales este individuo murió se vuelve impredecible, en especial por el tiempo que ha pasado del evento o simplemente la duda que tienen los técnicos de campo. Los sucesos presentados; como muerto desraizado, descopado, quebrado y le cayó árbol, son causas que están más asociadas a eventos naturales, ya sea esta por influencia a la estabilidad del terreno o sucesos meteorológicos como vientos o tornados que provocan la caída de árbol, se quiebre del fuste o pérdida de la copa, mientras que las causas de muerte por competencia o muerte descendente, está más relacionado al equilibrio de la competencia entre los individuos y su posición el estrato, suceso mayormente representado en los bosques secundarios de Agua Buena y Piro, proceso natural que se da a través de los procesos de sucesión. Cabe resaltar la causa de *“muerte le cayó árbol”*, que se presenta en el bosque primario de influencia hídrica de Agua Buena, esto es debido a que en este sitio se dio la caída de dos árboles de gran tamaño, lo que provoco que otros individuos murieran a causa de estos.

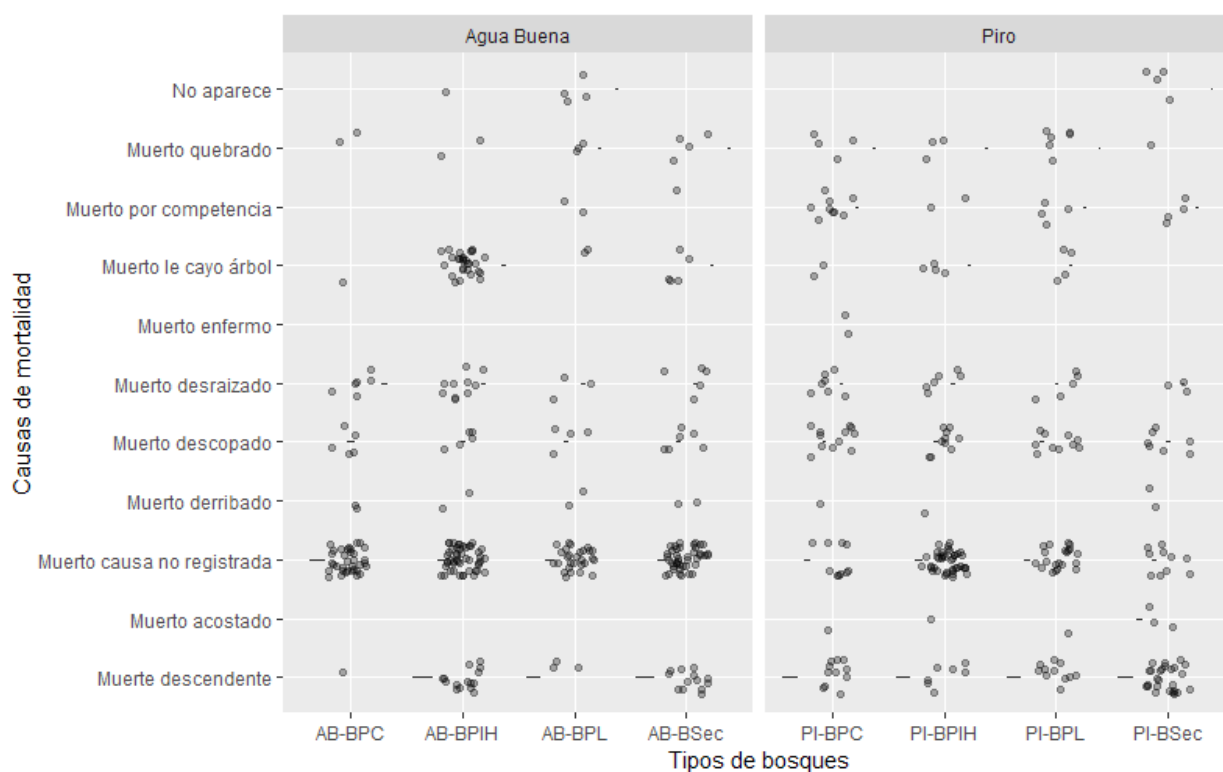


Figura 3.22. Principales causas de mortalidad para los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, durante la ejecución de las mediciones entre el 2012 y el 2018 en unidades permanentes de medición de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

3.4.4 Tasas de crecimiento en diámetro para los árboles, palmas y bejucos con diámetros (Dap) $\geq$ a 10 cm

Las medias de las tasas de crecimiento en los bosques de Agua Buena y Piro para todo el periodo de medición (*intervalo de tiempo 3*) varía entre 0,28 a 0,42 cm/año (Cuadro 3,13), el análisis de varianza muestra que existen diferencias estadísticamente significativas ($gl = 7$, $F = 6,64$, $p < 0,0001$) entre los diferentes tipos bosques, los bosques primarios de Agua Buena (AB-BPC, AB-BPL y AB-BPIH) son los que presentan las tasas de crecimiento más bajo en el periodo evaluado y los bosques secundarios de ambos sitios presentan la mayor tasa de crecimiento.

Cuadro 3.13. Número de observaciones, media y error standard para la comparación a través de la prueba de Duncan del incremento en diámetro (cm) de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, para todo el periodo medición en los diferentes tipos de bosques evaluados para los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Tipo de bosque	n	Media (cm/año)	E.E.			
AB-BPL	563	0,28	0,02	A		
AB-BPC	609	0,28	0,02	A	B	
PI-BPL	490	0,31	0,02	A	B	C
AB-BPIH	562	0,34	0,02		B	C D
PI-BPC	409	0,34	0,02		B	C D
PI-BPIH	511	0,34	0,02			C D
PI-BSec	492	0,38	0,02			D E
AB-BSec	380	0,42	0,02			E

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

Existe una tendencia entre el comportamiento del incremento medio anual (cm) y su relación con las clases diamétricas en ambos intervalos de tiempo de medición (Cuadro, 3.14), donde las clases diamétricas intermedias son las que presentan los mayores incrementos. Al analizar las tasas de crecimiento entre periodos de medición para los bosques de cada sitio, se tiene que para los bosques de Agua Buena en el primer periodo se expresa un incremento medio de $0,32 \pm 0,01$ ($n = 2136$) y en segundo periodo de $0,30 \pm 0,01$ ($n = 2112$), teniendo una diferencia entre periodos de medición de 0,02 cm. Para los bosques de Piro, se tiene un incremento medio de $0,35 \pm 0,01$ ($n = 1905$) en el primer periodo y en segundo de $0,29 \pm 0,01$ ($n = 1902$), con una diferencia entre periodos de medición de 0,06 cm, de tal manera que el crecimiento promedio fue mayor en el primer periodo de medición. Todo lo anterior refleja que estos bosques crecieron a una tasa mayor entre los años 2012 al 2015, que entre el 2015 al 2018.

Cuadro 3.14. Tasas de crecimiento del incremento corriente anual (ICA.) y su error estándar (E.E.) de los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, para los intervalos de tiempo entre los periodos de medición de parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Tipo de bosque	Punto medio de clase Dap (cm)	Intervalo de tiempo 1			Intervalo de tiempo 2			Intervalo de tiempo 3*		
		n	ICA (cm)	E.E.	n	ICA (cm)	E.E.	n	ICA (cm)	E.E.
AB-BPC	15	364	0,23	0,01	362	0,16	0,01	362	0,20	0,01
	25	118	0,39	0,06	119	0,27	0,03	119	0,32	0,03
	35	48	0,38	0,05	51	0,25	0,04	51	0,36	0,04
	45	26	0,50	0,10	28	0,59	0,21	28	0,65	0,21
	55	19	0,54	0,10	17	0,33	0,07	17	0,43	0,07
	65	9	0,82	0,17	8	0,53	0,15	8	0,77	0,17
	75	8	0,54	0,12	10	0,78	0,30	10	0,67	0,14
	85	8	0,58	0,16	7	0,39	0,10	7	0,53	0,14
	95	4	0,36	0,08	5	0,30	0,04	5	0,32	0,06
	115	1	0,21	0,00	1	0,30	0,00	1	0,25	0,00
	135	1	0,18	0,00	1	0,15	0,00	1	0,17	0,00
	Media	606	0,31	0,02	609	0,23	0,01	609	0,28	0,01
AB-BPL	15	340	0,18	0,01	360	0,18	0,01	360	0,19	0,01
	25	95	0,32	0,04	93	0,36	0,05	93	0,36	0,05
	35	37	0,43	0,05	38	0,33	0,04	38	0,37	0,04
	45	30	0,45	0,09	26	0,37	0,07	26	0,44	0,08
	55	13	0,57	0,12	15	0,46	0,10	16	0,52	0,10
	65	7	0,56	0,11	6	0,21	0,08	6	0,45	0,10
	75	11	1,00	0,17	10	1,38	0,43	10	1,17	0,16
	85	6	0,42	0,17	6	0,71	0,19	6	0,64	0,17
	95	6	0,36	0,17	6	0,16	0,07	6	0,28	0,13
	105	1	0,17	0,00	1	0,55	0,00	1	0,33	0,00
	125	1	0,17	0,00	1	0,00	0,00	1	0,10	0,00
	Media	547	0,27	0,01	562	0,26	0,02	563	0,28	0,01

* Intervalo de tiempo 3: Comprende el crecimiento entre el establecimiento y la tercera medición

Continuación cuadro 3.14.

Tipo de bosque	Punto medio de clase Dap (cm)	Intervalo de tiempo 1			Intervalo de tiempo 2			Intervalo de tiempo 3*		
		n	ICA (cm)	E.E.	n	ICA (cm)	E.E.	n	ICA (cm)	E.E.
AB-BPIH	15	344	0,22	0,02	336	0,24	0,02	336	0,24	0,02
	25	133	0,42	0,04	124	0,39	0,04	124	0,41	0,04
	35	49	0,50	0,07	42	0,51	0,07	42	0,54	0,07
	45	24	0,62	0,14	27	0,61	0,11	27	0,61	0,10
	55	15	0,50	0,15	14	0,60	0,19	14	0,65	0,19
	65	15	0,48	0,12	13	0,32	0,07	13	0,40	0,08
	75	3	0,19	0,05	3	0,36	0,19	3	0,49	0,31
	85	3	0,03	0,03	2	0,00	0,00	2	0,03	0,03
	105	2	0,82	0,42	1	1,59	0,00	1	1,38	0,00
	Media	588	0,32	0,02	562	0,33	0,02	562	0,34	0,02
AB-BSec	15	211	0,22	0,02	200	0,25	0,02	200	0,23	0,02
	25	85	0,39	0,06	84	0,37	0,05	84	0,37	0,05
	35	52	0,83	0,14	47	0,72	0,11	47	0,80	0,12
	45	21	0,86	0,18	23	0,91	0,19	23	0,96	0,20
	55	10	0,58	0,15	10	0,89	0,34	10	0,86	0,31
	65	7	0,94	0,22	7	1,15	0,23	7	0,99	0,20
	75	1	0,84	0,00	1	1,57	0,00	1	1,70	0,00
	85	4	0,87	0,41	3	0,64	0,37	3	0,59	0,39
	95	2	1,17	0,98	3	1,34	0,67	3	1,36	0,60
	115	1	1,45	0,00	1	0,64	0,00	1	1,22	0,00
	165	1	1,53	0,00	1	1,43	0,00	1	1,50	0,00
	Media	395	0,41	0,03	380	0,43	0,03	380	0,42	0,03
PI-BPC	15	220	0,17	0,01	214	0,18	0,02	214	0,18	0,02
	25	83	0,33	0,04	83	0,44	0,07	83	0,38	0,05
	35	37	0,44	0,08	37	0,29	0,05	37	0,37	0,06
	45	28	0,64	0,15	27	0,55	0,13	27	0,65	0,14
	55	21	0,56	0,13	24	0,40	0,09	24	0,52	0,10
	65	12	0,96	0,28	10	0,67	0,17	10	0,79	0,21
	75	7	0,97	0,25	7	0,90	0,40	7	1,09	0,37
	85	4	0,68	0,36	5	0,56	0,27	5	0,69	0,28
	105	1	0,03	0,00	-	-	-	-	-	-
	115	2	2,43	0,37	2	1,80	0,55	2	2,19	0,43
	Media	415	0,33	0,02	409	0,32	0,02	409	0,34	0,02

* Intervalo de tiempo 3: Comprende el crecimiento entre el establecimiento y la tercera medición

Continuación cuadro 3.14.

Tipo de bosque	Punto medio de clase Dap (cm)	Intervalo de tiempo 1			Intervalo de tiempo 2			Intervalo de tiempo 3*		
		n	ICA (cm)	E.E.	n	ICA (cm)	E.E.	n	ICA (cm)	E.E.
PI-BPL	15	298	0,22	0,01	297	0,20	0,01	297	0,22	0,01
	25	96	0,34	0,03	91	0,32	0,03	91	0,35	0,03
	35	52	0,45	0,06	52	0,41	0,05	52	0,44	0,05
	45	20	0,69	0,12	19	0,69	0,10	19	0,68	0,11
	55	11	0,52	0,14	12	0,61	0,15	12	0,60	0,15
	65	6	0,61	0,14	7	0,74	0,19	7	0,68	0,15
	75	4	0,41	0,24	4	0,47	0,21	4	0,44	0,23
	85	3	0,53	0,28	2	0,34	0,18	2	0,45	0,37
	95	4	0,53	0,24	3	0,37	0,24	3	0,38	0,26
	105	-	-	-	1	1,15	0,00	1	1,03	0,00
	115	1	0,29	0,00	1	0,10	0,00	1	0,22	0,00
	145	1	0,92	0,00	1	0,89	0,00	1	0,91	0,00
	Media	496	0,30	0,02	490	0,29	0,01	490	0,31	0,01
PI-BPIH	15	281	0,27	0,02	307	0,24	0,02	307	0,27	0,01
	25	94	0,44	0,04	91	0,32	0,04	91	0,38	0,04
	35	49	0,57	0,07	48	0,56	0,06	48	0,62	0,07
	45	30	0,46	0,06	33	0,39	0,05	33	0,44	0,05
	55	12	0,77	0,16	9	0,34	0,14	9	0,53	0,15
	65	17	0,37	0,10	17	0,47	0,12	17	0,53	0,11
	85	2	0,11	0,11	1	0,47	0,00	1	0,17	0,00
	95	1	0,00	0,00	2	0,39	0,39	2	0,21	0,08
	105	1	0,21	0,00	1	0,16	0,00	1	0,06	0,00
	115	-	-	-	1	0,26	0,00	1	0,23	0,00
	125	1	0,06	0,00	1	0,10	0,00	1	0,08	0,00
	Media	488	0,36	0,02	511	0,30	0,01	511	0,34	0,01
PI-BSec	15	273	0,26	0,02	259	0,20	0,02	259	0,28	0,02
	25	121	0,44	0,05	119	0,21	0,03	119	0,36	0,04
	35	75	0,43	0,05	76	0,20	0,03	76	0,36	0,04
	45	17	1,27	0,20	17	0,57	0,11	17	1,01	0,16
	55	5	1,86	0,76	5	0,58	0,25	5	1,18	0,32
	65	8	1,43	0,50	9	0,79	0,24	9	1,42	0,43
	75	3	0,56	0,36	3	0,36	0,19	3	0,49	0,29
	95	1	4,50	0,00	1	1,77	0,00	1	3,49	0,00
	115	2	0,37	0,06	2	0,03	0,03	2	0,24	0,05
	135	1	0,21	0,00	1	0,00	0,00	1	0,14	0,00
	Media	506	0,40	0,03	492	0,23	0,01	492	0,38	0,02

* Intervalo de tiempo 3: Comprende el crecimiento entre el establecimiento y la tercera medición

Las figuras 3.23 y 3.24, muestran las medias del crecimiento para las clases diamétricas, estos expresados para los diferentes tipos de bosque y por sitio. En general los mayores incrementos se encuentran en las clases medias entre los 30 a 70 cm, donde en algunos casos el incremento llega a valores superiores a un centímetro. Por lo general las clases inferiores y superiores (las colas de la figura) llegan a estar por debajo de la media expresada para el bosque.

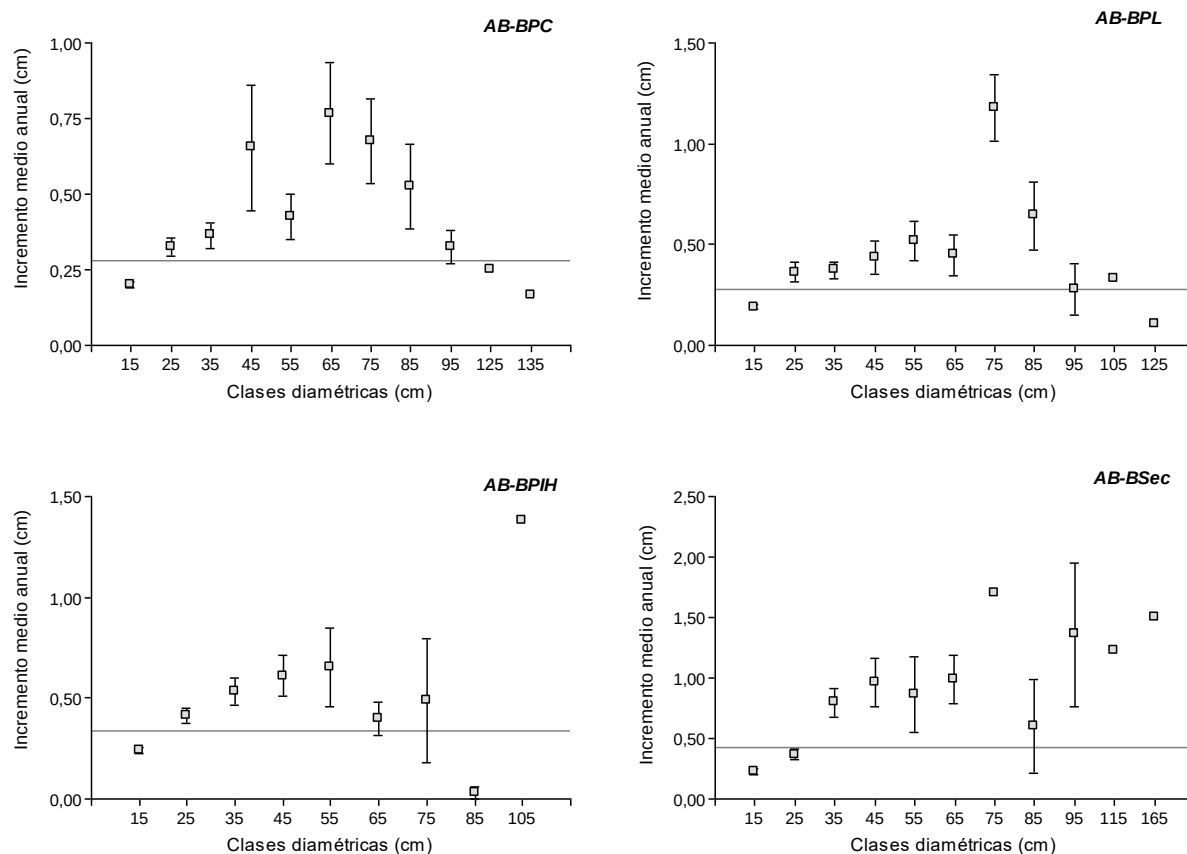


Figura 3.23. Distribución del crecimiento expresado en términos del incremento corriente anual (ICA), su error estándar (E.E.) y el incremento promedio (línea horizontal) de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, para los intervalos de tiempo que corresponde a todo el periodo de evaluación en parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque evaluados en Agua Buena, Península de Osa, Costa Rica.

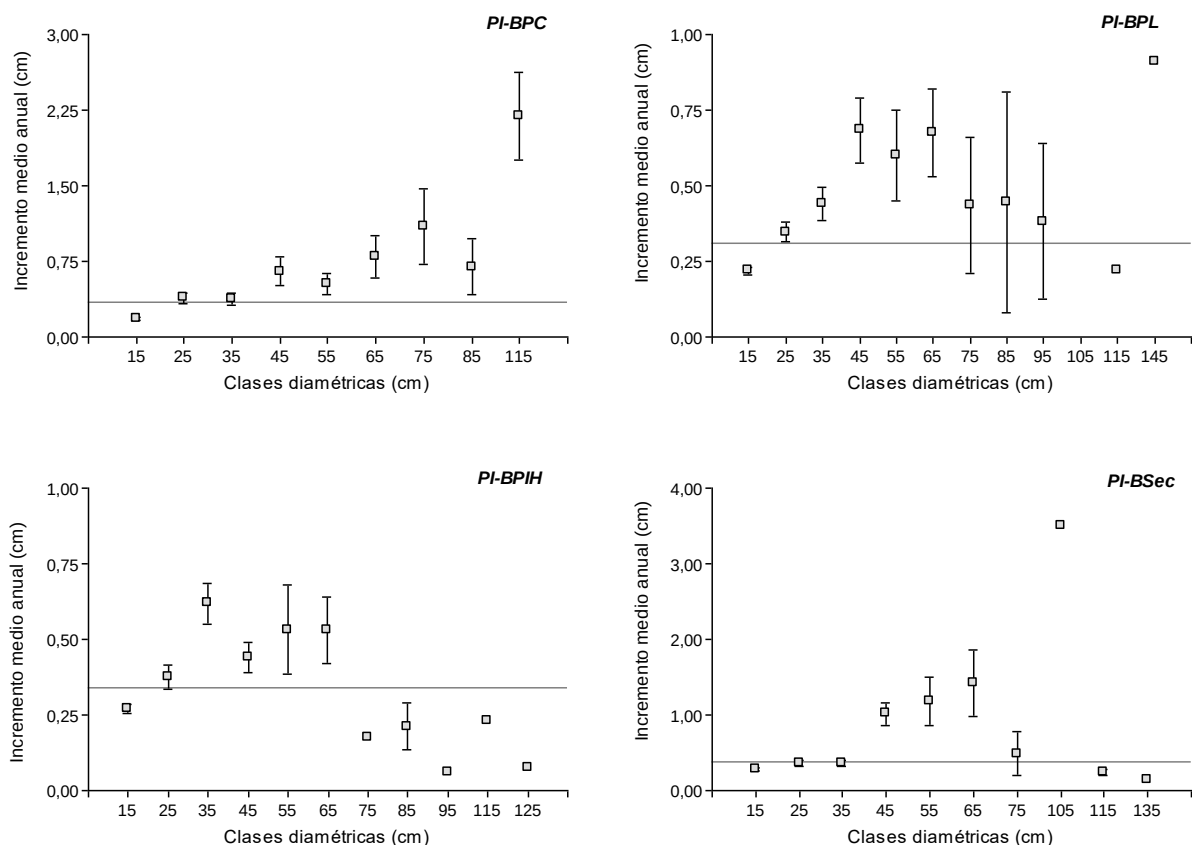


Figura 3.24. Distribución del crecimiento expresado en términos del incremento corriente anual (ICA), su error estándar (E.E.) y el incremento promedio (línea horizontal) de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos, para los intervalos de tiempo que corresponde a todo el periodo de evaluación en parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque evaluados en Piro, Península de Osa, Costa Rica.

En el cuadro 3.15, se encuentran valores referentes a la dinámica de las 26 especies de árboles y palmas, referentes al estudio de Morera *et al* (2019), la palma *Iriartea deltoidea*, expresa un diámetro promedio de 13,6 cm y un incremento medio de 0,10 cm, siendo esta la especie con los menores valores en estas variables, pero que expresa la mayor abundancia en el sitio de estudio (205), en cuanto a la especie con el mayor diámetro promedio esta es *Carapa nicaraguensis* con una media en diámetro de 38,5 cm y un incremento medio de 0,66, con una abundancia de 48 individuos. La categorización de ranking, está asociado a los valores de frecuencia y la abundancia, pero del mismo modo se ve que estas especies se mantienen en rangos variados de diámetro y con expresiones de crecimiento en función de su incremento entre los 0,10 hasta los 0,90 cm).

Cuadro 3.15. Dinámica de las 26 especies de árboles y palmas, referentes al estudio de Morera *et al* (2019), como las más abundantes en el sitio de estudio, número de parcelas de medición en que se reporta con sus valores de abundancia, diámetro (Dap) e incremento (ICA), máximo (máx) y su error estándar (E.E.) en los bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Especie	Ranking	Frec.	Abundancia			Diámetro (cm)			Incremento (cm)		
			N	máx	% N	$\bar{X}$	E.E.	máx	$\bar{X}$	E.E.	máx
<i>Iriartea deltoidea</i>	1	4	205	83	4,85	13,6	0,14	18,7	0,10	0,02	1,46
<i>Otoba novogranatensis</i>	2	8	87	27	2,06	27,2	1,53	75,4	0,54	0,04	1,89
<i>Compsonura excelsa</i>	3	6	178	48	4,21	14,6	0,27	31,8	0,18	0,01	0,81
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	4	7	90	34	2,13	13,5	0,59	60,4	0,17	0,02	0,77
<i>Symphonia globulifera</i>	5	8	105	25	2,48	28,8	1,48	72,2	0,36	0,02	1,18
<i>Carapa nicaraguensis</i>	6	6	48	18	1,14	38,5	3,28	89,8	0,66	0,12	5,77
<i>Tapirira guianensis</i>	7	7	126	47	2,98	31,6	1,96	101,7	0,90	0,06	2,92
<i>Apeiba tibourbou</i>	8	6	76	42	1,80	23,4	1,05	55,0	0,26	0,05	1,81
<i>Castilla tunu</i>	9	6	136	80	3,22	26,2	1,26	81,3	0,17	0,01	0,81
<i>Perebea hispidula</i>	10	8	77	27	1,82	14,0	0,44	26,5	0,14	0,01	0,68
<i>Vochysia ferruginea</i>	11	3	4	2	0,09	27,1	7,47	45,8	0,88	0,27	1,43
<i>Socratea exorrhiza</i>	12	6	83	14	1,96	26,1	1,76	75,7	0,09	0,02	0,66
<i>Brosimum guianense</i>	13	8	62	13	1,47	19,9	1,02	50,5	0,22	0,02	0,85
<i>Tetragastris panamensis</i>	14	8	83	31	1,96	26,1	1,76	75,7	0,32	0,02	0,89
<i>Sorocea pubivena</i>	15	7	61	27	1,44	15,3	0,8	49,5	0,20	0,04	2,09
<i>Brosimum lactescens</i>	16	8	70	26	1,66	21,6	1,46	66,5	0,16	0,03	1,39
<i>Cecropia insignis</i>	17	7	29	10	0,69	24,8	2,00	49,8	0,51	0,06	1,22
<i>Chimarrhis parviflora</i>	18	6	65	27	1,54	15,9	0,86	47,0	0,34	0,03	0,98
<i>Virola sebifera</i>	19	6	91	35	2,15	18,9	0,80	41,6	0,40	0,04	2,24
<i>Chimarrhis latifolia</i>	20	4	46	42	1,09	24,0	1,49	50,0	0,25	0,03	0,77
<i>Pourouma bicolor</i>	21	4	54	37	1,28	31,8	1,83	63,3	0,32	0,04	1,50
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	22	5	29	10	0,69	21,5	2,21	61,3	0,27	0,04	1,05
<i>Marila pluricostata</i>	23	2	10	7	0,24	20,9	1,59	27,3	0,15	0,03	0,30
<i>Virola surinamensi</i>	24	8	36	10	0,85	35,4	3,36	85,8	0,64	0,07	1,70
<i>Lacmellea panamensis</i>	25	7	26	6	0,61	20,5	1,14	34,6	0,30	0,06	1,18
<i>Virola koschnyi</i>	26	8	41	13	0,97	24,8	2,98	90,4	0,49	0,07	1,50

Frec. = Frecuencia, N = Abundancia total, máx = máximo, $\bar{X}$ = media y E.E. = Error estándar.

3.5 Determinación del contenido de carbono a nivel de: suelo, necromasa, árboles muertos en pie y de la biomasa aérea y subterránea de la vegetación

3.5.1 Carbono en el suelo

En la evaluación del carbono a nivel de suelo, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre el contenido total del carbono que aportan las tres profundidades de suelo ($gl = 7$, $F = 9,49$, $p < 0,001$), formado dos grupos (Cuadro 3.16), el primer grupo con los bosques: AB-BPIH, AB-BSec y PI-BPL), con un aporte que varían entre 67,20 a 74,07 Mg/ha y el segundo grupo con los bosques: AB-BPC, AB-BPL, PI-BPC, PI-BPIH y PI-BSec, con aportes que varían entre 93,15 a 109,95 Mg/ha. En promedio estos bosque tienen un contenido de carbono en los primeros 45 cm de profundidad de suelo de 89,23 Mg/ha. La figura 3.25, muestra como existe dentro de cada parcela de una hectárea una alta variabilidad del contenido de carbono en las diferentes profundidades, tomando en cuenta que se recolectaron 12 muestras de forma aleatoria entre las subparcela de 10 x 10 m (100 m²), esto en especial en la profundidad de 0 – 15 cm. En relación a la proporción de carbono por unidad de peso de suelo, para la profundidad de 0 – 15 cm, el porcentaje de carbono es de 3,69%, para la profundidad de 15 - 30 cm, el porcentaje de carbono es de 2,37% y para la profundidad de 30 – 45 cm, el porcentaje de carbono es de 1,82%.

Cuadro 3.16. Contenido de carbono orgánico del suelo (Mg/ha) en las diferentes profundidades evaluadas de las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio	Tipo de bosque	Profundidad (0 – 15) cm		Profundidad (15 – 30) cm		Profundidad (30 – 45) cm		C ¹
		$\bar{X}$ (Mg/ha)	E.E.	$\bar{X}$ (Mg/ha)	E.E.	$\bar{X}$ (Mg/ha)	E.E.	
Agua Buena	AB-BPC	36,45	1,68	31,01	2,43	26,40	1,4	B
	AB-BPL	43,92	4,7	31,72	2,83	33,98	4,04	A
	AB-BPIH	28,06	3,05	25,54	5,4	15,70	1,79	B
	AB-BSec	32,46	2,79	23,15	2,08	18,45	1,77	A
Piro	PI-BPC	44,26	2,01	36,53	1,87	29,15	1,39	B
	PI-BPL	29,35	3,74	21,46	1,34	16,40	1,12	A
	PI-BPIH	42,32	5,06	31,45	2,44	22,98	1,13	B
	PI-BSec	40,49	2,37	29,30	1,61	23,36	1,33	B
Media total		37,16	1,31	28,77	1,06	23,30	0,91	

C¹: Las medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$), esto considerando el carbono orgánico del suelo que aportan las tres profundidades analizadas.

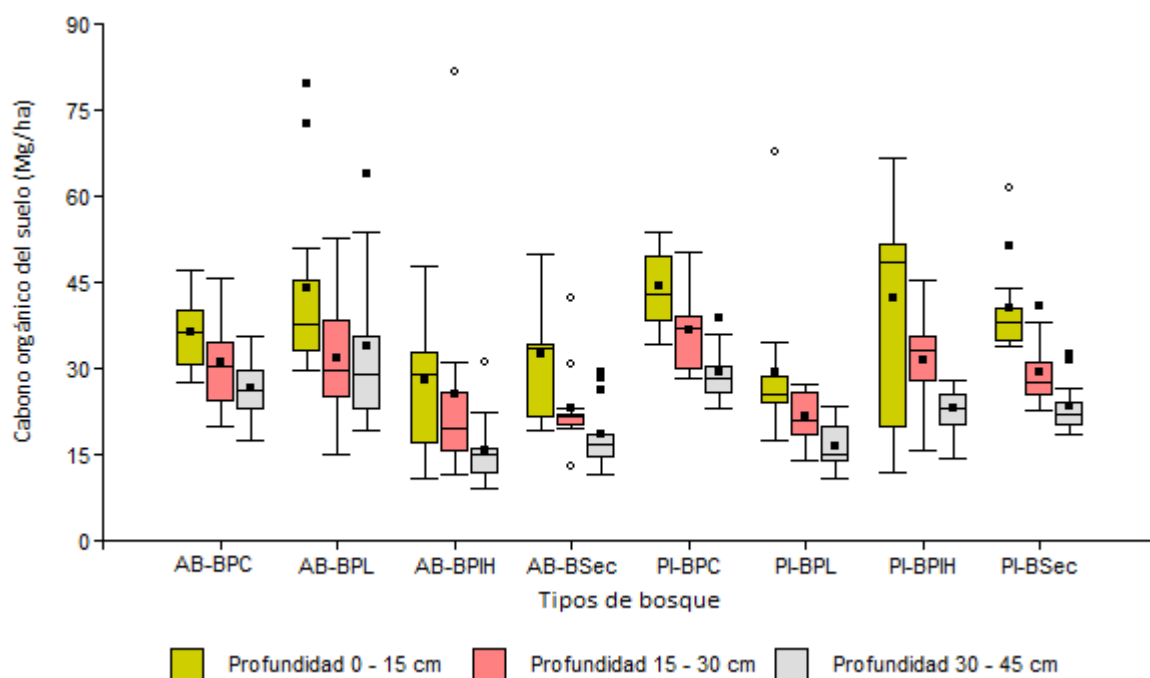


Figura 3.25. Gráfico de cajas del contenido carbono orgánico del suelo (Mg/ha) de las profundidades evaluadas en las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

3.5.2 Contenido de carbono de la Necromasa

El aporte del carbono que hacen los componentes de la necromasa es muy variable, la media de las categorías de necromasa fina, necromasa gruesa y madera fina varían entre 0,8 a 1,6 Mg/ha y la media de la madera gruesa es de 9,5 Mg/ha, siendo esta última la que representa el mayor aporte (Cuadro 3.17 y Fig. 3.26). Es importante mencionar que en el componente de madera gruesa existe una alta variabilidad, valores de error estándar hasta de 15, lo anterior se debe en especial por la caída de árboles de gran tamaño, ya que en algunos espacios no habrán árboles en el suelo, mientras que en otros se reportaran datos de troncos gruesos con valores muy altos.

Cuadro 3.17. Contenido de carbono (Mg/ha) de los componentes de la necromasa en las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio	Tipos de bosque	Necromasa fina			Necromasa gruesa			Madera fina			Madera gruesa		
		Carbono (Mg/ha)			Carbono (Mg/ha)			Carbono (Mg/ha)			Carbono (Mg/ha)		
		Media	E.E.	Máx	Media	E.E.	Máx	Media	E.E.	Máx	Media	E.E.	Máx
Agua Buena	AB-BPC	0,8 ABC	0,04	1,0	1,7 B	0,32	3,7	2,2 A	0,67	7,3	26,8 B	12,3	113,0
	AB-BPL	0,7 AB	0,07	1,2	1,1 AB	0,2	2,5	1,8 A	0,66	8,1	5,2 AB	3,2	37,7
	AB-BPIH	0,5 A	0,03	0,7	0,8 A	0,21	2,9	1,1 A	0,54	5,7	4,4 AB	3,8	46,0
	AB-BSec	0,5 A	0,06	1,2	0,7 A	0,11	1,7	1,0 A	0,8	13,0	1,4 A	1,0	16,0
Piro	Pi-BPC	1,2 E	0,10	1,8	1,6 B	0,25	3,5	2,9 A	1,04	12,9	8,8 AB	5,6	58,4
	Pi-BPL	1,0 DE	0,17	2,7	0,7 A	0,22	2,7	2,5 A	2,04	24,7	26,6 B	15,0	141,5
	Pi-BPIH	0,9 BCD	0,07	1,3	1,1 AB	0,31	3,5	1,0 A	0,25	2,3	4,5 AB	2,3	22,7
	Pi-BSec	1,0 CDE	0,10	1,8	0,8 A	0,14	1,6	0,4 A	0,14	1,4	0,8 A	0,4	3,7
Media total		0,8	0,04	2,7	1,0	0,09	3,7	1,6	0,33	24,7	9,5	2,6	141,5

Medias con una letra común en el componente de necromasa no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

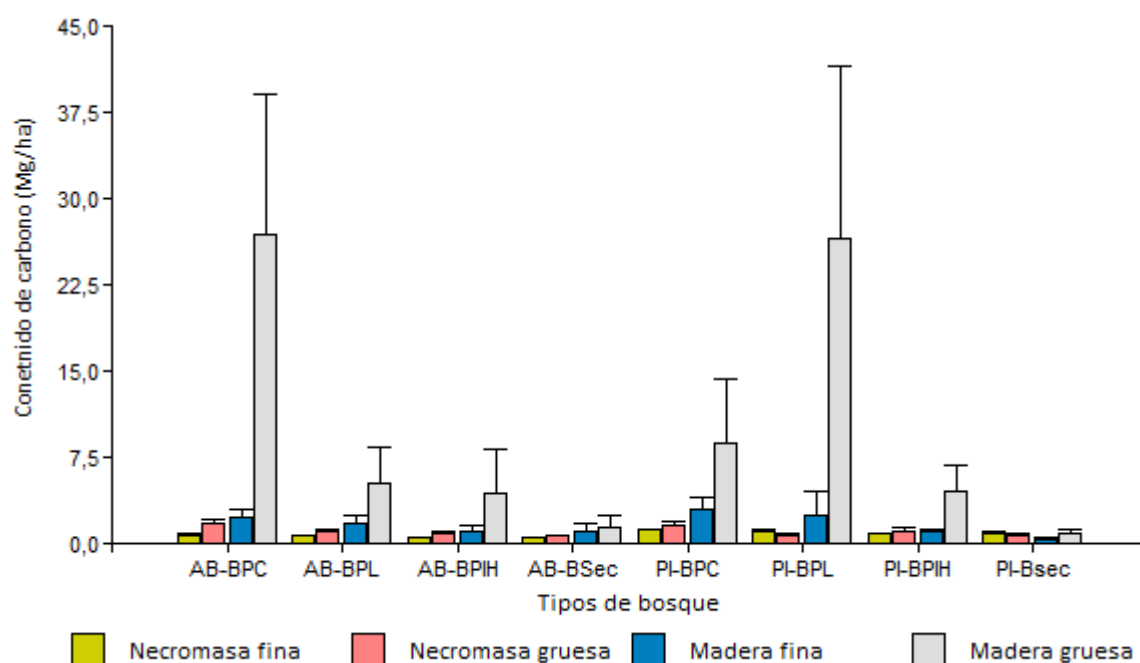


Figura 3.26. Contenido de carbono (Mg/ha) en los componentes de la necromasa para las parcelas permanentes de una hectárea; entre los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

La figura 3.27, muestra la proporción de carbono contenido en las diferentes categorías de necromasa, en algunos casos la proporción de carbono por unidad de peso de necromasa llega hasta el 50%. Para necromasa fina, la media del porcentaje de carbono es de 36,2%, para necromasa gruesa, la media del porcentaje de carbono es de 39,9%, para madera fina, la media

del porcentaje de carbono es de 39,5% y para la madera gruesa, la media del porcentaje de carbono es de 40,0%.

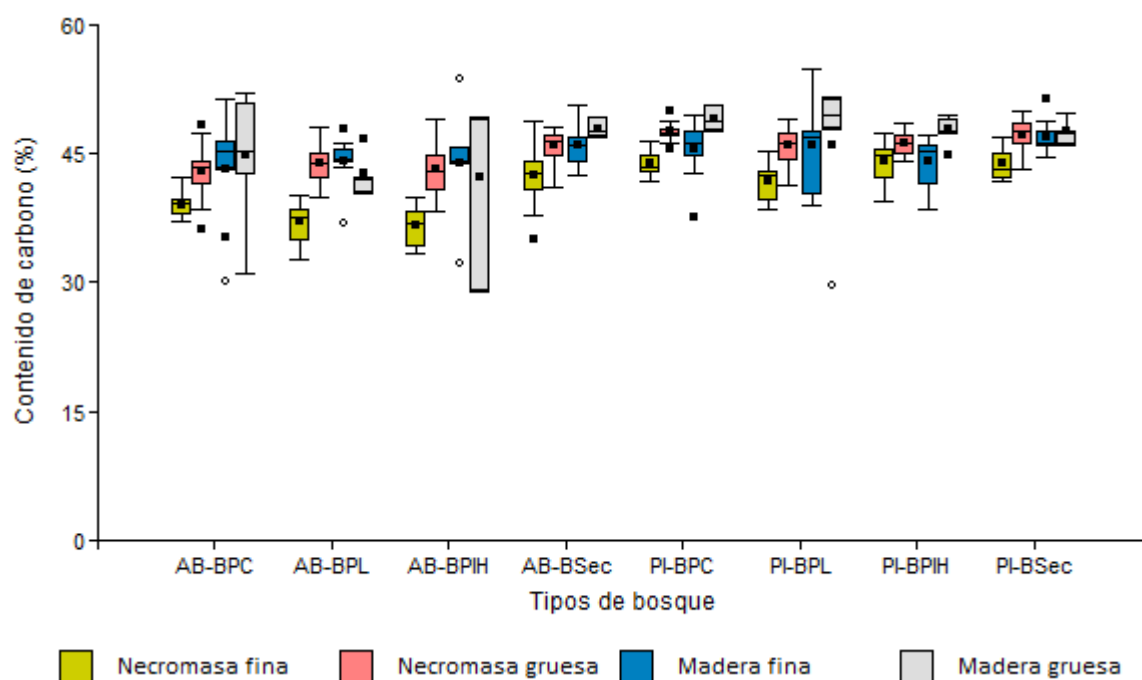


Figura 3.27. Proporción de la fracción de carbono (%) contenido en los componentes de la necromasa en las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

3.5.3 Contenido de carbono en la biomasa de los árboles muertos en pie

Los árboles muertos en pie, representan un grupo de biomasa muerta que muchas evaluaciones no contemplan en sus mediciones, este grupo por estar en pie, entendiendo esto como; el árbol muerto que por sus condiciones de estabilidad no ha caído al suelo, en la investigación se excluye, ya que por un lado se hacen las evaluaciones de la necromasa a nivel de suelo y por otro lado se realizan las mediciones de fustales y la regeneración natural de la biomasa viva. En muchos casos, estos árboles, no tienden a caer, si no que por su descomposición lenta, se van desprendiendo por partes y este proceso puede llegar a tardar muchos años. Es importante considerar que la presencia de los árboles muertos en pie, variará de acuerdo a la dinámica de la competencia, la estabilidad y madurez del bosque. Para los sitios evaluados (Cuadro 3.18), los bosques secundarios de ambos sitios (AB-BSec y PI-BSec) en conjunto con el bosque de ladera de Piro (PI-BPL) presentan los valores inferiores (entre 3,05 a 4,63 Mg/ha) y en los otros bosques sus valores varían entre 8,9 a 16,0 Mg/ha.

Cuadro 3.18. Contenido de carbono de los árboles muertos en pie (Mg/ha) registrados en las parcelas permanentes de una hectárea; para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio	Tipo de bosque	Contenido de carbono en la biomasa de los árboles muertos en pie (Mg/ha)					
		Biomasa subterránea	E.E.	Biomasa aérea	E.E.	Biomasa total	E.E.
Agua Buena	AB-BPC	1,41	0,70	9,79	5,60	11,20	6,29
	AB-BPL	1,58	0,62	11,05	4,72	12,63	5,34
	AB-BPIH	1,29	0,59	8,99	4,51	10,28	5,10
	AB-BSec	0,64	0,30	3,99	2,09	4,63	2,39
Piro	PI-BPC	1,16	0,45	7,75	3,43	8,90	3,88
	PI-BPL	0,46	0,14	2,59	0,91	3,05	1,05
	PI-BPIH	2,09	0,56	13,91	4,06	16,00	4,62
	PI-BSec	0,67	0,33	3,30	1,66	3,97	2,00

3.5.4 Contenido de carbono en la vegetación de la regeneración natural y los fustales

La diferencias en cuanto al aporte del carbono contenido en la regeneración natural entre las plántulas, brinzales y latizales es considerable (Cuadro 3.19 y Fig. 3.28). En especial para las plántulas (media = 0,038 Mg/ha) y brinzales (media = 0,55 Mg/ha), llega a ser poco significativo, no así para los latizales bajos y altos con una media de 4,13 y 6,13 Mg/ha respectivamente.

Cuadro 3.19. Contenido de carbono para la regeneración no establecida, plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos para cada una de las parcelas permanentes de una hectárea en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio	Tipo de bosque	Plántula		Brinzal		Latizal bajo		Latizal alto	
		Carbono (Mg/ha)		Carbono (Mg/ha)		Carbono (Mg/ha)		Carbono (Mg/ha)	
		Media	E.E.	Media	E.E.	Media	E.E.	Media	E.E.
Agua Buena	AB-BPC	0,026	0,005	0,331	0,067	5,045	0,653	7,075	1,124
	AB-BPL	0,034	0,010	0,180	0,059	4,395	0,474	8,782	1,287
	AB-BPIH	0,019	0,008	0,324	0,088	3,350	0,792	4,621	0,667
	AB-BSec	0,077	0,033	0,953	0,300	3,318	0,346	3,333	0,577
Piro	PI-BPC	0,034	0,009	0,224	0,069	2,471	0,320	4,403	0,922
	PI-BPL	0,020	0,004	0,191	0,050	3,685	0,453	4,955	0,554
	PI-BPIH	0,074	0,035	2,103	1,704	6,545	0,530	8,392	0,935
	PI-BSec	0,016	0,005	0,113	0,037	4,270	0,420	7,472	0,501
Media total		0,038	0,006	0,552	0,219	4,135	0,214	6,129	0,354

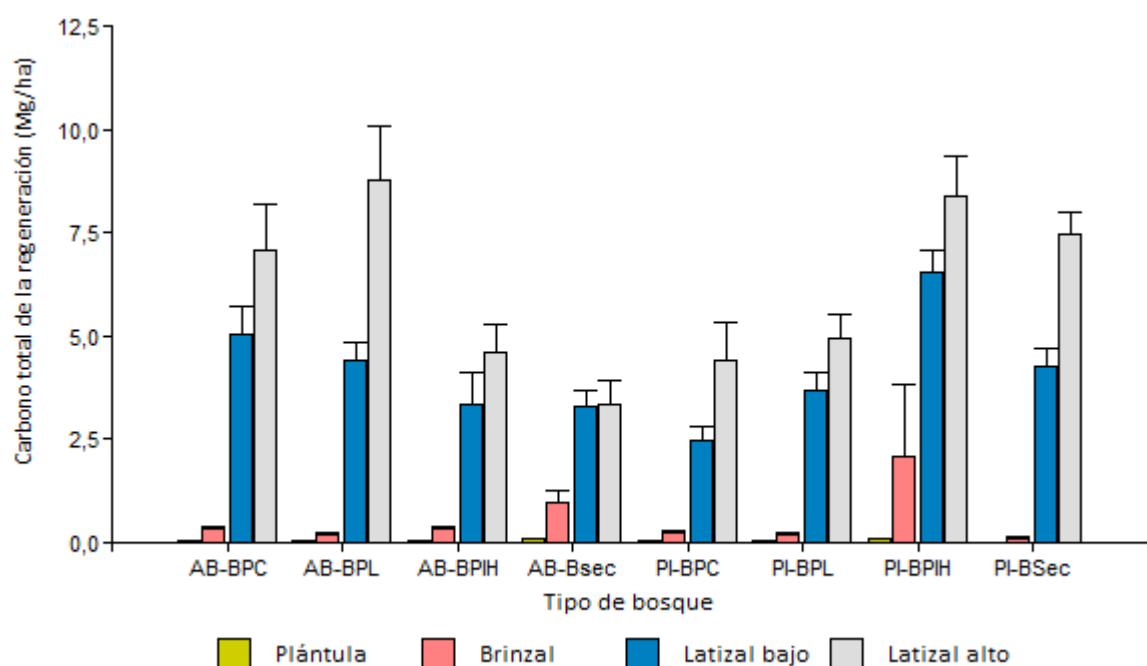


Figura 3.28. Diagrama de barras del contenido de carbono para la regeneración no establecida, plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos para cada una de las parcelas permanentes de una hectárea en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

En el cuadro 3.20, se presenta el aporte del carbono de los fustales (Individuos con $Dap \geq 10$ cm). En relación a los bosques del sitio de Agua Buena, estos tienen una media de carbono en la biomasa total de 205,2 Mg/ha y los de Piro de 172,8 Mg/ha. El carbono de la biomasa subterránea representa un 15% y el de la biomasa aérea un 85% del aporte total de carbono que tiene estos bosques. Los bosques primarios contiene una media de 204,2 Mg/ha y los bosques secundarios de 143,6 Mg/ha.

Cuadro 3.20. Contenido de carbono para la biomasa de los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en parcelas permanentes de una hectárea para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Sitio	Tipo de bosque	Carbono de la biomasa subterránea (Mg/ha)		Carbono de la biomasa aérea (Mg/ha)		Carbono de la biomasa total (Mg/ha)	
		Media	E.E.	Media	E.E.	Media	E.E.
Agua Buena	AB-BPC	34,59	2,39	235,21	19,55	269,81	21,93
	AB-BPL	31,85	2,16	222,44	19,02	254,30	21,16
	AB-BPIH	22,05	1,75	139,66	12,36	161,71	14,10
	AB-BSec	18,25	1,07	117,07	8,34	135,32	9,40
Piro	PI-BPC	21,90	1,27	142,30	9,86	164,20	11,12
	PI-BPL	23,92	2,04	159,70	17,23	183,62	19,24
	PI-BPIH	25,11	1,99	166,62	16,75	191,73	18,72
	PI-BSec	20,14	2,20	131,68	19,53	151,82	21,71
Media total		24,73	0,88	164,34	7,01	189,06	7,88

3.5.5 Dinámica del carbono para los sitios y bosques evaluados

El aporte del carbono que cada uno de los componentes de biomasa aérea y subterránea, árboles muertos en pie, necromasa y suelo, dependerá principalmente del volumen de peso que este componente representa en el ecosistema. El cuadro 3.21, muestra el contenido de carbono en términos de C Mg/ha y el cuadro 3.22 en la proporción en términos porcentuales. En relación a la biomasa aérea, son los árboles los que realizan el mayor aporte, de la misma manera representan hasta más del 50% del carbono orgánico, con valores que varía entre 233,1 Mg/ha (AB-BPC), hasta 116,4 Mg/ha (AB-BSec), siendo este el componente de mayor peso en aporte y fijación de carbono en el bosque. El otro componente que juega un rol importante en relación al contenido del carbono, es el suelo, estos llegan a contener entre el 22,9% (PI-BPL) hasta el 36,1% (PI-BPC) en los primeros 45 cm de profundidad, lo que equivale a 67,2 Mg/ha para el bosque primario de ladera de Piro (PI-BPL) y 109,9 Mg/ha en el bosque primario de cima de Piro (PI-BPC). Para los árboles muertos en pie, el aporte de estos variara entre el 0,8% al 4,8%, con los bosques, PI-BSec y Pi-BPIH. En cuanto a la biomasa subterránea, el componente que forman el cuerpo de raíces de los árboles, llegan a tener una aporte de carbono hasta del 8,4% en el bosque primario de influencia hídrica de Agua Buena (AB-BPIH) y en relación a su peso es el bosque primario de cima de Agua Buena (AB-BPC) el que contiene 34,1 Mg/ha. En relación a la necromasa, es la madera gruesa (> 30 cm) que contiene entre el 9,0% al 0,3% y con una alta variabilidad, con aportes que varían entre 13,9 Mg/ha en el bosque primario de influencia hídrica de Piro (PI-BPIH) y 0,8 Mg/ha en el bosque secundario de piro (PI-BSec).

En cuanto al aporte total de carbono para cada sitio de investigación los bosques de Agua Buena tiene una media de 324,8 Mg/ha y los bosques de Piro con 297,2 Mg/ha. Si se considera su grado de madurez, los bosques primarios tienen una media de 333,5 Mg/ha y los bosques secundarios de 243,5 Mg/ha.

Cuadro 3.21. Contribución a nivel de ecosistema en función del contenido de carbono para los componentes de biomasa aérea, biomasa subterránea, necromasa y suelo (Mg/ha) en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Tipo	Componente	Agua Buena, carbono Mg/ha				Piro, carbono Mg/ha			
		AB-BPC	AB-BPL	AB-BPIH	AB-BSec	PI-BPC	PI-BPL	PI-BPIH	PI-BSec
Biomasa aérea	Árbol	233,09	220,24	137,06	116,45	141,77	159,41	165,36	130,61
	Palma	0,63	1,45	0,89	0,27	0,18	0,29	0,17	1,04
	Bejuco	1,49	0,76	1,70	0,35	0,35	0,00	1,09	0,04
	Latizal alto	5,60	6,99	3,66	2,63	3,50	3,94	6,62	5,94
	Latizal bajo	3,75	3,28	2,54	2,47	1,83	2,74	4,85	3,20
	Brinzal	0,21	0,12	0,21	0,63	0,15	0,12	1,55	0,07
	Plántula	0,01	0,02	0,01	0,04	0,02	0,01	0,04	0,01
Biomasa subterránea	Árbol	34,14	31,36	21,50	18,11	21,78	23,86	24,88	19,94
	Palma	0,15	0,35	0,22	0,06	0,05	0,06	0,04	0,19
	Bejuco	0,30	0,15	0,32	0,07	0,07	0,00	0,20	0,01
	Latizal alto	1,48	1,79	0,96	0,70	0,90	1,02	1,77	1,53
	Latizal bajo	1,29	1,11	0,81	0,84	0,64	0,95	1,69	1,07
	Brinzal	0,12	0,06	0,11	0,33	0,08	0,07	0,55	0,04
	Plántula	0,01	0,01	0,01	0,04	0,02	0,01	0,03	0,01
Árbol muerto pie (aérea)		9,79	11,05	8,99	3,99	7,75	2,59	13,91	1,71
Árbol muerto pie (subte.)		1,41	1,58	1,29	0,64	1,15	0,46	2,09	0,34
Necromasa	Madera gruesa	26,79	5,17	4,38	1,39	8,75	26,56	4,52	0,84
	Madera fina	2,24	1,81	1,07	0,97	2,94	2,47	1,02	0,38
	Necromasa gruesa	1,74	1,07	0,82	0,66	1,63	0,67	1,08	0,76
	Necromasa fina	0,75	0,65	0,49	0,52	1,17	1,04	0,85	0,96
Suelo	0 - 15 cm	36,45	43,92	28,06	32,46	44,26	29,35	42,32	40,49
	15 - 30 cm	31,01	31,72	25,54	23,15	36,53	21,46	31,45	29,30
	39 - 45 cm	26,40	33,98	15,70	18,45	29,15	16,40	22,98	23,36
Total		418,87	398,64	256,37	225,23	304,66	293,47	329,06	261,83
Media por sitio		324,78				297,25			

Cuadro 3.22. Proporción de aporte del contenido de carbono (%) de los componentes de biomasa aérea, biomasa subterránea, necromasa y suelo (Mg/ha) en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Tipo	Componente	Agua Buena, carbono %				Piro, carbono %				Media %
		AB-BPC	AB-BPL	AB-BPIH	AB-BSec	PI-BPC	PI-BPL	PI-BPIH	PI-BSec	
Biomasa aérea	Árbol	55,6	55,2	53,5	51,7	46,5	54,3	50,3	49,9	52,13
	Palma	0,2	0,4	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1	0,4	0,20
	Bejuco	0,4	0,2	0,7	0,2	0,1	0,0	0,3	0,0	0,23
	Latizal alto	1,3	1,8	1,4	1,2	1,2	1,3	2,0	2,3	1,56
	Latizal bajo	0,9	0,8	1,0	1,1	0,6	0,9	1,5	1,2	1,00
	Brinzal	0,05	0,03	0,08	0,28	0,05	0,04	0,47	0,03	0,13
	Plántula	0,003	0,005	0,004	0,019	0,006	0,004	0,012	0,003	0,01
Biomasa subterránea	Árbol	8,2	7,9	8,4	8,0	7,1	8,1	7,6	7,6	7,86
	Palma	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,05
	Bejuco	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,04
	Latizal alto	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,5	0,6	0,41
	Latizal bajo	0,3	0,3	0,3	0,4	0,2	0,3	0,5	0,4	0,34
	Brinzal	0,03	0,02	0,04	0,14	0,03	0,02	0,17	0,02	0,06
	Plántula	0,003	0,004	0,003	0,016	0,005	0,003	0,011	0,003	0,01
Árbol muerto pie (aérea)		2,3	2,8	3,5	1,8	2,5	0,9	4,2	0,7	2,34
Árbol muerto pie (subte.)		0,3	0,4	0,5	0,3	0,4	0,2	0,6	0,1	0,35
Necromasa	Madera gruesa	6,4	1,3	1,7	0,6	2,9	9,0	1,4	0,3	2,95
	Madera fina	0,5	0,5	0,4	0,4	1,0	0,8	0,3	0,1	0,51
	Necromasa gruesa	0,4	0,3	0,3	0,3	0,5	0,2	0,3	0,3	0,33
	Necromasa fina	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	0,4	0,3	0,4	0,27
Suelo	0 - 15 cm	8,7	11,0	10,9	14,4	14,5	10,0	12,9	15,5	12,24
	15 - 30 cm	7,4	8,0	10,0	10,3	12,0	7,3	9,6	11,2	9,46
	39 - 45 cm	6,3	8,5	6,1	8,2	9,6	5,6	7,0	8,9	7,53

En la figura 3.29, se expresa el rol del carbono para cada uno de los componentes evaluados, vistos como la representación del perfil de cada uno de los bosques; considerando el suelo, continuando con la biomasa subterránea de las raíces, siguiendo con la necromasa sobre el suelo y culminando con la biomasa aérea del vuelo. En este perfil, se evidencia claramente que la biomasa aérea contenida en los árboles; llega a ser el componente que mayor aporte de carbono representa, del mismo modo la biomasa de la raíces de estos árboles, contiene un aporte que llega a superar otros componentes evaluados. Otro componente fundamental a considerar en el ciclo del carbono, será, el carbono orgánico del suelo.

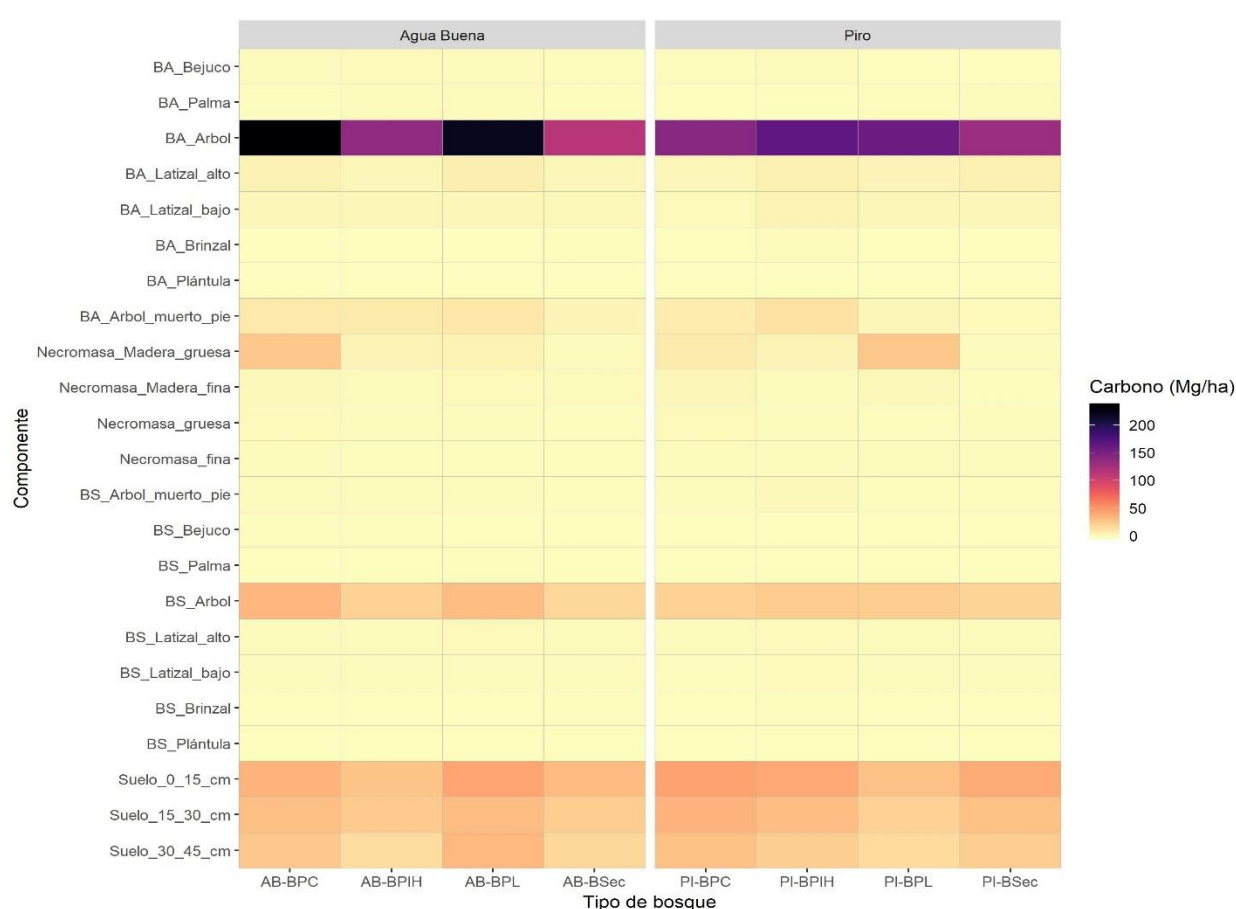


Figura 3.29. Distribución del aporte del contenido de carbono (Mg/ha) expresado en forma del perfil vertical (desde el suelo, hasta el vuelo), de los componentes de suelo, necromasa y biomasa aérea y subterránea (Fustales, latizales, brinzales y plántulas) en los diferentes tipos de bosque en Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

En consideración al aporte del carbono de las familias botánicas reportadas en el estudio (Fig. 3.30), las familias que tienen representación en todas las parcelas y con la mayor proporción de

carbono en su biomasa, ordenadas estas por orden de mayor a menor son: Moraceae (29 especies, 617 individuos y 210,0 Mg/Carbono), Fabaceae (38 especies, 265 individuos y 199,90 Mg/Carbono), Sapotaceae (16 especies, 139 individuos y 92,6 Mg/Carbono), Anacardiaceae (5 especies, 174 individuos y 89,6 Mg/Carbono), Myristicaceae (6 especies, 445 individuos y 85,5 Mg/Carbono) y Caryocaraceae (1 especie, 21 individuos y 74,5 Mg/Carbono), es de resaltar esta última familia; que solo está representada por una especie con 21 individuos y que por los tamaños que desarrollan estos árboles llegan a acumular una considerable proporción de biomasa. Igualmente hay familias como: Vochysiaceae, Humiricaceae y Calophyllaceae, que tiene representación solo en algunas de las parcelas evaluadas y estas llegan a ser importantes desde el punto de vista de fijación de carbono en su biomasa.

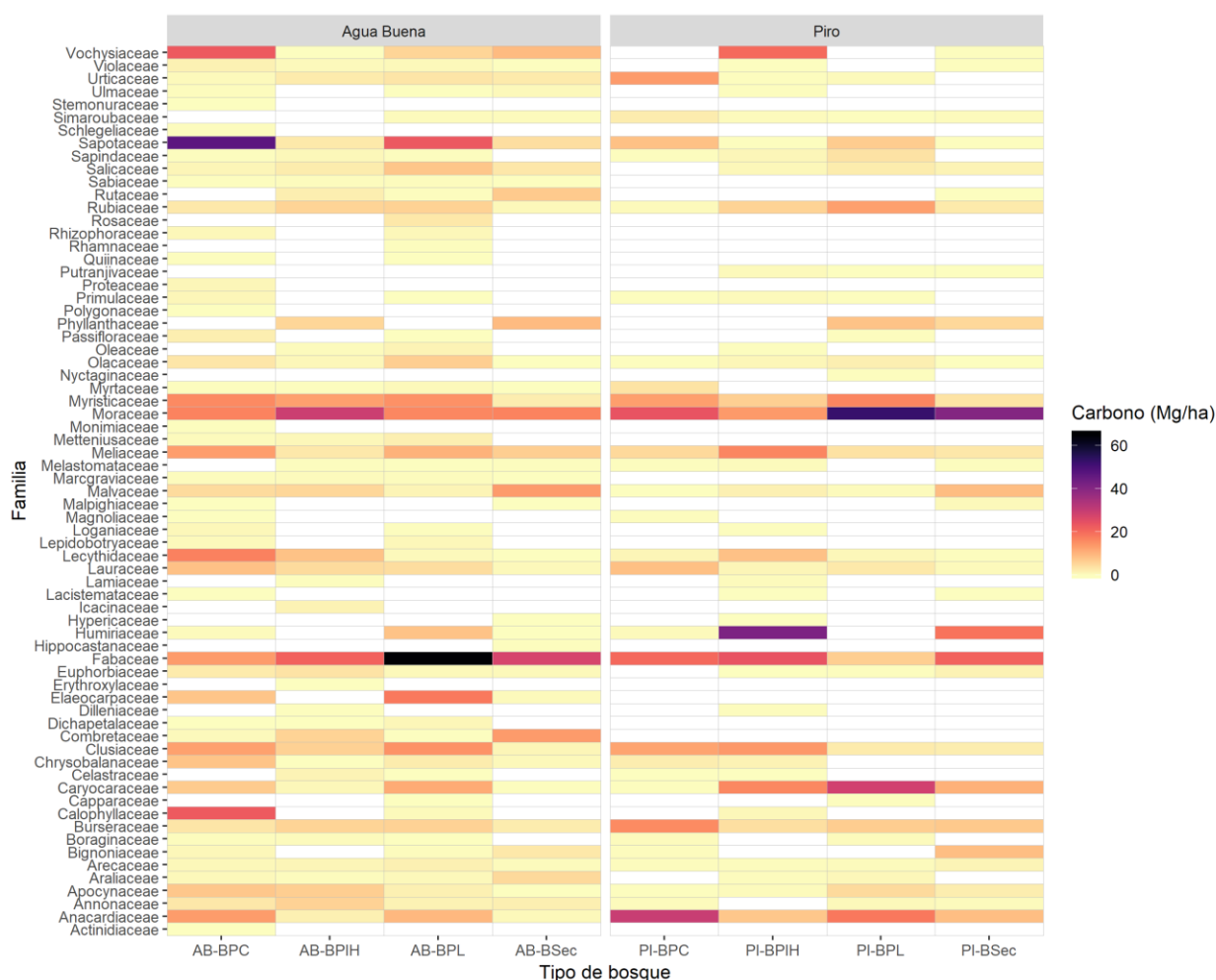


Figura 3.30. Distribución del contenido de carbono (Mg/ha) en la biomasa aérea y subterránea para las familias botánicas de los individuos con $Dap \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos, para los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Aguan Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

La figura 3.31, muestra el carbono contenido en la biomasa total (aérea y subterránea) de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos por clase diamétrica, aquí se aprecia que entre las clases de 50 a 100 centímetros de D_{ap} , se acumula una proporción considerable de carbono, siendo estas clases las que contiene una baja cantidad de individuos; pero por el tamaño; estos llegan a jugar un rol importante en la fijación de carbono en los ecosistemas de los bosques en la Península de Osa. En los bosques de Agua Buena de cima y ladera, (AB-BPC y AB-BPL), los árboles de mayor tamaño no solo en diámetro, sino que también en altura; llegan a hacer un mayor aporte del carbono en el ecosistema.

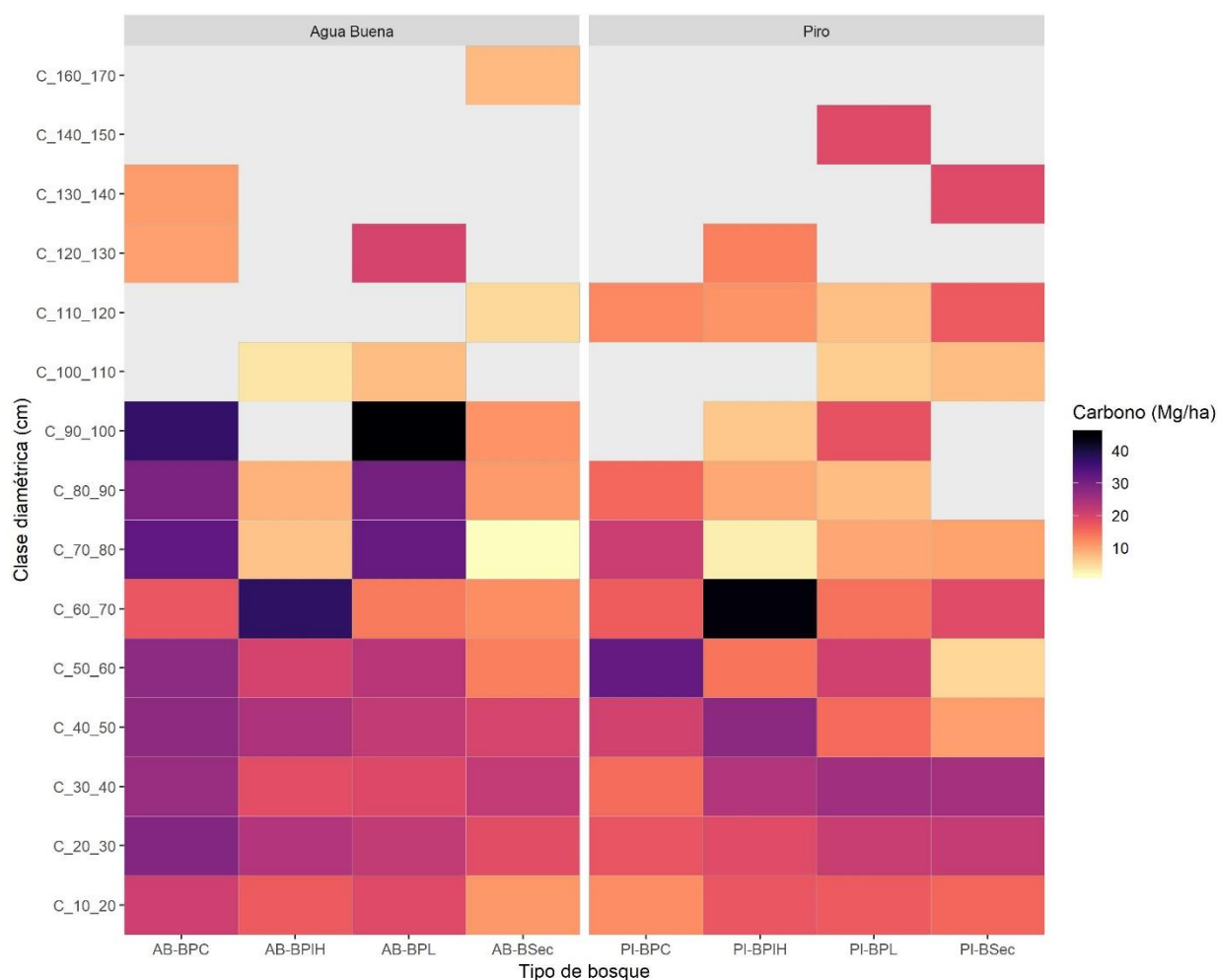


Figura 3.31. Distribución del contenido de carbono (Mg/ha) en la biomasa aérea y subterránea por clase diamétrica considerando los individuos con $D_{ap} \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos, para los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Aguan Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

Al analizar la distribución de carbono en función del perfil vertical en cuanto a los pisos que conforman un bosque (Fig. 3.32) y considerando solo el carbono contenido en la Biomasa aérea de los individuos con $D_{ap} \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos, se denota que entre el piso medio y

el piso superior (de los 15 a 45 m), se encuentra la mayor proporción de carbono de la biomasa aérea, entre estos dos pisos se encuentra hasta el 80% del carbono de la biomasa aérea. En el piso superior (30 – 45 m) de los bosques primarios de cima y ladera de Agua Buena (AB-BPC y AB-BPL), se acumulan hasta más de 100 Mg/ha de carbono, pero en términos de abundancia, aquí solo está el 7,5% de los individuos, esto refleja que aquellos individuos que logran posicionarse en un espacio no solo en el suelo, sino que también en el vuelo, estos llegan a acumular altas proporciones de biomasa.

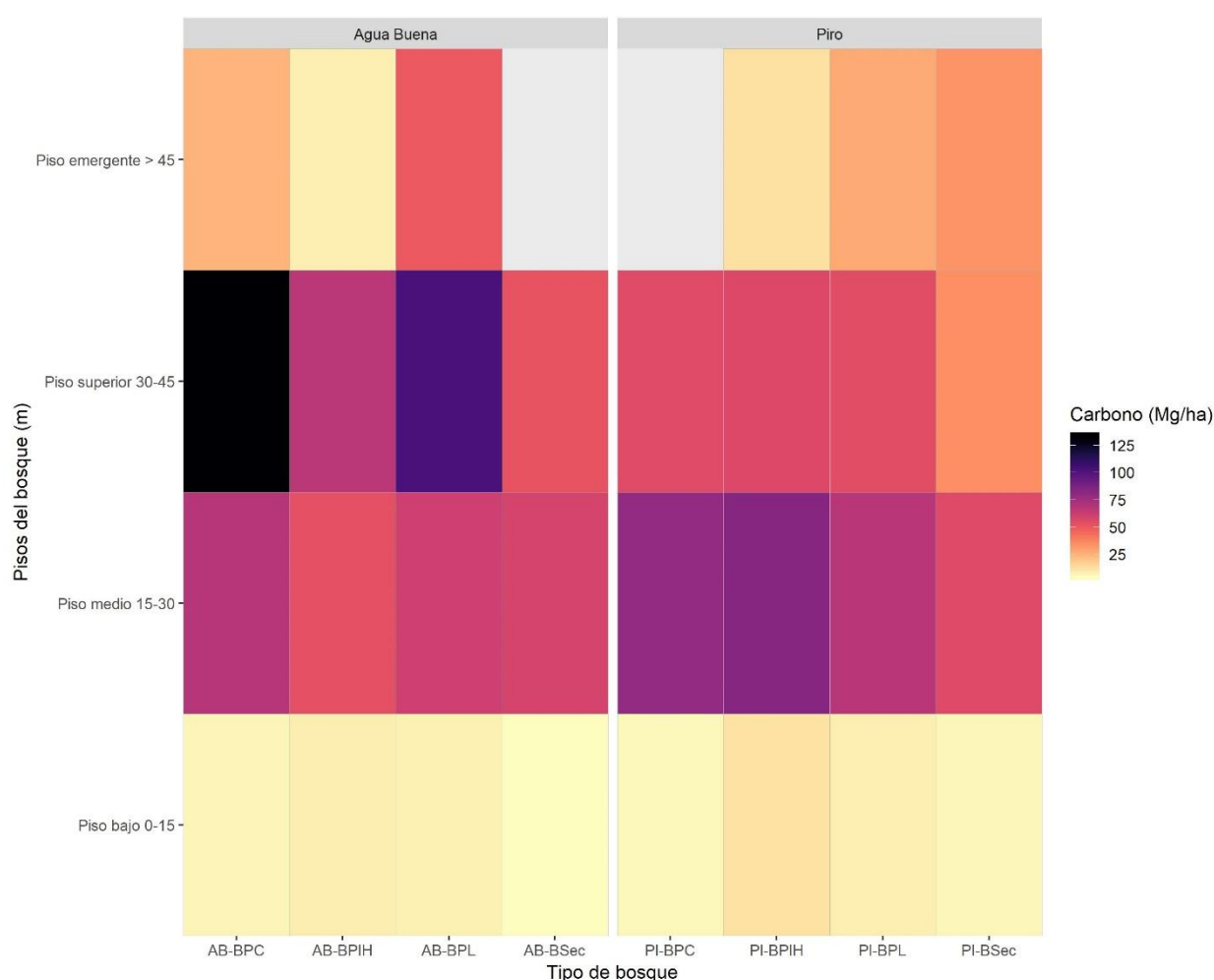


Figura 3.32. Distribución del contenido de carbono (Mg/ha) en la biomasa aérea para los pisos que conforman el perfil vertical del bosque, considerado los individuos con $Dap \geq 10$ de árboles, palmas y bejucos, para los diferentes tipos de bosques evaluados en los sitios de Agua Buena y Piro, Península de Osa, Costa Rica.

4 DISCUSIÓN

4.1 Biodiversidad

Los bosques tropicales se caracterizan por una extraordinaria riqueza de especies, son muchos los autores que han tratado de explicar las principales razones por lo que los bosques tropicales (Asia, África y América Tropical) llegan a acumular tantas especies por unidad de área (Croat, 1978; Dodson y Gentry, 1978; Janzen y Liesner, 1980; Kartawinata *et al.*, 1981; Gentry, 1982; Proctor *et al.*, 1983; Whitmore, 1984; Dodson *et al.*, 1985; Gentry, 1988; Lamprecht, 1990; Gentry, 1990; Hartshorn, 2002 y Asquith, 2002) y los bosques neotropicales de tierras bajas se encuentran entre las más ricas en el mundo (Gentry, 1988; Balslev *et al.*, 1998). Gentry (1988) expone que las comunidades de especies en el Neotrópico están asociadas a la variación de cuatro gradientes: Precipitación, suelos, altitud y latitud y que la mayor riqueza se concentra en los grupos de plantas de herbáceas, epífitas y arbustos, extendiéndose fitogeográficamente desde la parte baja de la cordillera de los Andes hasta el sur de América Central, siendo esta última, la región la Península de Osa. Entre las ocho formaciones forestales evaluadas en los sitios de investigación de Agua Buena de Rincón y Piro se reportaron 357 especies, 240 géneros y 72 familias para los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos. En un estudio sobre la diversidad de plantas en los bosques lluviosos de Golfo Dulce se menciona que en esta zona existen alrededor de 2700 plantas vasculares (Weissenhofer *et al.*, 2008). Weber *et al.*, (2001) reporta para esta misma región, 2369 especies de plantas vasculares, compuesta en 182 familias y 961 géneros, del mismo modo, Zamora *et al.*, (2004) menciona que en la zona de la Península de Osa se estima la presencia de más de 3000 especies. La Península de Osa representa para Costa Rica una de las zonas más diversas (Herrera-MacBryde *et al.*, 1997; Zamora *et al.*, 2004), por otro lado, se considera que la Península de Osa abarca alrededor del 2,5% de la diversidad mundial (MINAE – SINAC – CONAGEBIO – FONAFIFO, 2018). Esta región, ha llamado siempre mucho su atención por la alta diversidad de especies de plantas, en una revisión de la Flora de Golfo Dulce a Principios de 1950 (Allen, 1956); reportó; 1315 especies, 662 géneros y 134 familias, evidenciando el interés de los científicos por conocer y clasificar la riqueza florística de esta región. Desde el punto de vista de hábito, Quesada *et al.*, (1997) menciona que del total de plantas vasculares presentes en la región de Golfo Dulce, alrededor de 700 representan al grupo de árboles, siendo esta la mayor diversidad de especies de árboles conocidas de Centroamérica y representa un tercio de todas las especies de árboles reportadas en Costa Rica. Para nuestro

estudio 341 especies son árboles, representando el 48,7% de este grupo del total posible para la región de Golfo Dulce. Gentry (1992), plantea que una de las limitaciones en los inventarios florísticos es contar con una claridad en la determinación taxonómica, ya que existen grupos de especies que requieren contar con información detallada de frutos y flores para tener una claridad en su taxonomía, asimismo expresa que los árboles por sus condiciones de altura, la colecta de sus muestras representa una eminente limitación y que familias botánicas como: Lecythidaceae, Sapotaceae y Lauraceae presentan especies que son muy difíciles de identificar, ya que su similitud las lleva a confundir o muchas veces a agrupar en algún complejo con características muy similares. Para este estudio un grupo de especies (30) fueron catalogadas como morfoespecies; todas ellas correspondiendo al grupo de árboles, de las cuales 3 quedaron a nivel de familia y 27 a nivel de género. Se logró una identificación taxonómica a nivel de especie del 91,6% de los individuos, por encima de la media de identificación en estudios de composición forestal en ecosistemas tropicales (ter Steege *et al.*, 2013).

Entre las cuatro formaciones forestales analizadas para cada sitio, Agua Buena de Rincón presenta una mayor diversidad, con 296 especies, 214 géneros y 68 familias, Thomsen (1997) reporta 291 especies para individuos con $Dap \geq 10$ cm en un estudio con datos de cuatro parcelas de muestreo de una hectárea establecidas en forma continua con una proyección de 200 x 200 m y que presentaba un gradiente de altitud de los 113 a los 390 m.s.n.m.; esto realizado en formaciones forestales de zonas cercanas a Agua Buena de Rincón. Para las cuatro formaciones forestales en el sitio de Piro, se reportan 166 especies, 144 géneros y 51 familias, riqueza mucho menor que la presentada en Agua Buena de Rincón, a diferencia de este sitio, Piro presenta una estacionalidad de tres meses secos (Ortiz, 2008), factor determinante y que tiene mucha influencia en la riqueza de los trópicos (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2016). Gentry (1982) hace énfasis que muchos sitios que presentan registros anuales en precipitación muy similares, los mismos muestran variaciones en su riqueza y que las razones que explican estas variaciones se debe a la estacionalidad, ya que la presencia de los meses secos tiene una alta correlación con la expresión florística de una región, otro estudio realizado en las zonas Neotropicales, donde utilizan información de 531 unidades de muestreo con tamaños entre 0,1 a 5 ha; distribuidas desde la parte norte del Perú hasta el sur de México, correlacionan el máximo déficit climatológico de agua (CDW) utilizado por Chave (2014) con la diversidad, aquí se demuestra la influencia de los gradientes de precipitación sobre la diversidad y composición de familias, géneros y especies, ya que la diversidad es mucho mayor donde existe una mayor disposición de

humedad, adicionalmente los análisis indican que la diversidad decrece hacia sitios con bosques más estacionales (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2016). La particularidad de nuestra investigación se enfoca en que las unidades de muestreo se ubiquen en diferentes formaciones vegetales (*Bosque primario de cima, bosque primario de ladera, bosque primario con influencia hídrica y bosque secundario*), esto con el fin de abarcar la mayor representatividad florística y obtener un acercamiento a la riqueza de especies con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos y que ocurren a nivel local en la zona de investigación. Gentry (1982), explica que la riqueza de especies muestra una correlación positiva con la precipitación anual absoluta, pero que la duración y estacionalidad del periodo seco, es determinante; de tal manera que la riqueza es proporcional al incremento de la precipitación anual y la misma decrece con el incremento en latitud y altitud; además menciona que los nutrientes presentes en el suelo llegan a tener un menor efecto en la diversidad. Por otro lado, en un estudio realizado en la Amazonía Brasileña, donde se evalúa la influencia de los suelos y la topografía sobre la diversidad de árboles, se encuentra que a nivel local existen factores edáficos correlacionados con la riqueza de especies, pero que no existe un patrón general de respuesta que explique los cambios de la diversidad a nivel de paisaje basado en factores de suelo, ya que las respuestas están restringidas a las condiciones propias del sitio (Laurence *et al.*, 2010). De esta manera se recomienda que para explicar la composición y los cambios de la diversidad a nivel local, los muestreos florísticos deben tener representatividad de las formaciones vegetales del área de investigación en estudio.

El número de especies por unidad de muestreo de una hectárea para el sitio de Agua Buena, varía entre 109 a 162 y para Piro entre 70 a 80, estas variaciones entre los dos sitios de investigación estarán explicadas principalmente por la estacionalidad de Piro que presenta tres meses secos, con menos de 100 mm de precipitación. En cuanto a riqueza, para bosques de la Amazonía, Laurence *et al.*, (2010) reporta entre 225 a 310 especies para unidades de una hectárea y con un promedio de 56 % de especies raras, que son aquellas que presentan solo un individuo. Otro estudio realizado por Ferreira y Prance (1998) con cuatro unidades de muestreo de una hectárea cada una, en la parte central de la Amazonía, reportó una riqueza que varió entre 137 a 168 especies por unidad de muestreo, particularmente el área de investigación presenta una temperatura muy similar a nuestros sitios de estudio, pero su precipitación anual es casi la mitad (2300 mm/añual) de lo que se describe en nuestra investigación. Pitman (2001) para un estudio sobre la dominancia y distribución de especies en la Amazonía, entre Perú y Ecuador, reportó un total de 547 especies, 146 morfoespecies, 269 géneros y 67 familias para los bosques de Perú

para un promedio de 164 especies/ha con un rango entre 126 a 217, en el caso de Ecuador, se reportó, 651 especies, 366 morfoespecies, 303 géneros y 72 familias para los bosques evaluados, de total de especies entre ambos sitios, la diversidad alfa(α) fue de 274 especies. En cuanto al número de especies raras, considerando en este análisis, solo aquellas que tienen un individuo (*singlentions*), para Agua Buena de Rincón se reportan 115 (36,8%) y para Piro 59 (32,2%), es muy común en los bosques tropicales encontrar especies de una reducida densidad y que las mismas se llegan a detectar más en función del esfuerzo de muestreo que apliquen en el estudio. Pitman (2001) en un estudio para el grupo de individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm para bosques tropicales en Ecuador reportó 274 (27%) especies raras (*singlentions*) y en Perú 176 (25%), estos sitios estudiados son incluidos dentro de los más diversos en el Neotrópico. Generalmente estudios de diversidad de árboles en los bosques tropicales han demostrado que una parte sustancial de especies detectadas son raras y estas están escasamente representadas, asimismo se evidencia que las diferencias entre el intercambio de especies entre sitios (Diversidad β), este recae sobre este grupo de especies (Hubbell y Foster 1983; Gentry 1988). El análisis de similitud (Diversidad α) (*Acápite 3.1.5*) entre las formaciones forestales evaluadas para cada sitio, se obtiene que entre Agua Buena y Piro se comparten 108 (Jaccard ($q=0$) al 27%) de las 387 especies detectadas. En cuanto a las especies reportadas para cada sitio (Diversidad β), 204 especies (65,4% para el sitio) con 1022 individuos son exclusivas de Agua Buena de Rincón y 75 especies (41% para el sitio) con 229 individuos son exclusivas del sitio Piro. Al analizar la similitud entre todas las formaciones forestales por sitio, se obtuvo que existe una mayor similitud entre las formaciones forestales de Piro que las formaciones forestales de Agua Buena de Rincón, pero para Piro, estas especies compartidas contiene una menor proporción de individuos. De acuerdo al análisis realizado a través del índice exponencial de Shannon e índice inverso de Simpson (*Acápite 3.1.3*) nos permite obtener que las formaciones forestales de Agua Buena de Rincón presentan un mayor número equivalente de especies en relación a las formaciones forestales de Piro, lo que sustenta las variaciones en diversidad que existen entre los sitios de investigación, ya que Agua Buena de Rincón tiene un 57,8% más de especies equivalentes que Piro.

Las curvas de acumulación de especies del sitio de Agua Buena de Rincón (Fig. 3.3), expresan que la riqueza esperada de acuerdo al estimador de Chao (Chao, 1984) para este sitio es de 460 especies, este estimador se enfoca en los conteos con baja frecuencia, como aquellas especies con uno y con dos individuos (Chao y Chiu, 2012; Chao y Chiu, 2016a, 2016b), este sitio muestra que existen 115 (36,9%) especies que contienen un solo individuo y 43 con dos (13,7%), lo que

refleja el grado de especies con una baja densidad presente (fig. 3.1.). En cuanto a la riqueza esperada para Piro, el estimador ACE expresa un valor de 251 especies, ACE tiene la particularidad de separar el grupo de especies raras y abundantes, donde utiliza el grupo de especies raras para registrar las especies no detectadas (Chao y Lee, 1992; Chao, *et al* 1993), para este caso el valor de especies raras utilizado en la estimación son todas aquellas especies que tienen 10 o menos individuos registrados y se reportan 137 especies (74,9%) con esta característica, además existen 59 (32,2%) especies que solo presentan un individuo. En general para ambos sitios de investigación la riqueza observada está por debajo de la riqueza esperada, solo el índice Bootstrap muestra valores muy cercanos a los valores observados, este estimador tiene la particularidad de que toma en cuenta la proporción de unidades de muestreo que reporta la especie (Gotelli y Colwell, 2001). De acuerdo al análisis de diversidad expresado en el Cuadro 3.2, se obtiene una buena cobertura de datos, con valores que varían entre 0,87 a 0,95 para las formaciones forestales evaluadas en Agua Buena de Rincón y Piro, de acuerdo a Chao y Jost (2012), un buen análisis de rarefacción debe partir de información que exprese una buena cobertura de datos, esto permitirá obtener modelos más eficientes en la descripción y predicción de la diversidad. De esta manera, partiendo de una buena representatividad de la información el análisis de rarefacción (Figura, 3.9 y 3.10) utilizando los números de Hill en el orden 0, este expresa que no se logra llegar a un equilibrio en la asíntota que permita predecir la riqueza esperada y en nuestro caso se utiliza una extrapolación a doble de la abundancia de los individuos presentes; esto para las formaciones forestales evaluadas en cada sitio de investigación; lo que refleja que existirán especies entre las formaciones vegetales que son muy difíciles de detectar, esto debido especialmente por la cantidad de especies presentes y que son consideradas como especies raras. Con el orden 1; se puede interpretar del mismo modo que existen un grupo de especies raras que no son detectadas, ya que igualmente que el orden 0, no se logra tener un equilibrio en la asíntota que permita interpretar que se han registrado la mayor riqueza de especies raras presente en el sitio de estudio. En cuanto al orden 2, este está asociado a las especies abundantes y a diferencia del orden 0 y 1, este orden logra equilibrar su asíntota con alrededor de 300 individuos para todas las formaciones vegetales evaluadas en los sitios Agua Buena de Rincón y Piro, lo que permite interpretar que se han registrado y detectado las especies más abundantes en ambos sitios de investigación.

El sitio de Agua Buena de Rincón (Cuadro, 3.1) expresa un comportamiento de su composición florística muy relacionada a la fisiogeografía del terreno y a la posición geográfica de las unidades

de muestreo, ya que la riqueza disminuye en función del gradiente de la altitud, donde el Bosque primario de cima (AB-BPC) expresa la mayor riqueza (162 especies) y esta se encuentra a 410 metros de altitud a diferencia del bosque primario de influencia hídrica (AB-BPIH) con 124 especies con una altitud de 116 metros, este comportamiento es contrario a los manifestado por Gentry (1988), donde expresa que con el aumento de la altitud, disminuye la riqueza, del mismo modo este mismo autor manifiesta que por debajo de los 500 metros de altitud; no existe un efecto claro en cuanto a los cambios de la diversidad por efecto del gradiente altitudinal (Gentry, 1985). Asimismo, estos fenómenos son muy frecuentes entre los análisis de la flora a nivel local, más interno en sitios de investigación, donde la composición es típicamente dependiente de la escala espacial como expresión de aspectos locales de topografía, red hídrica, pendiente, suelo, entre algunos factores (Greig-Smith, 1983; de Cáceres *et al.*, 2012; Legendre *et al.*, 2009). En el caso de Piro, el bosque primario con influencia hídrica (PI-BPIH) presenta la mayor riqueza (83 especies), dado que Piro presenta una estacionalidad de 3 meses secos, la riqueza estará condicionada a aquellos áreas que logran mantener una mayor disposición de agua y esta unidad de muestreo tiene esta particularidad por la presencia de la quebrada a su costado, lo cual le permite mantener una mayor húmeda durante todo el periodo del año, aspecto reportado para otros estudios (Ter Steege *et al.*, 2003; Esquivel-Muelbert *et al.*, 2016). El análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) (*Acápita* 3.1.6) muestra una separación espacial entre las formaciones forestales evaluadas en los sitios de Agua Buena y Piro, de acuerdo a lo expuesto por Gentry (1998), ter Steege (2003) y Esquivel-Muelbert *et al.*, (2016), la humedad, la disponibilidad de agua del suelo y la estacionalidad se correlacionan con la diversidad y pueden explicar las diferencias entre sitios, tanto Agua Buena como Piro, presentan una precipitación muy similar, pero para Piro se presenta una estacionalidad con tres meses secos (Ortiz, 2008). Otro aspecto relevante que explica la diferenciación de estos sitios, es la relación entre la evapotranspiración con la precipitación, ya que Agua Buena de Rincón está entre un rango de 0,83 a 1,0 y Piro entre 0,5 a 0,83, lo que le da un carácter de mayor humedad a los sitios de Agua Buena (Herrera, 1986). En cuanto a la ubicación de las parcelas para cada sitio, se aprecia que existe una gradiente en cuanto a la ubicación de las parcelas en su ejes, ya que entre menos sea la diferencias del gradiente de altitud de las parcelas, más cercanas entre los ejes se ubicaran, Laurance (2010) expresa que muchas veces las diferenciaciones locales se deben a rasgos edáficos que influyen en la riqueza, abundancia y productividad y que factores edáficos como suelos y topografía explican una parte de la variabilidad y composición de especies a nivel local.

Otro de los aspectos relevantes en ambos sitios de investigación es que un grupo reducido de especies (alrededor del 8%) llegan a concentrar hasta el 50 % de la abundancia, siendo 25 especies para Agua Buena y 16 para Piro, esto demuestra que a pesar de que son sitios muy diversos, la expresión florística y su relación de abundancia se concentra en unas pocas especies, por este comportamiento y sumando a su amplitud en cuanto a la distribución geográfica, muchas de estas especies son consideradas como especies oligárquicas (Pitman, *et al.*, 2001; ter Steege *et al.*, 2013; Morera, *et al.*, 2019). Lo anterior se respalda con lo expresado en el cuadro 3.2, donde las especies dominantes varían para cada formación forestal evaluada entre 6 y 14, particularmente las formaciones forestales evaluadas en Agua Buena de Rincón presentan una mayor riqueza, pero presentan menor número de especies dominantes. McGill *et al.*, (2007) y Pos *et al.*, (2019), hacen aproximaciones de las teorías que pueden explicar el comportamiento de las especies dominantes a nivel local y regional, de acuerdo a sus consideraciones, condiciones geográficas y ambientales muestran un efecto sobre la segregación de la composición de una comunidad y explican que las limitaciones en cuanto a la dispersión restringe el supuesto de equivalencia ecológica para comunidades, por lo que muchas de las especies dominantes no están restringidas a un solo tipo de bosque y que su expresión muchas veces están asociadas a factores bióticos y abióticos a nivel local que las favorecen para tener una amplia distribución.

El índice de Valor de Importancia (I.V.I.) es un coeficiente usado para determinar el peso ecológico de una especie (Acápite 4.1.6), el mismo ha sido utilizado ampliamente para comparar el peso ecológico de las especies dentro de una formación forestal correspondiente (Curtis y McIntosh, 1950; Lamprecht, 1964). Finol (1975) indica que en estudios fitosociológicos que contemplen el análisis del IVI, estos dan suficiente información sobre el dinamismo y tendencias de las especies. Para las formaciones forestales evaluadas en Agua Buena de Rincón las primeras 10 especies contienen alrededor del 30% del I.V.I.; compuesto por 29 especies (9,3%). Para el sitio de Piro las primeras 10 especies llegan a contener hasta el 50% del I.V.I.; compuesto por 29 especies (15,8%). Para ambos sitios, son 50 especies (12,9%) que aparecen entre las primeras 10 que contienen el mayor peso ecológico. Al analizar las especies que se reportan con los primeros 10 mayores valores del índice de valor de importancia (I.V.I.) para las formaciones forestales, evaluados en Agua Buena y Piro, encontramos que *Symphonia globulifera* y *Tapirira guianensis*, aparecen en cinco bosques entre las primeras 10 especies con mayor I.V.I., *Otoba novogranatensis* en cuatro, *Brosimum lactescens*, *Carapa nicaraguensis*, *Castilla tunu*, *Componeura excelsa*, *Iriartea deltoidea* y *Tetragastris panamensis* se reportan en 3, *Chimarrhis*

parviflora, *Hieronyma alchorneoides*, *Poulsenia armata*, *Pourouma bicolor*, *Tetrathylacium macrophyllum*, *Virola sebifera* y *Vochysia megalophylla* en dos formaciones forestales y las restantes 34 especies solo aparecen una vez en el ranking de la 10 especies con mayor I.V.I.. De todas las especies; solo *Iriartea deltoidea* es una palma y la misma solo está registrada para el sitio Agua Buena de Rincón en las cuatro formaciones forestales con una densidad promedio de $51,2 \pm 7,9$ N/ha; con un rango que varía entre 28 N/ha en el bosque secundario y 83 N/ha en lo bosque primario de ladera, pero existe total ausencia de esta especie en las formaciones forestales evaluadas en Piro. La ausencia en Piro está probablemente asociada a la estacionalidad climática local con la presencia de tres meses secos, lo que muy probable restringe su presencia a sitios que logran mantener una mayor humedad en toda la época del año, especialmente se asocia esta especie con sitios inundables y con una mayor abundancia y dominancia en sitios con una mayor humedad durante todo el año (Condit *et al.*, 2000; Pitman *et al.*, 2001; Balslev *et al.*, 2017; Baez y Garate 2017). Pitman *et al.*, (2001) en un estudio para el grupo de individuos con $Dap \geq 10$ cm para bosques tropicales en Ecuador y Perú, reporta a *Iriartea deltoidea* como una de las especies más dominantes con una densidad de 45 ± 28 N/ha en Ecuador y de 49 ± 22 N/ha en Perú, si vemos las abundancia reportada para el sitio de Agua Buena de Rincón está un poco mayor que estos sitios, la particularidad es que los bosques evaluados en Perú presentan una estacionalidad entre tres a cuatro meses y una precipitación de 2300 mm/anuales y en Ecuador no se manifiesta estacionalidad climática con 3200 mm/anuales, lo cual representa que el comportamiento de esta palma en Piro con su total ausencia es muy atípico con lo que se encuentra en otros bosques muy húmedos Neotropicales. Esta especie de palma se reporta como una especie oligárquica y tiene una amplia distribución en los bosques neotropicales de zonas bajas (0 -1300 m.s.n.m) (Pitman *et al.*, 2001; Cordero *et al.*, 2003; Suatunce *et al.*, 2003; Valencia *et al.* 2004; Vormisto *et al.* 2004; Macia y Svenning, 2005; Paniagua-Zambrana, 2005; Silman *et al.*, 2005; Cabrera y Wallace, 2007; Barreto *et al.*, 2010; Balslev, *et al.*, 2017; Copete *et al.*, 2019 y Morera *et al.*, 2019). Por lo general; los estudios sobre palmas se han concentrado principalmente en la presencia y ausencia de estas, su relación con la cantidad de precipitación anual y el efecto de los gradientes altitudinales, dejando por un lado; el efecto de la estacionalidad climática sobre su distribución. En cuanto al rol de las familias botánicas en la composición florística, son muchos los estudios que reportan aspectos ecológicos relevantes sobre su comportamiento, en especial el rol de las familias botánicas y los factores que influyen en su distribución, entre las familias botánicas más importantes reportadas para los bosques neotropicales se encuentran: Annonaceae, Arecaceae, Chrysobalanaceae, Clusiaceae,

Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Lecythidaceae, Malvaceae, Moraceae, Myristicaceae, Rubiaceae, Salicaceae, Sapotaceae y Vochysiaceae, otro aspecto importante es que la mayoría de las especies se concentran en una pocas familias, asimismo una alta proporción de individuos se agrupan en un pequeño grupo de especies (Gentry, 1988; Gentry, 1995; Pitman *et al.*, 2001; Ter Steege *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2010; da Silva *et al.*, 2011; ter Steege *et al.*, 2013 y Morera *et al.*, 2019). Del total de familias registradas (72), 14 de estas familias abarcan 3178 individuos (75,2%) y las restantes 58 familias contienen 1051 individuos (24,8%), lo que refleja lo expresado por otros autores, donde un grupo reducido de familias botánicas concentran la mayoría de la abundancia (Gentry, 1988; Gentry, 1995; Pitman *et al.*, 2001; ter Steege *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2010; da Silva *et al.*, 2011; ter Steege *et al.*, 2013 y Morera *et al.*, 2019). Si asociamos los valores del I.V.I. como una expresión de la dominancia local y de paisaje, estos patrones de dominancia florística entre familias y especies concuerda con la reportada para muchas regiones de los bosques húmedos neotropicales, donde existe una alta dominancia local y regional de un grupo reducido de pocos taxones, esto asociado especialmente al comportamiento generalista de muchas de las especies que componen este grupo (Pitman *et al.*, 2001; Condit *et al.*, 2002; Valencia *et al.* 2004; ter Steege *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2010; da Silva *et al.*, 2011; ter Steege *et al.*, 2013 y Morera *et al.*, 2019). Para las formaciones forestales de Agua Buena de Rincón, el peso ecológico está asociado más equitativamente al comportamiento de las tres variables que lo componen (*Abundancia, dominancia y frecuencia*) siendo estas especies de porte mediano a pequeño y muchas de ellas se mantienen en el piso medio y bajo, entre los 0 a los 30 m de altura, las cinco especies más abundantes para este sitio en el orden de mayor a menor son: *Iriartea deltoidea* (205 N/ha), *Compsonera excelsa* (124 N/ha), *Otoba novogranatensis* (69 N/ha), *Tetrathylacium macrophyllum* (63 N/ha), y *Symphonia globulifera* (42 N/ha). En el caso de Piro, las especies con mayor peso ecológico presentan una mayor dominancia (área basal m²/ha) y las cinco especies con mayor abundancia son: *Castilla tunu* (129 N/ha), *Tapirira guianensis* (114 N/ha), *Virola sebifera* (88 N/ha), *Tetragastris panamensis* (71 N/ha) y *Symphonia globulifera* (63 N/ha), cuatro de ellas llegan a expresar diámetro considerables llegando hasta los 101 cm de Dap y en relación a su posición en el dosel, estas llegan hasta el piso superior (45 m altura). Particularmente solo *Symphonia globulifera* se encuentra entre las especies con mayor I.V.I en ambos sitios de investigación.

4.2 Estructura horizontal

De acuerdo al análisis de la estructura en los sitios de investigación (*Acápita* 3.2) se presenta que las formaciones forestales de Agua Buena de Rincón y Piro presentaron una curva de *J* invertida, donde la mayor cantidad de individuos se concentran en las clases inferiores. Para todas las parcelas de ambos sitios de investigación, se encontró que más del 75% de los individuos y entre el 23% al 30% del área basal se encuentran en las primeras dos clases diamétricas (10 a 30 cm Dap), esta es una característica de las masas de bosques tropicales y que ha sido registrado por muchos autores, donde muchos individuos son de tamaño y porte bajo y que se ubican en los primeros pisos que forman la estructura vertical del bosque y que no sobrepasan los 40 cm de Dap (Pompa *et al.*, 1988, Lamprecht, 1990; Gentry y Terborgh, 1990; Hubbel y Foster, 1990; Liebermann y Liebermann, 1996; Galeano, 2001 y Weissenhofer, 2005). Conforme a su hábito, el 92.6 % son árboles 6,1% palmas y el 1,3% son bejucos, los sitios de Agua Buena presentan una mayor proporción de palmas (9,7%) que Piro (2.1%), esto recae principalmente por la presencia de la palma *Iriarteia deltoidea* en Agua Buena y su ausencia en Piro, donde en las formaciones forestales de Agua Buena esta palma se comporta como especie oligárquica (Morera *et al.*, 2019). Las formaciones forestales de Agua Buena tienen una mayor capacidad de carga que las formaciones forestales de Piro, esto se refleja tanto desde el punto de vista de abundancia como de área basal, ya que en promedio Agua Buena tiene 10% más que Piro. Entre los factores que muchas veces logran explicar las diferencias estructurales a nivel local, se relacionan esta con la variabilidad fisiográfica y condiciones edáficas que son propias a nivel de sitio de cada unidad de muestreo, ya que la competencia y capacidad de carga estará ligada a la posibilidad del suelo de soportar un tamaño específico de población (Laurence *et al.*, 2010).

El comportamiento de la estructura de una población puede interpretarse como el patrón espacial de la misma, definiéndose el patrón espacial como la distribución de los individuos en el espacio y su capacidad de adaptación a las condiciones de sitio (Matteucci y Colma, 1992). La estructura refleja el grado de ordenación y se puede asociar con cualquier situación estable o evolutiva de una población o comunidad en la cual, aunque mínima pueda detectarse algún tipo de organización representable por un modelo matemático o una ley estadística de distribución (Rollet, 1980). En términos generales los bosques primarios presentan mayor abundancia y área basal que los bosques secundarios, esta tendencia es igualmente apoyada con los análisis de diversidad, aunque las diferencias son bajas y solo se expresa una clara diferencia entre el bosque

secundario de Agua Buena con los bosques primarios en cuanto a abundancia, particularmente estos bosques secundarios no tienen más de 60 de años de recuperación, por lo cual, demuestran una buena resiliencia, ya que en función de su estructura y diversidad, ambos bosques secundarios están muy cercano a lo expresado estructuralmente por los bosques primarios. Es importante mencionar que una de las ventajas que tienen estas áreas en recuperación (Bosques secundarios) en ambos sitios de investigación; es la salud de los paisajes de su entorno, ya que son áreas con buena conectividad, funcionan como corredores, lo que les permite una buena lluvia y trasiego de semillas que facilitan los procesos de recuperación. Por lo general la recuperación de la estructura de una área degradada en dirección hacia la estructura de un bosque maduro a través de los proceso de sucesión, llega a tardar entre los 70 a 190 años, dependiendo principalmente de aspectos como el grado de perturbación, conectividad con áreas más saludables y aspectos en cuando a la degradación y fertilidad del suelo (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974; Ewel, 1980; Saldarriaga *et al.*, 1988; Finegan, 1996; Turner, 2001 y DeWalt *et al.*, 2003). El modelo de dinámica sucesional de los bosques húmedos de tierras bajas muestran por lo general una clara disposición hacia la línea de la cronosecuencia de la sucesión con tendencia a converger en la estructura y composición de los bosques más antiguos, por lo que las etapas de madurez se comprenden como procesos de transición y reensamble de especies en busca de un equilibrio en la competencia hasta que este llegue a expresar las condiciones de composición y estructura de los bosques primarios (Ewel, 1980; Finegan, 1996; Connell y Green, 2000 y Capers *et al.*, 2005).

Los bosques de Agua Buena expresan un abundancia promedio $555 \pm 27,7$ N/ha y un área basal promedio de $34,42 \pm 2,1$ m²/ha y los de Piro de $502 \pm 26,9$ N/ha y $30,95 \pm 1,8$ m²/ha respectivamente, estos valores se encuentran dentro de los rangos reportados para bosques húmedos tropicales (Valle y Prance, 1998; Pitman, 2001; Weissenhofer *et al.*, 2008; Laurence *et al.*, 2010; da Silva *et al.*, 2011; Esquivel-Muelbert *et al.*, 2016 y Balslev, *et al.*, 2017), Para bosques primarios en Costa Rica para el grupo de individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm se registran entre 24 y 32 m²/ha (Hartshorn, 1983 y Finegan y Sabogal, 1988). En un estudio sobre la distribución espacial de árboles en la Amazonía, ter Steege (2003) reporto una relación entre la densidad de los individuos con la estacionalidad climática, donde las zonas más húmedas y con menor número de meses secos, presentaban una mayor densidad de árboles, este patrón también se expresa para nuestros sitios de investigación, ya que Piro presenta una estacionalidad de tres meses (Ortiz, 2008) e igualmente los bosques evaluados en este sitio, tienden a expresar menor

densidad y área basal que los bosques evaluados en Agua Buena de Rincón. Particularmente los bosques primarios de cima (AB-BPC) y ladera (AB-BPL) de Agua Buena expresan la mayor área basal ($41,60 \pm 2,2$ y $38,23 \pm 1,9$ m²/ha). Thomsen (1997) reporta para un estudio realizado en cuatro parcelas de muestreo de una hectárea en formaciones forestales de zonas cercanas a Agua Buena de Rincón una densidad entre los 528 a 598 individuos por hectárea con un área basal entre 32,51 a 39,53 m²/ha, y Weissenhofer (2005) en otro estudio elaborado en cuatro unidades de muestreo de una hectárea tomando en cuenta la variabilidad fisiográfica y realizado en el Parque Nacional de Piedras Blancas, el cual colinda con la Península de Osa, reporto una densidad promedio de 611 individuos por hectárea con un área basal promedio de 38,6 m²/ha, ambos estudios expresan valores muy similares a los obtenidos en el sitio de Agua Buena de Rincón, pero con alguna diferenciación a los obtenidos en los bosques evaluados en el sitio de Piro.

4.3 Dinámica de la vegetación.

La regeneración natural ocurre a escalas espaciales y temporales y es un indicador importante para los procesos de recuperación y respuesta a eventos endógenos y exógenos y en cuanto a cambios por la mortalidad natural y regulación de la población por competencia o eventos antropogénicos y estocásticos que favorecen la regeneración y el reensamble de la diversidad florística y estructural a través de los mecanismos y estrategias de crecimiento y sobrevivencia de las especies (Clark y Clark, 1992). La evaluación de la regeneración en nuestro estudio (acápite 3.3.1); se enfocó principalmente a evaluar la presencia de la misma en términos de su abundancia, no así a su identificación taxonómica, ya que en el monitoreo de plántulas de este tamaño; existe un alta incertidumbre en tener una clara identificación, ya que la similitud entre especies puede llevar al investigador a incurrir en error (Kennedy y Swaine, 1992), sumado a esto; las formaciones forestales evaluadas contienen una considerable riqueza de especies, lo que aumenta su dificultad de identificación. El estado de la regeneración natural permite tener un indicador de la capacidad futura que tienen estos bosques para recuperarse en el tiempo y así favorecer el recambio a nivel estructural, individuos y especies por efecto de procesos naturales y antropogénicos. A nivel de plántulas el comportamiento está muy relacionado con la capacidad de germinación de aquellas semillas que llegan por suministro de los individuos maduros que componen el bosque, por lluvia de semillas o zoocoría, donde en este último caso el rol de la aves

y mamíferos frugívoros juegan el mayor rol (Turner, 2001). A pesar de que no existen claras diferencias en la cantidad de plántulas presentes en cada uno de los tipos de bosques evaluados ($gl = 95$, $F = 1,85$, $p = 0,0874$), la variabilidad refleja que existe un comportamiento muy diverso internamente en la parcela, esta categoría por tamaño es de los más susceptibles y manifiestan una alta mortalidad; se ha reportado que para muchas de estas plántulas su sobrevivencia no va más allá de los 2 a 3 meses y que su sobrevivencia aumenta a como se extiende la distancia del árbol madre, (Lim y Turner, 1996 y Guariguata, 1998). Las diferentes categorías de regeneración natural evaluadas en nuestro estudio,; representan diferentes tamaños (plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos) y se pueden interpretar desde el punto de vista del comportamiento de los cohortes en el tiempo; donde los valores de su abundancia irán decreciendo a como aumenta su tamaño, pero además reflejan que se requiere una alta cantidad de plántulas para que muchos de estos individuos sobrevivan a la competencia y condiciones de sitios y los mismos logren pasar a las categorías superiores para que se transformen en individuos adultos. Es importante recalcar que existen diferencias entre algunas de las parcelas de los diferentes tipos de bosque evaluados en ambos sitios, pero la interpretación ecológica más acertada es la relación de los cohortes y su permanencia en el tiempo debe verse para su propio sitio de estudio, ya que la diferencias se deben de ver en el tiempo con relación a su capacidad de sobrevivencia y no en la diferencias entre sitios. La mortalidad de estas categorías de regeneración está muy relacionada con las posibilidades de los individuos de recibir luz y posicionarse en el sotobosque y la sobrevivencia aumenta cuando los individuos aprovechan los claros generados por la dinámica natural del bosque (Hartshorn, 1980; Li *et al.*, 1996; Guariguata, 1998; Nicotra *et al.*, 1999; Denslow y Guzmán, 2000; Turner, 2001 y Capers, *et al.*, 2005).

La dinámica de la vegetación se manifiesta como un proceso integral en respuesta a los factores internos reguladores de la competencia intraespecífica e interespecífica y el efecto de los factores bióticos y abióticos, donde procesos como: mortalidad y reclutamiento ofrecen oportunidad de recuperación a las perturbaciones naturales del bosque (Lugo y Scatena, 1996; Turner, 2001 y McDowell, *et al.*, 2018). Son múltiples las causas de mortalidad de árboles en los trópicos, entre las que se pueden mencionar: Huracanes, deslizamientos, terremotos, inundaciones, sequías, ciclones, rayos, fuertes vientos, enfermedades, senescencia y competencia (Hartshorn, 1980; Swaine *et al.*, 1987; Liberman *et al.*, 1985; Felfili, 1995; Carey *et al.*, 1994; Clark y Clark, 1996; Turner, 2001 y McDowell, *et al.*, 2018). El análisis obtenido de las

tasas de mortalidad, reclutamiento, recambio y renovación para los individuos y el área basal (Acápite 3.3.2) en función de las mediciones realizadas en el periodo de estudio, se obtiene un promedio en la tasa de mortalidad de individuos en el primer periodo de 2,42%, reclutamiento de 1,94% y de renovación de 2,18%; y para el segundo periodo una mortalidad de 2,48%, reclutamiento de 2,69% y de renovación de 2,58%, lo que permite interpretar que para los años que contemplan el segundo periodo se dieron mayores procesos dinámicos en los bosques evaluados de ambos sitios de investigación, ya que sus tasas son parcialmente mayores. Estas tasas se encuentran en los rangos ya reportados para múltiples estudios, principalmente en formaciones forestales de toda la Amazonía suramericana donde hay programas de monitoreo a través de parcelas permanentes que tienen hasta 50 años (Korning y Balslev, 1994; Phillips y Gentry, 1994; Mahli, *et al.*, 2002; Philips *et al.*, 2004; Oliveira *et al.*, 2014; Chao *et al.*, 2008; y McDowell, *et al.*, 2018) y otros estudios en bosques en Costa Rica (Peralta, *et al.*, 1987; y Clark *et al.*, 2015). Durante el periodo de estudio, solo en dos parcelas se presentaron tasas mayores a 5% y esta fueron en el bosque primario de influencia hídrica (AB-BPIH) con una tasa de 5,22% y el bosque secundario (AB-BSec) con una tasa de 5,35%, ambos en el sitio de Agua Buena de Rincón, Lugo y Scatena (1996), exponen que aquellas tasas de mortalidad > 5% se pueden considerar como catastrófica y que la recuperación de cambios drásticos por mortalidad pueden llevar a la degradación del bosque o provocar cambios a nivel de composición y estructura del bosque origen, mientras que los cambios menores a esta tasa son menos significativos y serán superados en función de la capacidad de resiliencia que tenga el bosque, así como la resistencia a las perturbaciones. A diferencia de las pérdidas de individuos las cuales serán compensadas por la oportunidad de otros individuos para ocupar el espacio físico o de posición en el estrato independientemente de su tamaño, las pérdidas en área basal son compensadas por el crecimiento general de la masa y el reclutamiento de nuevos individuos. La tasa de mortalidad en área basal en el primer periodo varió entre 1,55% a 4,81% y para el segundo varió entre 0,94% a 7,67%, un aspecto importante en relación a las pérdidas por área basal; es el peso que tendrá el tamaño del individuo que muera, ya que la caída o desraizamiento de individuos pequeños no provocaran el impacto que hace los individuos grandes, en el caso de la mortalidad máxima registrada (7,67%), esta sucedió en el Bosque de influencia hídrica de Agua Buena de Rincón, donde murieron para este periodo 62 individuos y cuatro individuos tienen más de 60 cm Dap, estos individuos son: *Mortoni dendron cauliflorum* (Dap = 63,4 cm), *Pouteria subrotata* (Dap = 71,4 cm), *Guettarda sanblasensis* (Dap = 81,7 cm) y *Carapa nicaraguensis* (Dap = 107,4 cm) y entre ellos suman un área basal de 2,15 m² y el área basal total de pérdida por mortalidad de los

62 individuos en este periodo fue de 4,81 m², de tal manera que el peso en pérdida de área basal de los 4 individuos antes mencionados representa el 44,7%. Otro aspecto relevante en relación a la mortalidad, es que el impacto por desraizamiento o caída de árboles grandes provocan la muerte de otros individuos y el daño es proporcional al tamaño del claro que provoque su caída, este es un aspecto ya estudiado en diferentes tamaños de claros y la capacidades de renovación que tienen los bosques a través de la dinámica de claros (Hartshorn, 1980; Brokaw, 1982; Brokaw, 1985^a; Brokaw, 1985^b; Swaine *et al.*, 1987; Liberman *et al.*, 1985, Brunig, 1993, Hunter, *et al.*, 2015). Un aspecto importante que es relevante entre las causas de mortalidad, es el efecto del daño que provoca el individuo muerto, ya que no es lo mismo cuando un individuo llegar a morir por senescencia, enfermedad o muerte descendente, donde el individuo muerto se mantiene en pie y cae lentamente a como se van pudriendo las partes superiores, que cuando cae por desraizamiento u otra causa, donde entre mayor tamaño tenga el individuo mayor será el daño que cause en la masa residual. Para las ocho unidades de muestreo de ambos sitios se reportaron 208 árboles muertos en pie 106 en Agua Buena y 102 en Piro, con diámetros hasta de 163,5 cm Dap y equivaliendo a un promedio de $26 \pm 1,7$ individuos por hectárea, estudios han reportado la permanencia de los árboles muertos en posición vertical durante varios años (Uhl, *et al.*, 1988 y Delgado, *et al.*, 2002), otros estudios donde se reporta con frecuencia el daño de árboles de pisos inferiores por otros árboles que cayeron y provocaron en algunos casos daños severos que los llevo a su muerte (Denslow y Hartshorn, 1994).

En el análisis de la dinámica de estos bosques, se obtiene un promedio de la vida media de 27 años, siendo para el tiempo de duplicación de 34 años. Según lo expuesto por Korning y Balslev (1994), cuando ambos valores estén muy cercanos y existen pocas diferencias, mayor equilibrio dinámico tendrá el bosque. El tiempo de renovación refleja el tiempo que requiere el bosque para renovar su población, siendo para nuestro estudio es de 42 años. Las variables antes interpretadas que son derivadas de las tasas de mortalidad, reclutamiento y renovación, estas variables reflejan procesos ecológicos que influyen en la rotación de las masas forestales, donde existirán eventos de situaciones externas como: viento, ciclones, terremotos, deslizamientos, inundaciones y sequías y procesos internos como: competencia, enfermedades, desraizamiento y senescencia que favorecen acciones aleatorios que impulsan o desaceleran la dinámica interna de un bosque. En cuanto al balance anual, este a diferencia de la tasa de renovación; el cual es un promedio entre la mortalidad y el reclutamiento, el balance refleja la reposición por reclutamiento de la mortalidad expresada, de tal manera que se esperaría que en un ecosistema

en equilibrio este tendría que ser cero o estar cercano a cero. En nuestro estudio, existen algunos bosques evaluados con un balance negativo y otros positivo, lo que refleja que existe más un equilibrio a nivel de paisaje que a nivel local, aspecto importante desde el punto de vista ecológico, ya que las comunidades no son específicas para un área en común, sino que, sus poblaciones se intercalan a nivel espacial y las compensaciones se verán como una serie de mosaicos espaciales en diferentes procesos dinámicos por los cuales pasan los bosques. En cuanto a los procesos dinámicos que suceden en los bosques tropicales, sería importante hacerse la pregunta, ¿son los procesos dinámicos tanto endógenos como exógenos generadores de degradación en los bosques?; por un lado hay estudios que reflejan cambios donde se percibe una ganancia en biomasa (Clark 2002 Lewis *et al.*, 2004^a; Lewis, Phillips & Baker, 2006, 2009b; Phillips *et al.* 2002a; Wright 2005), otros reportan un aumento en las tasas de cambio con el tiempo, reflejándose en una mayor rotación de los árboles por mortalidad y reclutamiento (Phillips y Gentry 1994; Phillips, 1996), patrón que se refleja con nuestros resultados, pero que los mismos requieren un mayor tiempo de validación, en especial por eventos estocásticos que suceden en el tiempo en la zona de estudio, por lo cual las respuestas se obtendrán en función de la ganancia de información a través de los programas de monitoreo y que sus resultados determinen los cambios a través del tiempo.

Las tasas de crecimiento en función del incremento corriente anual promedio varió entre 0,28 a 0,42 cm/año y es en las clases intermedias donde se aprecian los mayores incrementos, estas tasas de crecimiento están dentro del rango de crecimiento reportadas para diferentes estudios en bosques tropicales (Hubbell y Foster; 1990; Peralta, *et al.*, 1987; Clark y Clark, 1996; Chao, *et al.*, 2008; Clark, *et al.*, 2010 y Esquivel-Muelbert *et al.*, 2016). Los bosques primarios expresaron una menor tasa de crecimiento que los bosques secundarios y en función de la comparación de sitios, los bosques evaluados en Agua Buena, presentaron una menor tasa de crecimiento que los bosques de Piro, aunque estos últimos expresan una menor densidad, lo cual se puede interpretar como un medio compensatorio que le permite mantener su capacidad de carga total. Aunque en términos individuales hay incrementos registrados de hasta 5,8 cm/año, hay un grupo de individuos donde se reporta un estancamiento en su crecimiento y no hay evidencia de crecimiento en todo el periodo de medición, un 6% de los individuos (254) que pertenecen a 76 especies no reportaron crecimiento, procesos reportados por Swaine *et al.*, (1987). La capacidad de crecimiento aumenta con el tamaño del árbol, esto se debe principalmente a la buena posición en el dosel que logra el individuo, permitiendo una mayor captación de luz, lo cual se refleja en

su crecimiento. Clark y Clark (1991, 1992) exponen que los árboles más pequeños son más susceptibles a la mortalidad y que los individuos de mayores tasas de crecimiento se encuentran en posiciones favorables para captar luz, siendo este el principal factor limitante entre su entorno, ya que a medida a que se cierra el dosel, menor capacidad de fotosíntesis tendrá el individuo.

4.4 Dinámica del carbono: suelo, necromasa, árboles muertos en pie y de la biomasa aérea y subterránea de la vegetación

El contenido de carbono del suelo representa un 29,2% del total para las formaciones forestales evaluadas en Agua Buena y Piro, donde el promedio para los primeros 45 cm de profundidad a nivel de suelo es de 89,23 Mg C/ha y la tendencia es que el mismo disminuya a como aumenta la profundidad, esta tendencia está muy relacionada con el contenido de materia orgánica y los procesos de descomposición, ya que es en los primeros centímetros de suelo donde se acumula la materia orgánica que suministra carbono al suelo a través de los procesos de descomposición de la biomasa y la acción de los microorganismos (Núñez, 1985; Lal, 2005; Carvajal *et al.*, 2009 y Burbano-Orjuela, 2018). En un estudio para bosque primarios del Corredor Biológico Osa, Aguilar (2011) reportó un contenido de carbono para los primeros 30 cm de profundidad de 92,3 Mg C/ha. Powers y Schlesinger (2002) investigaron el efecto de los factores biofísicos sobre el contenido de carbono en una serie de unidades forestales en la zona noreste de Costa Rica y obtuvieron para los primeros 30 cm de profundidad un promedio de 82,20 Mg C/ha, ambos valores son mayores que el promedio obtenido en nuestro estudio para esta misma profundidad; que es de 65,9 Mg C/ha, son muchos los factores que influyen en estas diferencias, ya que aspectos desde el abordaje metodológico entre los estudios, procesos geológicos y edafológicos formadores de suelos, así como la dinámica propia del bosque con los aportes de materia orgánica, podrán explicar estas diferencias.

En relación a la necromasa, que es la materia orgánica en descomposición y que cae por deposición, senescencia o muerte de la biomasa viva, es un componente que se deposita sobre el suelo y que en muchas ocasiones se transforma en un sustrato crítico para el establecimiento de vegetación, ya que su espacio de ocupación en el suelo se vuelve en un impedimento crítico para el establecimiento de la regeneración natural, en especial cuando esta es de porte grueso

como troncos y ramas y que por su condición y resistencia su descomposición será lenta y permanecerá por largos periodos de tiempo en el suelo (Harmon, *et al.*, 1986, Robert, *et al.*, 2012), otras veces la necromasa depositada sobre el suelo, será un espacio para algunas plagas y enfermedades y otras ocasiones en fuente de combustible en los incendios forestales (Maser, *et al.*, 1979, Hagan y Grove, 1999), sin embargo la necromasa juega un rol transcendental en los ecosistemas forestales, ya que participa en aspectos clave en el flujo de energía, proporcionando nutrientes y se vuelven en espacios clave en la proporción de hábitat (Harmon *et al.*, 1986; Chambers *et al.*, 2000 y Baker *et al.*, 2007). El aporte de la necromasa total (4 categorías evaluadas) sobre el carbono total del bosque representa un 4,1%, siendo la madera gruesa la que representa el mayor aporte (3,0%), que se constituye por árboles y ramas que caen al suelo y que sus trozas tienen más de 30 cm de diámetro. La necromasa en referencia a la madera fina (Diámetro entre 10 a 30 cm) y madera gruesa (Diámetro > 30 cm), presenta una gran variabilidad dentro de los bosques, principalmente por su tamaño en especial cuando esta procede de árboles gruesos, ya que habrán sitios con total carencia de este componente y otros que tienen altos volúmenes presentes, otro factor que provoca la acumulación de estos elementos, es la topografía del terreno, ya que aquellos sitios con pendientes pronunciadas, provoca que por rodaje o gravedad la madera se acumule en la parte más baja de su exposición.

Haciendo otras consideraciones, uno de los componentes de biomasa muerta que muchas investigaciones no son contabilizadas en sus mediciones, son los árboles muertos en pie, son muchos los estudios que se han concentrado en calcular principalmente la biomasa aérea (Brown, 1997, Powers y Veldkamp, 2005, Baker, *et al.*, 2004; Chave, *et al.*, 2004; DeWalt y Chave, 2004; Chave, *et al.*, 2014 y Goodman *et al.*, 2014), otros buscan relacionar la productividad de la biomasa aérea con factores edáficos o ambientales (Laurance, *et al.*, 1999; Powers y Schlesinger, 2002; Lal, 2005; de Castilho, *et al.*, 2006; Litton, *et al.*, 2007 y Santiago-García, *et al.*, 2019), pero existen pocas evidencias de investigaciones que tomen en cuenta la biomasa aérea de aquellos árboles que después de su muerte se mantienen en pie; considerando que el proceso de descomposición de este grupo puede tardar muchos años (Uhl, *et al.*, 1988 y Delgado, *et al.*, 2002), igualmente estos árboles mantienen sus raíces ya muertas en el suelo e indistintamente comprenden una proporción de necromasa que es importante para su cuantificación. Los árboles muertos en pie forman parte de la madera muerta que contiene una formación forestal, ya que en conjunto con la madera caída; representan hasta un 22% del carbono que se encuentra en un ecosistema forestal (Chao *et al.*, 2009), estudios realizado en la Amazonía han reportado que los

árboles muertos en pie, representan un 24,3% de la necromasa total de un ecosistema forestal (Baker *et al.*, 2007). Es trascendental considerar que la presencia de los árboles muertos en pie, variará de acuerdo a la dinámica del bosque y estará asociado principalmente con aquellos individuos que están sujetos a causas de mortalidad endógenas como la muerte por competencia, senescencia, enfermedades o simplemente por la pérdida de su copa por efecto de otros árboles y esta dependerá de la estabilidad y madurez del bosque (Putz, 1984 y Arriaga, 2000). Para nuestro estudio, donde se encontraron $25,4 \pm 5,0$ individuos por hectárea muertos en pie, estos representan un 2,7% de la carbono total y contienen en promedio de 8,8 C Mg/ha. Si tomamos en cuenta los valores de las cuatro categorías de necromasa en conjunto con los árboles muertos en pie, estos contienen 21,7 C Mg/ha y los árboles muertos en pie representan el 40,6% de la necromasa total presente en nuestros sitios de investigación. La mortalidad de los árboles estarán muy relacionado con la dinámica del bosque, de esta manera los bosques evaluados registraron una tasa de mortalidad de 2,4%, de ésta mortalidad, se registraron 48 árboles que representan a seis árboles por hectárea, donde las causas están relacionadas con árboles muertos en pie, algunos autores relacionan la mortalidad de árboles con la productividad y consideran que aquellos bosques más productivos tendrán una mayor tasa de mortalidad (Stephenson y Mantgem, 2005).

En cuanto al carbono de la vegetación (aérea y subterránea), las investigaciones se concentran en aquellos individuos de mayores tamaños, hay muchos estudios con información de parcelas permanentes de muestreo, donde se censan los individuos con $D_{ap} \geq 10$ cm y se reporta la biomasa de este grupo de individuos (Brown, 1997; Laurance, *et al.*, 1999; Baker, *et al.*, 2004; Chave, *et al.*, 2004; DeWalt y Chave, 2004; Powers y Veldkamp, 2005; Litton, *et al.*, 2007; de Castilho, *et al.*, 2006; Chave, *et al.*, 2014 y Goodman *et al.*, 2014). Es por esta razón que en nuestro estudio se trató de conocer el valor más cercano al carbono orgánico total que comprende todos los componentes vegetales de la biomasa viva, la necromasa y el aporte del suelo en cuanto al contenido de carbono. De esta manera en primera instancia se calculó el aporte del carbono de la regeneración natural, contemplando las categorías de: plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos (Acápita 3.4.4), en su totalidad la regeneración natural representa un 3,5% de carbono total (10,8 C Mg/ha) que contiene el bosque, pero el aporte de las categorías de plántulas y brinzales es poco significativo ya que representa un 0,2% del carbono total, aunque es relevante considerar que esta categoría de regeneración natural es de los más dinámicos en el bosque y los mismos están expuestos a altas tasas de mortalidad (Lim y Turner,

1996 y Guariguata, 1998). Otro elemento importante en las cuantificaciones de la biomasa vegetal, tanto aérea como subterránea, es que el grupo más estudiados en las investigación sobre las cuantificaciones de biomasa; son los árboles (Brown, 1997; Laurance, *et al.*, 1999; Baker, *et al.*, 2004; Chave, *et al.*, 2004; DeWalt y Chave, 2004; Powers y Veldkamp, 2005, Litton, *et al.*, 2007, de Castilho, *et al.*, 2006; Chave, *et al.*, 2014 y Goodman *et al.*, 2014) y a menor medida las palmas (Tomlinson, 1990; Ávalos, 2005 y Baker *et al.*, 2011), pero el grupo de los bejucos que igualmente son parte de la estructura del bosque y que tienen una alta representatividad en los bosques húmedos tropicales no son considerados en su cuantificación (Schnitzer y Bongers, 2002). Para los bosques estudiados el aporte en cuanto a carbono comprendido en la biomasa aérea y subterránea de los árboles es del 60,0% (187,4 C Mg/ha), para las palmas del 0,25% (0,76 C Mg/ha) y para los bejucos del 0,27% (0,86 C Mg/ha). Entre lo más relevante de estos resultados es que las palmas representan desde el punto de vista de abundancia un grupo considerable de individuos con la presencia de una especie oligárquica, como lo es la especie *Iriartea deltoidea* (Morera *et al.*, 2019) y representa el 6,1% del total de individuos presentes en ambos sitios de investigación pero su peso en cuanto a biomasa es muy bajo. Igualmente desde el punto de vista taxonómico, existen un grupo de familias botánicas como: Moraceae y Fabaceae, donde cada una de ellas contienen hasta más 25,0 C Mg/ha. Así como familias con una sola especie, pero cuyo aporte en cuanto a biomasa es muy representativo (Caryocaraceae, *Caryocar costaricense*, 21 individuos y 9,3 C Mg/ha). En cuanto a la distribución de la biomasa desde el punto de vista estructural, el carbono se concentra en las clases diamétricas intermedias, donde se encuentran un grupo de individuos de tamaños considerables, principalmente en los bosques primarios, el carbono se concentra entre las clases diamétricas entre los 50 a 100 cm Dap, de mismo modo pero en función del perfil vertical con la distribución en relación con los pisos del bosque, la mayor cantidad de carbono se encuentra entre los 15 a 45 metros de altura, lo que representan el piso medio y superior, algunos estudios han manifestado el rol que juegan los árboles de gran tamaño y en especial los individuos emergentes del dosel del bosque, ya que representan estructuras claves como suministro de microhábitats e igualmente su funcionalidad por la proporción de servicios ecosistémicos en cuanto al carbono que contienen en su biomasa (Laurence *et al.*, 2000; Fichtler *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2008; Lindenmayer *et al.*, 2012; King y Clark, 2011 y Balzotti *et al.*, 2017).

En referencia al aporte total de la biomasa viva de la vegetación evaluada para ambos sitios de investigación que comprende: Árboles, palmas, bejucos y las cuatro categorías regeneración

natural, esta representa el 64,1% (199,9 C Mg/ha) del carbono total y de este el 8,8% (27,2 C Mg/ha), corresponde a la biomasa subterránea. Para los bosques de Agua Buena de Rincón se registra un promedio de 215,7 C Mg/ha y los de Piro 184,1 C Mg/ha contenido en la vegetación. Nacimiento y Laurance, (2002) reportan un media de 200 C Mg/ha para bosques de la Amazonía, de la cual entre 30 a 40 C Mg/ha corresponde a la biomasa subterránea. DeWalt y Chave (2004), para una investigación realizada en diferentes bosque primarios en sitios cercanos a la estación Biológica la Selva en Costa Rica, reportaron un promedio de $277,4 \pm 93,5$ Mg/ha de biomasa para árboles, palmas y bejucos, si asumimos el factor de conversión de biomasa a carbono utilizado en nuestro estudio (0,47), se obtiene un contenido de carbono para la vegetación de 130,4 C Mg/ha. De tal manera que el carbono que contiene los bosques de los sitios estudiados, son muy similares lo que se reporta para algunos bosques en la Amazonía, pero se alejan bastante del reportado para bosques en la vertiente del Caribe de Costa Rica.

El aporte del carbono promedio que se registra en las formaciones forestales de ambos sitios de investigación, considerando todos los componentes evaluados (biomasa de la vegetación, necromasa, árboles muertos en pie y el suelo), los bosques de Agua Buena de Rincón, reportan un promedio de 324,8 C Mg/ha y los de Piro de 297,2 C Mg/ha. Si consideramos que los bosques tropicales proporcionan una serie de servicios ecosistémicos y que su importancia va más allá del rol de su biodiversidad como elemento de conservación, la permanencia de estos bosques representan un reservorio de carbono importante como elemento de funcionalidad futura en el soporte a las acciones dirigidas a la mitigación del cambio climático.

5 CONCLUSIONES

- Los resultados del muestreo de la vegetación para los individuos con $Dap \geq 10$ cm de árboles, palmas y bejucos en las formaciones forestales evaluadas en la Península de Osa en los sitios de Agua Buena de Rincón y Piro se registraron 357 especies, 240 géneros y 72 familias. Los bosques evaluados en Agua Buena de Rincón presentan la mayor riqueza con 296 especies, 214 géneros y 68 familias que Piro con 166 especies, 144 géneros y 51 familias. Factores como la estacionalidad climática que presentan los bosques en Piro, pueden ser las razones que explican estas diferencias. El número de especies por parcela de muestreo para Agua Buena varió entre 109 a 162 y para Piro entre 70 a 80. El 36,8% de las especies en Agua Buena y el 32,2% en Piro presentan solo un individuo. La diversidad α entre los bosques de Agua Buena y Piro es del 108 especies (27%). En cuanto a la diversidad β , 204 especies (65,4%) son exclusivas de Agua Buena de Rincón y 75 especies (41%) son exclusivas del sitio Piro. La riqueza esperada para los bosques de Agua Buena es de 460 especies y para Piro es de 251 especies.
- Estos bosques presentan un alta dominancia, ya que el 50% de la abundancia se concentra en alrededor del 8% de las especies, del mismo modo la concentración del índice de valor de importancia en un grupo reducido de especies refleja la dominancia de un grupo reducido de especies. Aspecto relevante ya que respaldan las teorías expuestas por diferentes autores sobre hiperdominancia y especies oligárquicas en los bosques neotropicales.
- Desde el punto de vista estructural, los bosques de Agua Buena presentan una mayor abundancia y área basal que los de Piro. El 75% de la abundancia se concentra en los individuos con tamaños entre los 10 a 30 cm de Dap y estos contienen alrededor del 26% del área basal.
- Las evaluaciones de las tasas de mortalidad y reclutamiento entre los periodos de medición, permiten interpretar que para los años que contemplan el segundo periodo de medición, se dieron mayores procesos dinámicos en los bosques evaluados de ambos sitios de investigación, ya que estas tasas son parcialmente mayores que en el primer periodo. La tasa de mortalidad promedio para todo el periodo de medición es de 2,72% y de reclutamiento de 2,12% con una tasa de renovación de 2,65%.
- Las tasas de crecimiento en función del incremento corriente anual promedio varió entre 0,28 a 0,42 cm/año y los bosques primarios expresaron una menor tasa de crecimiento que los

bosques secundarios y a nivel de sitio los bosques de Agua Buena presentan menores tasas de crecimiento que los bosques de Piro.

- En cuanto a la dinámica del carbono contenido en la biomasa de la vegetación, necromasa, árboles muertos en pie y el suelo, este estudio presenta que para los bosques de Agua Buena de Rincón se registra un promedio de 324,8 C Mg/ha y los de Piro de 297,2 C Mg/ha. Un 55,3% del carbono se encuentra en la biomasa aérea, un 8,8% en la biomasa subterránea, los árboles muertos en pie contribuyen con un 2,7%, la necromasa con un 4,1% y el 29,2% del carbono se encuentra en el suelo. De todos los componentes evaluados, son los árboles los que mayormente contribuyen con el carbono que contiene estos bosques. El carbono de los individuos con Dap $\geq$ 10 cm de árboles, palmas y bejucos se ubica en los diámetros entre los 50 a 100 cm de Dap y de acuerdo a su posición vertical el mayor contenido de carbono se encuentra en los individuos que se sitúan en el piso medio y superior.
- Las acciones de monitoreo a largo plazo permiten tomar evidencias sobre los procesos dinámicos que ocurren en los bosques, por lo cual la construcción de indicadores son elementos de gran importancia para promover acciones en el marco de conservación de la biodiversidad.
- Los ecosistemas forestales de la península de Osa contribuyen con una biodiversidad representativa de los bosques húmedos tropicales y su rol en el marco de los servicios ecosistémicos que contempla el aporte del carbono que ellos contienen, son elementos claves para promover acciones de conservación y regulaciones en la gestión integrada de los recursos naturales.

6 BIBLIOGRAFÍA

- Achard, F., H. D. Eva, H. J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards, and J.P. Malingreau. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999–1002.
- Aguilar, H. 2011. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques de la Península de Osa, Costa Rica. Tesis Lic. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 54 p.
- Alder, D. y Synott T.J. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Allen, P. 1956. The Rainforests of Golfo Dulce. Stanford University Press, Stanford, California.
- Alvarado, A., y Mata, R. (2016). Soils of Costa Rica: An agroecological approach. In M. Kappelle (Ed.), *Costa Rican ecosystems* (pp. 64–93). Chicago, IL: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226121642.001.0001>
- Arriaga, L. 2000. Types and causes of tree mortality in a tropical montane cloud forest of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 16:623–636.
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En: Guariguata, M. y Kattan, G. (Ed.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 377 - 406). Cartago, Costa Rica: Libro Universitario Regional.
- Avalos, G. 2005. Stilt root structure in the Neotropical palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza*. *Biotropica* 37 (1): 44 – 53.
- Baez, S.M. y Garate, J.S. 2017. Estructura y composición florística arbórea en dos tipos de bosque en la Zona de Amortiguamiento, Reserva Nacional de Tambopata. *Q'EUÑA* 8:39 – 40. Sociedad Botánica del Cusco.
- Baker, T.R., Honorio-Coronado, E.N, Phillips, O.L., Martin, J., Van der Heijden, G.M.F., García, M. y Silva-Espejo, J. 2007. Low stocks of coarse woody debris in a southwest Amazonian forest. *Oecologia* 152: 495 – 504.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, A., Almeida, S.; Arroyo, L., di Fiori, A., Erwin, T. Killen, T., Vásquez-Martínez, R. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10, 545–562.
- Baker, W., Norup, M., Clarkson, J., Couvreur, T., Dowe, J., Lewis, C., Pintaud, J. C., Savolainen, V., Wilmot, T., y Chase, M. 2011. Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). *Annals of botany* 108 (8): 1417 – 1432.
- Balslev, H., Copete, J., Pedersen, D., Bernal, R., Galeano, G., Duque, Á., Berrio, J. C. y Sánchez, M. 2016. Palm Diversity and Abundance in the Colombian Amazon. In *Forest structure, function and dynamics in Western Amazonia*, R. W. Myster (Ed.). doi:10.1002/9781119090670.ch5
- Balslev, H., Valencia, R., Paz y Miño, G., Christensen, H. & Nielsen, I. (1998) Species count of vascular plants in 1-hectare of humid lowland forest in Amazonian Ecuador. *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring* (eds F.

- Balzotti, C. S., Asner, G. P., Taylor, P. G., Cole, R., Osborne, B. B., Cleveland, C. C., Porder, S. y Townsend, A. R. (2017), Topographic distributions of emergent trees in tropical forests of the Osa Peninsula, Costa Rica. *Ecography*, 40: 829-839. doi:10.1111/ecog.02062
- Barrantes, G., Jiménez, Q., Lobo, J., Maldonado, T., Quesada, M., y Quesada, R. 1999. Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el período 1997-1999 en la Península de Osa. Cumplimiento de normas técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural. Informe para Fundación Cecropia. 96 p.
- Barreto, J.S. Duque, A.J., Cárdenas, D. y Moreno, F. 2010. Variación florística de especies arbóreas a escala local en un bosque de tierra firme en la Amazonia colombiana. *Acta Amazonica* 40(1): 179-188.
- Bawa, K. S. & L. McDade. 1994. The plant community: composition, dynamics, and life-history processes – Commentary, p.68. In L. McDade, K.S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Brienen, R. J. W., Phillips, O. L., Feldpausch, T. R., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., & Zagt, R. J. (2015). Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature*, 519, 344–348. <https://doi.org/10.1038/nature14283>
- Brokaw, N. V. L. 1982. The Definition of Treefall Gap and Its Effect on Measures of Forest Dynamics. *Biotropica*, 14(2), 158-160. doi:10.2307/2387750
- Brokaw, N. V. L. 1985^a. Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology*, 66(3), 682-687. doi:10.2307/1940529
- Brokaw, N. V. L. 1985^b. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. In: PICKETT, S. T. A. and WHITE, P. S. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc. New York. Pp. 53 – 71.
- Brown, L. R. . 1998. *State of the world 1998*. W. W. Norton and Company, New York.
- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forest. Roma, IT, FAO. 53 p.
- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. University of Illinois. Department of natural resources and environmental sciences. Urbana, Illinois, USA
- Brown, S; Lugo, A; Iverson, L. 1992. Processes and lands for sequestering carbon in the tropical forest landscape. *Water, Air, and Soil Pollution* 64:139-155.
- Brunig, E. 1993. Vegetation, structure and growth. In: Golly. F. B. (Ed). *Tropical Rain Forest Ecosystems, Structure and function*. Elsevier, Amsterdam. Pp. 49 – 76
- Burbano-Orjuela, H. (2018). El carbono orgánico del suelo y su papel frente al cambio climático. *Rev. Cienc. Agr.* 35(1): 82-96. doi: <http://dx.doi.org/10.22267/rcia.183501.85>.
- Cabrera, W.H. y Wallace, R. 2007. Densidad y distribución espacial de palmeras arborescentes en un bosque preandinoamazónico de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 42(2): 121-135.
- Cairns, M., Brown, S., Helmer, E. y Baumgardner, G.A. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*. 111: 1. <https://doi.org/10.1007/s004420050201>

- Capers, R. S., Chazdon, R. L., Redondo, A. B. y Vilchez, B. A. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*, 93: 1071-1084. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.01050.x
- Carpio, I.M. 2003. Maderas de Costa Rica. Maderas de Costa Rica: 150 especies forestales. 2 ed. San José, Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Carvajal, A; Feijoo, A; Quintero, H; Rondón, M. 2009. Carbono orgánico del suelo en diferentes usos del terreno de paisajes andinos colombianos. *Rev. Cienc. Suelo Nutr. / J. Soil. Sci. Plant Nutr.* 9(3): 222-235.
- Chambers, J.Q., Higuchi, N., Schimel, J.P., Ferreira, L.V. y Melack, J.M. 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia* 122: 380 – 388.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11, 265-270.
- Chao, A. y Chiu, C. H. 2016a. Nonparametric estimation and comparison of species richness. *Wiley Online Reference in the Life Sciences*. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Chao, A. y Chiu, C. H. 2016b. Bridging the variance and diversity decomposition approaches to beta diversity via similarity and differentiation measures. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 919-928.
- Chao, A. y Jost, L. 2012. Diversity measures. In *Encyclopedia of Theoretical Ecology* (eds. A. Hastings and L. Gross), pp. 203-207, Berkeley: University of California Press
- Chao, A. y Lee, S-M. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of American Statistical Association*, 87, 210-217.
- Chao, A., Lee, S-M y Jeng, C-L. 1992. Estimating population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics*, 48, 201-216.
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C. and Chiu, C. H. 2015. Online Program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R). Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Chao, A., Ma, K.H; Hsieh, T.C. y Chun-Huo, C. 2016. Package 'SpadeR', Species-Richness Prediction and Diversity Estimation with R. Estimation of various biodiversity indices and related (dis)similarity measures based on individual-based (abundance) data or sampling-unit-based (incidence) data taken from one or multiple communities/assemblages.
- Chao, A., Ma, M-C. y Yang, M. C. 1993. Stopping rule and estimation for recapture debugging with unequal detection rates. *Biometrika*, 80, 193-201.
- Chao, K., Phillips, O. L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A. y Martínez, R. V. 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology*, 96: 281-292. doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01343.x
- Chao, K., Phillips, O., Baker, T., Peacock, J., Lopez, G., Vásquez, R.,... Torres, A. (2009). After trees die: quantities and determinants of necromass across Amazonia. *Biogeosciences* 6, 1615-1626. doi:10.5194/bg-6-1615-2009.
- Chave J, Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Lao S, Perez R (2004) Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Phil Trans R Soc Lond B* 359:409–420.

- Chave, J; Réjou, M; Búrquez, A; Chidumayo, E; Colgan, M. S; Delitti, W. B.C; Duque, A; Eid, T; Fearnside, P. M; Goodman, R. C; Henry, M; Martínez, A; Mugasha, W. A; Muller, H. C; Mencuccini, M; Nelson, B. W; Ngomanda, A; Nogueira, E. M; Ortiz, E; Péliissier, R; Ploton, P; Ryan, C. M; Saldarriaga, J. G; Vieilledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20: 3177–3190. doi:10.1111/gcb.12629
- Clark DB, Clark DA (2000) Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137:185-198
- Clark DB, Clark DA, Oberbauer SF (2010) Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology* 16:747-759
- Cotrina, L; 2011. Evaluación de la Calidad del Suelo y de la Diversidad de su Macrofauna en Cacaotales y Bosques de Bocas del Toro, Panamá. Turrialba, CR. CATIE. 56p.
- Clark, D. A, y Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monograph* 62(3):315-344.
- Clark, D. A. 2002. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecological Applications*, 12, 3–7.
- Clark, D. B, Clark, D. A. y Oberbauer, S.F. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology*. 16, 747–759, doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02004.x
- Clark, D. B. y Clark, D. A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137, 185–198. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00327-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00327-8)
- Clark, D.B. y Clark, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79: 447–57.
- Clark, D.B. y Clark, D.A. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest, *Forest Ecology and Management*, Volume 80, Issues 1–3, 1996, Pages 235-244, ISSN 0378-1127, [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03607-5](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03607-5).
- Clark, D.B., Hurtado, J. y Saatchi, S.S. 2015. Tropical Rain Forest Structure, Tree Growth and Dynamics along a 2700-m Elevational Transect in Costa Rica. *PLoS ONE* 10(4): e0122905. doi:10.1371/journal.pone.0122905
- Colwell, R.K. 2004. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. v. 8.0 (Available at: <http://purl.oclc.org/estimates>).
- Condit, R., Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1995., Mortality Rates of 205 Neotropical Tree and Shrub Species and the Impact of a Severe Drought. *Ecological Monographs*, 65: 419-439. doi: 10.2307/2963497
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, Muller-Landau, G., Losos, E. y Hubbell, S.P. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science*. Vol 295, (666 – 669) . DOI: 10.1126/science.1066854
- Condit, R.S., Ashton, P.S., Baker, P.J, Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumur, R. y Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* (80-). 288:1414–1418. DOI: 10.1126/science.288.5470.1414

- Connell, J.H. y Green, P.T. 2000. Seedling dynamics over thirtytwo years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, 81, 568–584.
- Copete, J.C., Sánchez, M., Cámara-Leret, R y Balslev, H. 2019. Diversidad de comunidades de palmas en el Chocó biogeográfico y su relación con la precipitación. *Caldasia*, Volumen 41, Número 2, 2019. DOI: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n2.66576>
- Cordero, J., Mesén, F., Montero, M., Stewart, J., Boshier, D., Chamberlain, J., Pennington, T., Hands, M., Hughes, C., y Detlefsen, G. 2003. Descripciones de especies de árboles nativos de América Central: *Iriartea deltoidea* (Ruiz & Pavón). Oxford Forestry Institute. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba. Págs. 617-620.
- Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, California. 956 pg.
- Curtis, J.T. y McIntosh, R.P. 1950. The Inter-relations of Certain Analytic and Synthetic Phytosociological Characters, *Ecology*, 31: 434-455.
- da Silva, E., Martins, S., Alvares, C.A., Terra, N., de Azevedo, C.P., de Almeida, F.D. y do Amaral, I.L. 2011.. Floristic composition and similarity of 15 hectares in Central Amazon, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 59(4), 1927-1938.
- Dallmeier & J.A. Comiskey), pp.591–600. Man and the Biosphere Series, Vol. 21. Unesco and Parthenon, Carnforth, Lancashire.
- de Cáceres, M., Legendre, P., Valencia, R., Cao, M., Chang, L. W., Chuyong, G., He, F. 2012. The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1191–1202. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00770.x>
- de Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N. O., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Lima, A. P., y Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234, 85–96. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024>
- de Oliveira, A.A., Mori, S.A. 1999. A central Amazonian terra firme forest I. High tree species richness on poor soils. *Biodiv Conserv.* 8:1219–1244
- Delgado, L., y Pedraza, R.A. (2002). La madera muerta de los ecosistemas forestales. *Foresta Veracruzana*. 4(2): 59-66.
- Denslow, J., Hartshorn, G. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. - In: *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest*. Univ. of Chicago press.
- Denslow, J.S. y Guzman, G. S. 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11, 201–212.
- DeWalt, S. J. y Chave, J. 2004. Structure and Biomass of Four Lowland Neotropical Forests. *Biotropica*, 36: 7-19. doi:10.1111/j.1744-7429.2004.tb00291.x
- Dewalt, S.J. Maliakal, S.K., y Denslow, J.S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: Implications for wildlife. *For. Ecol. Manage.* 182: 139-151.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dodson, C. y Gentry, A. 1978. Flora of the Rio Palenque Science Center. *Selbyana* 4: 1-628.

- Dodson, C., Gentry, A., Valverde, G. F. 1985. La Flora de Jauneche. Banco Central del Ecuador, Quito
- Elementar Analysensysteme GmbH. 2009. CHNOS Elemental Analyzer, vario MACRO cube: Operating Instructions. Hanau, DE. Elementar Analysensysteme GmbH. 667 p.
- Esquivel-Muelbert, A, Baker, T.R., Dexter, K.G., Lewis, S.L., Roel J. W., Brien T. R., Feldpausch J.,Phillips, O. 2018. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Glob Change Biol.* 25: 39– 56. <https://doi.org/10.1111/gcb.14413>
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., Steege, H., Lopez-Gonzalez, G. ,... and Phillips, O. L. 2016. Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography*, 40: 618-629. doi:10.1111/ecog.01904
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12(Suppl.), 2–7.
- F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P. & Vasquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444–447.
- Feldpausch, T. R., Lloyd, J., Lewis, S. L., Brien, R. J. W., Gloor, M., Monteagudo Mendoza, A., ... Phillips, O. L. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9, 3381– 3403. <https://doi.org/10.5194/bg-9-3381-2012>
- Feldpausch, T. R., Phillips, O. L., Brien, R. J. W., Gloor, E., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., ... Vos, V. A. (2016). Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles*, 30, 964–982. <https://doi.org/10.1002/2015GB005133>
- Felfili, J.M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in Central Brazil over a 6-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11: 67-83
- Ferreira, L.V. y Prance, G.T. 1998. Species richness and floristic composition in four hectares in the Jaú National Park in upland forests in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*. 7: 1349. <https://doi.org/10.1023/A:1008899900654>
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 119–124.
- Finegan, B. y Sabogal, C. (1988). El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui* 17, 3-24.
- Finol, H. 1975. Estudio fitosociológico de las unidades 2 y 3 de la Reserva Forestal Caparo, Estado Barinas. Instituto de Silvicultura. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Fordjour, P; Rahmad, Z. 2013. Development of Allometric Equations for Estimating Aboveground Liana Biomass in Tropical Primary and Secondary Forests, Malaysia. *International. Journal of Ecology* 2013 (658140): 1-8.
- Forsythe, W. 1975. Física de suelos. San José, CR, IICA. 212 p.
- Galeano, G. 2001. Estructura, riqueza y composición de plantas leñosas en el Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. - *Caldasia* 23(1): 213-236.
- Gardner, T.A., Barlow, J.; Chazdon, R., Ewers, R.M, Harvey, C. Peres, C.A. y Sodhi N.S. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol Lett.* 2009 Jun; 12(6): 561–582.
- Gehring, C; Park, S; Denich, M. 2004. Liana allometric biomass equations for Amazonian primary and secondary forest. *Forest Ecology and Management* 195(1-2): 69–83.

- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In S. Bullock, H. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 146-194). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511753398.007
- Gentry, A. H. 1985. Plant distribution and diversity patterns in Amazonian Peru. *Natl. Geogr. Soc. Res. Rep.* 10: 245-252.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 1-34.
- Gentry, A. H. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and upper and central Amazonia. In *Tour Neotropical Rain Forests*, ed. A. H. Gentry, pp. 141-57. Yale University Press, New Haven
- Gentry, A. H., 1982. Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical Connections Between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the Andean Orogeny?. *Annals - Missouri Botanical Garden*. 69. 557-593.
- Gentry, A.H. 1992. Tropical Forest Biodiversity: Distributional Patterns and Their Conservational Significance. *Oikos*, Nordic Society Oikos. Vol. 63, No. 1, pp. 19-28
- Gentry, A.H. y Terborgh, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "Mature" floodplain forest. - In: Gentry, A.H.; (ed.): *Four Neotropical rain forests*
- Gerwing, J; Farias, D. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16(3): 327–335.
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., ... Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378–381. doi:10.1038/nature10425
- Gilbert, L. E., Christen, C. A., Altrichter, M., Longino, J. T., Sherman, P. M., Plowes, R., ... Kappelle, M. (2016). The southern pacific lowland evergreen moist forest of the Osa region. In M. Kappelle (Ed.), *Costa Rican ecosystems* (pp. 360–411). Chicago, IL: The University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226121642.001.0001>
- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yanes, C. 1974. Estudios sobre sucesion secundaria en los tropicos calido-humedos: El ciclo de vida de las especies secundarias. *Proceedings of the First International Congress of Ecology*, The Hague, the Netherlands: 336-342 p.
- Goodman, R.C., Phillips, O..L, Baker, T.R. 2014. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications*, in press, doi: 10.1890/13-0070.1.
- Goodman, R; Phillips, O; del Castillo, D; Freitas, L; Tapia, S; Monteagudo, A; Baker, T. 2013. Amazon palm biomass and allometry. *Forest Ecology and Management* (310): 994–1004.
- Gotelli, N.J. y Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*, 3rd ed. University of California, Press, Berkeley and Los Angeles.
- Guariguata, M.R. 1998. Consideraciones ecologicas sobre la regeneracion natural aplicada al manejo forestal . *Serie Tecnica. Informe Tecnico No.304*. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 27p.

- Hagan, J.M. y Grove, S.L. 1999. Coarse woody debris: humans and nature competing for trees. *Journal of Forestry* 97: 6–11.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Sollins, P., Gregory, S.V.,....., y Cromack, K.JR. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. In Macfadyen A, Ford ED, editors. *Advances in Ecological Research Volume 15(133)*. Academic Press Inc., London.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12: 23-30.
- Hartshorn, G.S. 1983. Costa Rican natural history. Illinois, Estados Unidos: The University of Chicago press.
- Hartshornn, G.S. 2002. Biogeografía de los bosques Neotropicales. En: Guariguata, M. y Kattan, G. (Ed.). *Ecología y conservación de bosques Neotropicales* (pp. 59 - 82). Cartago, Costa Rica.
- Herrera, W. 1986. Clima de Costa Rica. Vol 2. En: L-D. Gómez, ed. *Vegetación y Clima de Costa Rica*. Con 10 mapas (escala 1.200 000). EUNED. San José, Costa Rica.
- Herrera-MacBryde, O., Maldonado, T.R., Jiménez, V. y Thomsen, K. 1997. Osa Península and Corcovado National Park Costa Rica. In: S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A. C. Hamilton (eds.), *Centres of Plant Diversity. A guide and strategy for their conservation* Vol. 3, World Wildlife Fund, International Conservation Union.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54 (2): 427-432.
- Holdridge, L.R. 1978. *Ecología basada en las zonas de vida*. San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- Houghton, R. 2005. Tropical deforestation as a source of greenhouse gas emissions. In Moutinho, P; Schwartzman, S. eds. *Tropical Deforestation and Climate Change*. Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Washington DC, USA. p 13-23.
- Hsieh, T. C., Ma, K.H. y Chao, A. 2016. iNEXT: a R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and evolution* 7: 1451-1456.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. *Tropical Rain Forest. Ecology and Management* (eds S. L. Sutton, T. C. Whitmore & A. C. Chadwick), pp. 25-41. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of Old - Growth Forest on Barro Colorado Island. - In: Gentry, A.H.; (ed.): *Four neotropical rainforests*, pp. 522-541. - New Haven, London: Yale University Press.
- Huber, W. (2005). Tree diversity and biogeography of four one-hectare plots in the lowland rainforest of the Piedras Blancas National Park ("Regenwald der Österreicher"), Costa Rica. PhD Dissertation, University of Wien.
- Hunter, M. O., Keller, M., Morton, D., Cook, B., Lefsky, M., Ducey, M., ... Schietti, J. (2015). Structural Dynamics of Tropical Moist Forest Gaps. *PloS one*, 10(7), e0132144. doi:10.1371/journal.pone.0132144
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, UK / US). 2006. Directrices del IPCC del 2006 para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero. Institute for Global Environmental Strategies: Kanagawa, Japan.

- IPCC, (Intergovernmental Panel on Climate Change, UK / US). 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Ecology. Institute for Global Environmental Strategies: Kanagawa, Japan.
- Jansen, D. y Liesner, R. 1980. Annotated checklist of lowland Guanacaste Province Costa Rica, exclusive of grasses and nonvascular cryptograms. *Brenesia* 18: 15-90.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363–375.
- Jost, L., A. Chao, y R. L. Chazdon. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity. In: A. E. Magurran and B. J. McGill (Eds.). *Biological Diversity. Frontiers in measurement and assessment*, pp. 66–84. Oxford University Press.
- Jost, L., González-Oreja J.A.. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana* 56 (1-2): 3–14
- Kappelle, M. Castro, M. Acevedo, L., González, L. y Monge, H. 2003. Ecosistemas del área de conservación Osa (ACOSA). Ed INBio. Heredia, Costa Rica.
- Kartawinata, K., Rochadi, A. y Partomihardjo, J. 1981. Composition and structure of a lowland dipterocarp forest at Wanariset, East Kalimantan (Indonesia). *Malaysian Forester* 44, 2/3 397-406.
- Kennedy, D.N., y Swaine, M.D. 1992. Germination and growth of colonizing species in artificial gaps of different sizes in dipterocarp rain forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 335: 357–66.
- King, D., y Clark, D. (2011). Allometry of emergent tree species from saplings to above-canopy adults in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 27(6), 573-579. doi:10.1017/S0266467411000319
- Korning, J; Balslev, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10:151-166.
- Kuebler C., Núñez Vargas P. and Vinceti B. 2004^a Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 421–436. DOI 10.1098/rstb.2003.1431.
- Lagos, O; Vanegas, S. 2003. Impacto del aprovechamiento forestal en la biomasa y carbono de bosques naturales de Nueva Quezada, Río San Juan. Tesis, Universidad Centroamerica, Facultad de Ciencia, Tecnología y Ambiente, Departamento de Ciencias Ambientales.
- Lal, R. 2005. Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 220: 242–258.
- Lamprecht, H. 1964. Ensayo sobre la estructura florística de la parte suoriental del bosque universitario “El Caimital”. *Revista Forestal Venezolana*, 7(10): 77-119.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Trad. A. Carrillo. Eschborn, GE, GTZ. 335 p.
- Laurance, S., Laurance, W., Andrade, A., Fearnside, P., Harms, K., Vicentini, A., & Luizão, R. (2010). Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: A landscape-scale study. *Journal of Vegetation Science*, 21(1), 96-106. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/40925469>
- Laurance, W. F., Fearnside, P. M., Laurance, S. G., Delamonica, P., Lovejoy, T. E., Rankin-de Merona, J. M., ... Gascon, C. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118, 127–138. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00494-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00494-0)

- Laurance, W.F. (2007). Have we overstated the tropical biodiversity crisis?, *Trends in Ecology & Evolution*, Volume 22, Issue 2, Pages 65-70, ISSN 0169-5347, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.014>.
- Legendre, P., Mi, X., Ren, H., Ma, K., Yu, M., Sun, I. F., y He, F. 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674. <https://doi.org/10.1890/07-1880.1>
- Lew, L.R. 1983. The Geology of the Osa Peninsula, Costa Rica. M.Sc. thesis. Pennsylvania State University. 128 pp.
- Lewis S. L., Phillips O. L., Baker T. R., Lloyd J., Malhi Y., Almeida S., Higuchi N., Laurance W. F., Neill D. A., Silva J. N. M., Terborgh J., Torres Lezama A., Vásquez Martínez R., Brown S., Chave J.,
- Lewis, S. L., Phillips, O.L., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T.R., Brown, S., Graham, A. W., Higuchi, N., Hilbert, D. W., Laurance, W. F., Lejoly, J., Malhi, Y., Monteagudo, A. , Núñez-Vargas, P., Sonké, B....., Terborgh, J. W. y Vásquez-Martínez, R. 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, 92: 929-944. doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00923.x
- Li, M., Lieberman, M. & Lieberman, D. 1996. Seedling demography in understory tropical wet forest in Costa Rica. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (ed. M.D. Swaine), pp. 285–314. Unesco, Paris.
- Liebermann, D., Liebermann, M., Peralta, R. y Hartshorn, G.S.. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. - *J. Ecol.* 84: 137-152.
- Lim, W.H.L. y Turner, I.M. 1996. Resource availability and growth responses to defoliation in seedlings of three early-successional, tropical, woody species. *Ecological Research*. 11: 321–4.
- Litton, C. M., Raich, J. W. y Ryan, M. G. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13: 2089-2109. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01420.x
- Londoño, A.C. y Jiménez, E.M. 1999. Efecto del tiempo entre los censos sobre la estimación de las tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento de árboles (períodos de 1, 4 y 5 años). *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 14(1): 41–58.
- Lugo, A., y Scatena, F. 1996. Background and Catastrophic Tree Mortality in Tropical Moist, Wet, and Rain Forests. *Biotropica*, 28(4), 585-599. doi:10.2307/2389099
- Macia, M.J. y Svenning, J.C. 2005. Oligarchic dominance in western Amazonian plant communities. *Journal of Tropical Ecology* 21: 613-626.
- Malhi Y, Phillips OL (2004) Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359:549-555
- Malhi, Y., Phillips, O., Lloyd, J., Baker, T., Wright, J., Almeida, S., Arroyo, L., Frederiksen, T., Grace, J., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, W., Leão, C., Lewis, S., Meir, P., Monteagudo, A., Neill, D., Núñez-Vargas, P., Panfil, S., Patiño, S., Pitman, N., Quesada, C., Rudas-Ll., A., Salomão, R., Saleska, S., Silva, N., Silveira, M., Sombroek, W., Valencia, R., Vásquez Martínez, R., Vieira, I. y Vinceti, B. 2002, An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science*, 13: 439-450. doi:10.1111/j.1654-1103.2002.tb02068.x
- Maser, C., Anderson, R.G., Cromack, K. Jr., Williams, J.T., y Martin, R.E. 1979. Dead and down woody material. In: Thomas J.W. editor. *Wildlife habitats in managed forests - the Blue Mountains of*

Oregon and Washington. USDA Agricultural Handbook 553, USDA Forest Service, Washington DC. 78–95

- Matteucci, D. y Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Secretaría de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.. Metodología para el estudio de la vegetación. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Secretaría de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- McDowell, N. , Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K. , Brando, P. , Brien, R. , Chambers, J. , Christoffersen, B. , Davies, S. , Doughty, C. , Duque, A. , Espirito-Santo, F. , Fisher, R. , Fontes, C. G., Galbraith, D. , Goodsman, D. , Grossiord, C. , Hartmann, H. , Holm, J. , Johnson, D. J., Kassim, A. R., Keller, M. , Koven, C. , Kueppers, L. , Kumagai, T. , Malhi, Y. , McMahon, S. M., Mencuccini, M. , Meir, P. , Moorcroft, P. , Muller-Landau, H. C., Phillips, O. L., Powell, T. , Sierra, C. A., Sperry, J. , Warren, J. , Xu, C. and Xu, X. 2018., Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytol*, 219: 851-869. doi:10.1111/nph.15027
- McDowell, N. G., & Allen, C. D. (2015). Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change*, 5, 669–672. <https://doi.org/10.1038/nclimate2641>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., ... y White, E.P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett.*; 10(10): 995–1015. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x
- Millenium Ecosystem Aseessment – MEA -. 2003. Ecosystem and human well-being: A framework for assessment. Island Press. Washington. D.C
- MINAE, SINAC, CONAGEBIO, FONAFIFO. 2018. Sexto Informe Nacional de Costa Rica ante el Convenio de Diversidad Biológica. Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo - Apoyo técnico para que las Partes Elegibles desarrollen el Sexto Informe Nacional para el CDB (6NR-LAC, SecCDB, GEF, PNUD), Costa Rica.
- Morera, A. y Barquero, M. 2007. Protocolo para la ubicación y mantenimiento de las parcelas permanentes para el monitoreo continuo de los bosques de Costa Rica. Universidad Nacional, Escuela de Ciencias Ambientales, Instituto de Investigación y Servicios Forestales.
- Morera-Beita, A., Sanchez, D., Wanek, W., Hofhansl, F., Werner, H., Chacón-Madrigal, E., Montero-Muñoz, J.L., y Silla, F. 2019. Beta diversity and oligarchic dominance in the tropical forests of Southern Costa Rica. *Biotropica*. 2019; 51: 117– 128. <https://doi.org/10.1111/btp.12638>
- Moya, R; Rodríguez, A; Olivares, C. 2014. Árboles maderables de la Península de Osa: madera y corteza. Cartago, CR, Editorial Tecnológica de Costa Rica. 344 p.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Nascimento, H.E.M. y Laurance W.F. 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*. 168 (1-3): 311-321.

- Nebel, G.; Kvist, L.P.; Vanclay, J.K. y Vidaurre, H. 2000. Dinámica de los bosques de la llanura aluvial inundable de la Amazonía Peruana: Efectos de las perturbaciones e implicancias para su manejo y conservación. *Folia Amazonica* 11(1-2):65-97.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. y Iriarte, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80, 1908–1926.
- Núñez, J. 1985. Fundamentos de Edafología. 2 ed. San José, CR. EUNED. 188 p.
- Oliveira, A. P., Schiavini, I., do Vale, V., Lopes, S., Arantes, C, Gusson, A.E., Júnior, J.A y Dias-Neto, O.C. 2014. Mortality, recruitment and growth of the tree communities in three forest formations at the Panga Ecological Station over ten years (1997-2007). *Acta Botanica Brasilica*, 28(2), 234-248. <https://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062014000200010>
- Ortiz, E. 2008. Atlas digital de Costa Rica. 2008. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Paniagua-Zambrana, N.Y. 2005. Diversidad, densidad, distribución y uso de las palmas en la región del Madidi, noreste del departamento de La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia* 40: 265-288.
- Peralta, R., Hartshorn, G.S., Lieberman, D. & Lieberman, M. (1987). Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en la selva, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* (Supl. 1): 23-39.
- Phillips O. L., Baker T. R., Arroyo L., Higuchi N., Killeen T. J., Laurance W. F., Lewis S. L., Lloyd J., Malhi Y., Monteagudo A., Neill D. A., Núñez Vargas P., Silva J. N. M., Terborgh J., Vásquez Martínez R., Alexiades M., Almeida S., Brown S., Chave J., Comiskey J. A., Czimczik C. I., Di Fiore A., Erwin T., Kuebler C., Laurance S. G., Nascimento H. E. M., Olivier J., Palacios W., Patiño S., Pitman N. C. A., Quesada C. A., Saldias M., Torres Lezama A. y Vinceti B. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. 359 *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* <http://doi.org/10.1098/rstb.2003.1438>
- Phillips, O. L. 1996. Long-term environmental change in tropical forests: increasing tree turnover. *Environ. Conserv.* 23, 235–248.
- Phillips, O. L., Aragao, L., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., ... Lezama, A. (2009). Drought sensitivity of the amazon rainforest. *Science*, 323, 1344–1347. <https://doi.org/10.1126/science.1164033>
- Phillips, O.L. y Gentry, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263: 954-958.
- Phillips, O.L.; Hall, P.; Gentry, A.H.; Sawyer, S.A. y Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 91:2805-2809.
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J. W., Silman, M. R., Núñez, V. P., Neill, D. A., Ceron, C. E., Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82, 2101–2117. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2101:DADOTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2)
- Pompa, J., Bongers, F., Meave del Castillo, J. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rainforest of Los Tuxtlas, Mexico. - *Vegetatio* 74: 81-91.
- Pos, E. , Guevara, J. E., Molino, J. , Sabatier, D. , Bánki, O. S., Pitman, N. C., ... and ter Steege, H. (2019), Scaling issues of neutral theory reveal violations of ecological equivalence for dominant Amazonian tree species. *Ecol Lett.* doi:10.1111/ele.13264

- Powers J.S. y Veldkamp, E. 2005. Regional variation in soil carbon and $\delta^{13}\text{C}$ in forests and pastures of northeastern Costa Rica. *Biogeochemistry* 72:315–336
- Powers, J y Schlesinger, W. 2002. Relationships among soil carbon distributions and biophysical factors at nested spatial scales in rainforests of northeastern Costa Rica. *Geoderma* 109: 165–190.
- Proctor, J., Anderson, J. M., Chai, P. y Vallack, H. W. (1983) Ecological studies in four contrasting lowland rainforests in Guning Mulu National Park, Sarawak. I. Forest Environment, structure and floristics. *J. Ecol.* 71, 237-260.
- Prodan, M; Peters, R. Cox, F. y Real, P. 1997. *Mensura forestal*. San José, CR. GTZ, IICA. 586 p
- Putz, F. 1983. Liana biomass and leaf area of a “tierra firme” forest in the Rio Negro Basin, Venezuela, *Biotropica*, 15(3): 185–189.
- Putz, F. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65:1713-1724.
- Pyle, C; Brown, M. 1998. A rapid system of decay classification of hardwood logs of the eastern deciduous forest floor. *J. Torrey Bot. Soc.* 125: 237-245.
- Quesada, F.J., Jiménez, Q., Zamora, N., Aguilar, R. y J. González. 1997. *Árboles de Península de Osa*. — Heredia: INBio.
- R Core Team 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rich, P.M; Helenurm, K; Kearns, D; Morse, S.R; Palmer, M.W; Short, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bull. TorreyBot. Club* 113, 241–246.
- Robert, E., Brais, S., Harvey, B.D. y Greene, D. 2012. Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year. *Canadian Journal of Forest Research* 42: 1446–1455.
- Rollet, B. 1980. *Organización en ecosistemas tropicales; Informe sobre el estado de los conocimientos*. Roma, Italia, UNESCO/PNUMA/FAO. 162 p.
- Rowland, L., Da Costa, A. C. L., Galbraith, D. R., Oliveira, R. S., Binks, O. J., Oliveira, A. A., ... Meir, P. (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, 528, 119–122.
- Saldarriaga, J.G., West, D.C., Tharp, M.L. y Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *J. Ecol.* 76:938-958
- Sánchez, M. 2011. *Protocolo de establecimiento y medición de Parcelas Permanentes de Muestreo en Bosque Natural. Para la Red de Parcelas Permanentes de Monitoreo de Ecosistemas Forestales (RPPMF)*. Universidad Nacional, Instituto de Investigación y Servicios Forestales.
- Santiago-García, R.J., Finegan, B., Bosque-Pérez, N.A. 2019. Soil is the main predictor of secondary rain forest estimated aboveground biomass across a Neotropical landscape. *Biotropica*. 2019; 51: 10–17. <https://doi.org/10.1111/btp.12621>
- Scatena, FN. 2002. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. In Guariguata, MR; Catan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, Costa Rica, Editorial Tecnológica de Costa Rica.

- Schnitzer, S.A. y BONGERS, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends Ecol. Evol.* 17: 223-230
- Schnitzer, S; De Walt, S; Chave, J. 2006. Censusing and measuring lianas: a quantitative comparison of the common methods. *Biotropica*, 38(5): 581–591.
- Segnini, A; Santos, L.M; Silva, W.T.L; Martin Neto, L; Borato, C; Melo, W.J; Bolonhezi, D. 2008. Comparative study of carbon quantification methods in soil with high Fe contents (Oxisols). *Química Nova* 31: 94-97.
- Sheil, D. y Phillip, O.1995. Evaluating turnover in tropical forests. *Science*, vol. 268, no. 5212, 1995, p. 894+. Health Reference Center Academic.
- Silman, M.R., Araujo-Murakami, A., Urrego, D.H., Bush, M.B. y Pariamo, H. 2005. Estructura de las comunidades de árboles en el límite sur de la Amazonía occidental: Manu y Madidi. *Ecología en Bolivia* 40(3): 443-452.
- Soto, R. y Jiménez, V. 1992. Evaluación ecológica rápida. Península de Osa, Costa Rica. Programa BOSCOA, Fundación Neotrópica, WWF. 252 pp.
- Stephenson, N.L., y Mantgem, P.J. 2005. Forest turnover rats follow global and regional patterns or productivity. *Ecol Lett.* May; 8(5):524-31. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00746.x.
- Suatunce, P., Somarriba, E., Haley, C. y Finegan, B. 2003. Composición florística y estructura de bosques y cacaotales en los Territorios Indígenas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 10(37-38): 31-35.
- Swaine, M.D.; Lieberman, D. y Putz, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- Synnot, T.J. (1979). A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests. *Tropical Forestry Papers*, Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford. No. 14, 67 pp.
- ter Steege, H., Pitman, N., Phillips, O., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molion, J.F., Prevost, M.-
- ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Der Hout. P., Daly, D.,...y Morawetz, W. 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*. 12: 2255–2277. *Biodivers. Conserv.* 12: 2255–2277. <https://doi.org/10.1023/A:1024593414624>
- ter Steege, H., Pitman, N.C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P, Guevara, J-E,... Silman, M.R. 2013. Hyperdominance in the amazonian tree flora. – *Science* 342: 1243092. DOI: 10.1126/science.1243092
- Terborgh, J. 1973. On the Notion of Favorableness in Plant Ecology. *The American Naturalist*, 107(956), 481-501. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2459821>
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of Diversity in Trop. Forest. - *iotrop.* 24(2b): 283-292.
- Thomsen, K. 1997. Potential of non-timber forest products in tropical rain forest in Costa Rica. Tesis Ph.D. Copenhagen, DK. University of Copenhagen. s. p.
- Tomlinson, P. B. 1990. *The Structural Biology of Palms*. Oxford University Press, United States, New York. Pp. 477.
- Tomlinson, P.B. 2006. The uniqueness of palms. *Bot. J. Linn. Soc.* 151, 5–14.

- Turner, I.M. 2001. Introduction. In *The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest* (Cambridge Tropical Biology Series, pp. 1-14). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511542206.002
- Uhl, C., Clark, K., N, Dezzio, N., Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. - *Ecology* 69: 751-763.
- Valencia R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magard E. y Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229.
- van der Werf, GR; Morton, DC; DeFries, RS; Olivier, JGJ; Kasibhatla, PS; Jackson, RB; Collatz, GJ; Randerson, JT. 2009. CO2 emissions from forest loss. *Nature Geoscience* 2(11):737-738.
- Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13690–13696. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415442111>
- Vormisto, J., Svenning, J., Hall, P. y Balslev, H. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577–588.
- Wanek, W., Drage, S., Hinko, N., Hofhansl, F., Pölz E.M., Ratzer, A. y Richter, A. 2008. Primary production and nutrient cycling in lowland rainforests of the Golfo Dulce región. Case study, 155-177. In *Natural and Cultural History of the Golfo Dulce Region, Costa Rica*
- Weber, A., Huber, W., Weissenhofer, A., Zamora, N. y G. Zimmermann. 2001. An introductory field guide to the flowering plants of the Golfo Dulce rainforests, Costa Rica. — *Stapfia* 78: 1- 462.
- Weissenhofer, A. 2005. Structure and vegetation dynamics of four selected one hectare forest plots in the lowland rainforests of the Piedras Blancas National Park ("Regenwald der Österreicher"), Costa Rica, with notes on the vegetation diversity of the Golfo Dulce region. Doctoral thesis. University of Vienna. Institute of Botany. Faculty Centre of Botany. Department of Palynology and Structural Botany.
- Weissenhofer, A., Huber, W., Mayer, V., Pamperl, S., Weber, A. y Aubrecht, G. 2008. Natural and cultural history of the Golfo Dulce region, Costa Rica. *Stapfia*, 88, 768.
- Weissenhofer, A., y Huber, W. 2001. Basic geographical and climate features of the Golfo Dulce region. In A. Weber, W. Huber, A. Weissenhofer, N. Zamora & G. Zimmermann (Eds.), *An introductory field guide to the flowering plants of the Golfo Dulce Rain Forests, Costa Rica* (pp. 15–24). Linz, Austria: Oberösterreichisches Landes Museum.
- Whitmore, T.C. 1990. *An introduction to Tropical Rain Forests*. Clarendon, Press, Oxford and New York: Oxford University, xii 226 pg.
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. In: WILSON, E.O. (ed.): *Biodiversity*. - Washington: National Academy Press .
- Wright, S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends Ecol. Evol.* 20: 553–560.
- Wright, S. J. and Muller-Landau, H. C. (2006). The Future of Tropical Forest Species1. *Biotropica*, 38: 287-301. doi:10.1111/j.1744-7429.2006.00154.x
- Zamora, N., Hammel, B. E. y Grayum, M. H. 2004. *Manual de las Plantas de Costa Rica Vol. 1. Vegetación / Vegetation: Monograph in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 97: 91–216.

- Zanne, A.E; López-González, G; Coomes, D.A; Ilic, J; Jansen, S; Lewis, S.L; Miller, R.B; Swenson, N.G; Wiemann, M.C; Chave, J. 2009. Global wood density database. Dryad. Identifier: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.
- Zuleta, D., Duque, A., Cardenas, D., Muller-Landau, H. C., & Davies, S. (2017). Drought-induced mortality patterns and rapid biomass recovery in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Ecology*, 98, 2538–2546. <https://doi.org/10.1002/ecy.1950>

7 Anexos

Table S1. Similarity percentage analyses (SIMPER) between pair of forest types showing the average abundance (Aver.Abund)) and dissimilarity (Aver.Diss) of each species in each forest type. Species where ordered from the species with the highest contribution to the dissimilarity among forest types to the species with the lowest contribution. Diss/SD was calculated as the ratio between average dissimilarity and standard deviation. Contrib% indicates percentage the contribution of each species to the total dissimilarity among forest types.

Groups Ridge vs Ravine						
Average dissimilarity = 48.63						
	Group RIDGE	Group RAVINE				
Species	Aver.Abund	Aver.Abund	Aver.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Iri_del	3.49	6.39	3.82	1.5	7.86	7.86
Com_exc	4.48	0.99	3.07	1.55	6.31	14.17
Oto_nov	1.84	4.61	2.8	1.58	5.77	19.94
Voch_fer	2.74	0.57	2.3	1.09	4.72	24.66
Tet_mac	1.29	3.69	2.13	1.8	4.38	29.04
Pou_bic	2.63	0.28	2.12	1.04	4.35	33.39
Ple_lin	0.68	2.31	2.03	1.05	4.17	37.56
Chi_par	0.45	2.66	2.02	2.07	4.16	41.73
Tap_gui	3.5	1.93	1.99	1.66	4.09	45.82
Sor_pub	0.35	2.48	1.91	1.49	3.93	49.75
Sym_glo	4.43	2.51	1.91	1.85	3.92	53.67
Tet_pan	2.33	1.57	1.87	1.21	3.85	57.51
Ape_tib	0.45	2.38	1.82	1.96	3.73	61.25
Bro_lac	2.57	1.54	1.74	1.42	3.57	64.82
Vir_seb	1.88	1.84	1.58	1.34	3.25	68.07
Soc_exo	2.96	2.26	1.55	1.56	3.18	71.25
Car_nic	3.07	2.93	1.54	1.45	3.16	74.41
Cas_tun	0.85	1.38	1.5	1.29	3.09	77.49
Per_his	3.17	2.2	1.38	1.32	2.85	80.34
Mar_plu	1.51	1.46	1.38	1.29	2.83	83.17
Voc_gen	1.84	0.75	1.37	1.3	2.81	85.99
Cec_ins	0.69	1.79	1.36	1.31	2.81	88.8
Lac_pan	2.2	1.37	1.35	1.43	2.78	91.58
Chi_lat	1.2	0.95	1.23	1.1	2.52	94.1
Bro_gui	2.87	1.89	1.12	1.44	2.3	96.4
Vir_kos	1.28	1.98	1.04	1.61	2.13	98.53
Vir_sur	1.73	2.19	0.71	1.36	1.47	100

Groups Rigde vs Secondary
Average dissimilarity = 55.08

Species	Group RIDGE	Group SECONDARY	Aver.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Aver.Abund	Aver.Abund				
Ape_tib	0.45	4.76	4.25	1.8	7.71	7.71
Com_exc	4.48	0.68	3.69	1.86	6.7	14.42
Sym_glo	4.43	0.89	3.54	3.64	6.42	20.84
Iri_del	3.49	3.3	2.91	1.44	5.28	26.11
Cas_tun	0.85	2.59	2.69	0.93	4.88	30.99
Tet_mac	1.29	3.94	2.67	1.56	4.84	35.83
Voch_fer	2.74	1.77	2.57	1.23	4.67	40.51
Tap_gui	3.5	2.02	2.38	1.48	4.32	44.83
Pou_bic	2.63	0.79	2.16	0.98	3.92	48.76
Car_nic	3.07	2.57	2.08	1.79	3.78	52.53
Soc_exo	2.96	0.98	2.04	1.51	3.7	56.24
Tet_pan	2.33	0.48	2.03	1.17	3.68	59.92
Oto_nov	1.84	2.2	1.98	1.3	3.6	63.52
Lac_pan	2.2	0.4	1.96	1.55	3.56	67.08
Cec_ins	0.69	2.08	1.94	1.07	3.52	70.59
Bro_lac	2.57	0.8	1.77	1.33	3.22	73.81
Voc_gen	1.84	1.12	1.63	1.39	2.96	76.77
Per_his	3.17	1.88	1.62	1.32	2.93	79.7
Mar_plu	1.51	0.2	1.5	1.16	2.71	82.42
Vir_seb	1.88	1.35	1.45	1.53	2.63	85.05
Chi_par	0.45	1.32	1.36	0.85	2.48	87.52
Bro_gui	2.87	1.64	1.36	2.02	2.47	89.99
Ple_lin	0.68	1.51	1.32	1.29	2.39	92.39
Sor_pub	0.35	1.31	1.17	1.45	2.13	94.51
Chi_lat	1.2	0.69	1.11	1.2	2.01	96.53
Vir_kos	1.28	1.83	1.08	1.39	1.95	98.48
Vir_sur	1.73	1.33	0.84	1.3	1.52	100

Groups	Ravine	vs				
Secondary						
Average dissimilarity = 44.77						
	Group RAVINE	Group SECONDARY				
Species	Aver.Abund	Aver.Abund	Aver.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Iri_del	6.39	3.3	4.32	1.81	9.66	9.66
Oto_nov	4.61	2.2	2.99	1.41	6.67	16.33
Ape_tib	2.38	4.76	2.61	1.22	5.83	22.16
Cas_tun	1.38	2.59	2.26	0.83	5.06	27.22
Ple_lin	2.31	1.51	2.16	1.16	4.83	32.05
Chi_par	2.66	1.32	2.16	2	4.83	36.88
Tap_gui	1.93	2.02	2.03	1.32	4.52	41.41
Cec_ins	1.79	2.08	1.98	1.38	4.41	45.82
Vir_seb	1.84	1.35	1.88	1.13	4.19	50.01
Soc_exo	2.26	0.98	1.78	1.34	3.97	53.98
Voch_fer	0.57	1.77	1.73	0.95	3.87	57.85
Sym_glo	2.51	0.89	1.7	1.25	3.8	61.64
Car_nic	2.93	2.57	1.56	1.24	3.48	65.13
Tet_pan	1.57	0.48	1.4	0.88	3.13	68.26
Mar_plu	1.46	0.2	1.37	1.07	3.07	71.33
Bro_lac	1.54	0.8	1.34	1.18	2.99	74.32
Sor_pub	2.48	1.31	1.33	1.01	2.96	77.28
Chi_lat	0.95	0.69	1.26	0.88	2.81	80.09
Voc_gen	0.75	1.12	1.26	1.05	2.8	82.89
Per_his	2.2	1.88	1.24	1.42	2.76	85.65
Tet_mac	3.69	3.94	1.13	1.25	2.53	88.18
Lac_pan	1.37	0.4	1.12	1.39	2.5	90.68
Vir_sur	2.19	1.33	1.02	1.35	2.27	92.95
Com_exc	0.99	0.68	0.86	1.36	1.93	94.88
Pou_bic	0.28	0.79	0.85	0.92	1.9	96.78
Bro_gui	1.89	1.64	0.79	1.37	1.77	98.54
Vir_kos	1.98	1.83	0.65	1.07	1.46	100

Groups Ridge vs Slope

Average dissimilarity = 39.31

Species	Group RIDGE Aver.Abund	Group SLOPE Aver.Abund	Aver.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Iri_del	3.49	7.58	4.44	1.7	11.32	11.32
Sor_pub	0.35	3	2.17	2.46	5.54	16.86
Oto_nov	1.84	4.11	2.06	1.49	5.25	22.12
Voch_fer	2.74	1	2.05	1.19	5.23	27.34
Tet_mac	1.29	3.56	1.92	1.62	4.9	32.24
Cas_tun	0.85	2.2	1.87	1.19	4.77	37.01
Com_exc	4.48	4.87	1.77	1.5	4.51	41.52
Chi_lat	1.2	2.23	1.76	1.01	4.48	46
Pou_bic	2.63	1.53	1.74	1.1	4.43	50.43
Tap_gui	3.5	2.77	1.56	1.15	3.98	54.41
Car_nic	3.07	3.15	1.48	1.11	3.77	58.18
Mar_plu	1.51	2.28	1.34	1.37	3.43	61.61
Cec_ins	0.69	2.21	1.29	1.63	3.29	64.89
Soc_exo	2.96	1.65	1.26	1.38	3.2	68.1
Chi_par	0.45	1.6	1.23	1.09	3.14	71.23
Voc_gen	1.84	1.29	1.22	1.4	3.12	74.35
Tet_pan	2.33	2.37	1.22	1.26	3.12	77.47
Bro_lac	2.57	2.05	1.19	1.38	3.03	80.5
Per_his	3.17	2.31	1.09	1.38	2.78	83.28
Vir_seb	1.88	1.23	1.05	1.31	2.67	85.95
Lac_pan	2.2	2.24	0.96	1.55	2.45	88.4
Ple_lin	0.68	1.6	0.93	1.55	2.38	90.78
Vir_kos	1.28	1.41	0.87	1.28	2.23	93.01
Bro_gui	2.87	2.39	0.77	1.45	1.96	94.97
Ape_tib	0.45	0.88	0.77	1.2	1.96	96.93
Vir_sur	1.73	2.02	0.66	1.37	1.69	98.62
Sym_glo	4.43	3.99	0.54	1.42	1.38	100

Groups Ravine vs Slope						
Average dissimilarity = 37.67						
	Group RAVINE	Group SLOPE				
Species	Aver.Abund	Aver.Abund	Aver.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Iri_del	3.49	7.58	4.44	1.7	11.32	11.32
Sor_pub	0.35	3	2.17	2.46	5.54	16.86
Oto_nov	1.84	4.11	2.06	1.49	5.25	22.12
Voch_fer	2.74	1	2.05	1.19	5.23	27.34
Tet_mac	1.29	3.56	1.92	1.62	4.9	32.24
Cas_tun	0.85	2.2	1.87	1.19	4.77	37.01
Com_exc	4.48	4.87	1.77	1.5	4.51	41.52
Chi_lat	1.2	2.23	1.76	1.01	4.48	46
Pou_bic	2.63	1.53	1.74	1.1	4.43	50.43
Tap_gui	3.5	2.77	1.56	1.15	3.98	54.41
Car_nic	3.07	3.15	1.48	1.11	3.77	58.18
Mar_plu	1.51	2.28	1.34	1.37	3.43	61.61
Cec_ins	0.69	2.21	1.29	1.63	3.29	64.89
Soc_exo	2.96	1.65	1.26	1.38	3.2	68.1
Chi_par	0.45	1.6	1.23	1.09	3.14	71.23
Voc_gen	1.84	1.29	1.22	1.4	3.12	74.35
Tet_pan	2.33	2.37	1.22	1.26	3.12	77.47
Bro_lac	2.57	2.05	1.19	1.38	3.03	80.5
Per_his	3.17	2.31	1.09	1.38	2.78	83.28
Vir_seb	1.88	1.23	1.05	1.31	2.67	85.95
Lac_pan	2.2	2.24	0.96	1.55	2.45	88.4
Ple_lin	0.68	1.6	0.93	1.55	2.38	90.78
Vir_kos	1.28	1.41	0.87	1.28	2.23	93.01
Bro_gui	2.87	2.39	0.77	1.45	1.96	94.97
Ape_tib	0.45	0.88	0.77	1.2	1.96	96.93
Vir_sur	1.73	2.02	0.66	1.37	1.69	98.62
Sym_glo	4.43	3.99	0.54	1.42	1.38	100

Groups	Secondary	vs				
Slope						
Average dissimilarity = 49.56						
	Group SECONDARY	Group SLOPE				
Species	Aver.Abund	Aver.Abund	Aver.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Iri_del	3.3	7.58	4.95	1.95	9.99	9.99
Com_exc	0.68	4.87	3.8	2.36	7.66	17.66
Ape_tib	4.76	0.88	3.43	1.59	6.91	24.57
Sym_glo	0.89	3.99	2.79	2.94	5.64	30.21
Cas_tun	2.59	2.2	2.45	1.02	4.95	35.16
Oto_nov	2.2	4.11	2.37	1.73	4.79	39.95
Tap_gui	2.02	2.77	2.08	1.3	4.2	44.15
Chi_lat	0.69	2.23	1.99	0.94	4.02	48.17
Car_nic	2.57	3.15	1.93	1.96	3.9	52.07
Mar_plu	0.2	2.28	1.93	1.63	3.89	55.96
Tet_pan	0.48	2.37	1.72	2.02	3.47	59.43
Voch_fer	1.77	1	1.67	1.08	3.36	62.79
Lac_pan	0.4	2.24	1.67	2.57	3.36	66.16
Cec_ins	2.08	2.21	1.61	1.58	3.25	69.4
Chi_par	1.32	1.6	1.61	1.19	3.24	72.64
Sor_pub	1.31	3	1.56	1.76	3.14	75.78
Bro_lac	0.8	2.05	1.43	1.6	2.88	78.67
Voc_gen	1.12	1.29	1.29	1.24	2.61	81.28
Vir_seb	1.35	1.23	1.28	1.26	2.58	83.86
Pou_bic	0.79	1.53	1.28	1.15	2.57	86.44
Tet_mac	3.94	3.56	1.24	1.26	2.5	88.93
Soc_exo	0.98	1.65	1.02	1.23	2.05	90.98
Ple_lin	1.51	1.6	0.96	1.46	1.93	92.91
Vir_sur	1.33	2.02	0.9	1.31	1.81	94.72
Per_his	1.88	2.31	0.89	1.17	1.79	96.51
Vir_kos	1.83	1.41	0.87	1.33	1.76	98.27
Bro_gui	1.64	2.39	0.86	1.31	1.73	100

Table S2. Top 30 species in each forest type (O: oligarch/ C: common/ R: rare; total number of individuals)

Ridge Primary Forest	Slope Primary Forest	Ravine Primary Forest	Secondary Forest
<i>Welfia regia</i> (C; 131)	<i>Iriartea deltoidea</i> (O; 369)	<i>Iriartea deltoidea</i> (O; 258)	<i>Goethalsia meiantha</i> (C; 218)
<i>Compsonura excelsa</i> (O; 122)	<i>Compsonura excelsa</i> (O; 130)	<i>Otoba novogranatensis</i> (O; 123)	<i>Apeiba tibourbou</i> (O; 141)
<i>Mabea occidentalis</i> (C; 100)	<i>Otoba novogranatensis</i> (O; 95)	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i> (O; 71)	<i>Hieronyma alchorneoides</i> (C; 91)
<i>Symphonia globulifera</i> (O; 99)	<i>Symphonia globulifera</i> (O; 81)	<i>Welfia regia</i> (C; 55)	<i>Castilla tunu</i> (O; 90)
<i>Iriartea deltoidea</i> (O; 95)	<i>Welfia regia</i> (C; 78)	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (O, 51)	<i>Alchornea costaricensis</i> (C; 88)
<i>Qualea paraensis</i> (C; 86)	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i> (O; 70)	<i>Carapa nicaraguensis</i> (O; 50)	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i> (O; 85)
<i>Tapirira guianensis</i> (O; 72)	<i>Carapa nicaraguensis</i> (O; 64)	<i>Goethalsia meiantha</i> (C; 48)	<i>Iriartea deltoidea</i> (O; 81)
<i>Vochysia ferruginea</i> (O; 64)	<i>Chimarrhis latifolia</i> (O; 58)	<i>Sorocea pubivena</i> (O; 41)	<i>Spondias radlkoferi</i> (C; 81)
<i>Carapa nicaraguensis</i> (O; 62)	<i>Tapirira guianensis</i> (O; 56)	<i>Symphonia globulifera</i> (O; 40)	<i>Gmelina arborea</i> (R; 67)
<i>Pourouma bicolor</i> (O; 61)	<i>Mabea occidentalis</i> (C; 56)	<i>Socratea exorrhiza</i> (O; 40)	<i>Guatteria chiriquiensis</i> (C; 51)
<i>Perebea hispidula</i> (O; 58)	<i>Sorocea pubivena</i> (O; 49)	<i>Chimarrhis parviflora</i> (O; 40)	<i>Carapa nicaraguensis</i> (O; 46)
<i>Marila laxiflora</i> (C; 56)	<i>Qualea paraensis</i> (C; 45)	<i>Virola sebifera</i> (O; 39)	<i>Miconia trinervia</i> (C; 44)
<i>Pausandra trianae</i> (C; 52)	<i>Castilla tunu</i> (O; 43)	<i>Calatola costaricensis</i> (C; 36)	<i>Otoba novogranatensis</i> (O; 43)
<i>Socratea exorrhiza</i> (O; 48)	<i>Marila pluricostata</i> (O; 35)	<i>Eschweilera biflora</i> (C; 35)	<i>Luehea seemannii</i> (C; 43)
<i>Brosimum guianense</i> (O; 44)	<i>Pausandra trianae</i> (C; 33)	<i>Apeiba tibourbou</i> (O; 32)	<i>Cecropia insignis</i> (O; 42)
<i>Tetragastris panamensis</i> (O; 44)	<i>Brosimum guianense</i> (O; 31)	<i>Cleidion castaneifolium</i> (C; 31)	<i>Tapirira guianensis</i> (O; 40)
<i>Brosimum lactescens</i> (O; 41)	<i>Tetragastris panamensis</i> (O; 30)	<i>Tapirira guianensis</i> (O; 30)	<i>Ficus tonduzii</i> (C; 40)
<i>Lacmellea panamensis</i> (O; 33)	<i>Perebea hispidula</i> (O; 29)	<i>Perebea hispidula</i> (O; 30)	<i>Hampea appendiculata</i> (C; 39)
<i>Guarea pterorhachis</i> (C; 32)	<i>Brosimum lactescens</i> (O; 29)	<i>Chrysochlamys glauca</i> (C; 30)	<i>Vochysia ferruginea</i> (O; 36)
<i>Euterpe precatoria</i> (C; 30)	<i>Cecropia insignis</i> (O; 26)	<i>Ocotea rivularis</i> (C; 30)	<i>Platymiscium curuense</i> (C; 31)
<i>Otoba novogranatensis</i> (O; 28)	<i>Lacmellea panamensis</i> (O; 26)	<i>Tetragastris panamensis</i> (O; 29)	<i>Inga oerstedia</i> (C; 30)
<i>Calophyllum brasiliense</i> (C; 28)	<i>Chimarrhis parviflora</i> (O; 25)	<i>Brosimum utile</i> (C; 28)	<i>Jacaranda copaia</i> (C; 28)
<i>Vochysia gentryi</i> (O; 25)	<i>Batocarpus costaricensis</i> (C; 24)	<i>Virola surinamensis</i> (O; 26)	<i>Chimarrhis parviflora</i> (O; 25)
<i>Virola sebifera</i> (O; 21)	<i>Marila laxiflora</i> (C; 23)	<i>Brosimum lactescens</i> (O; 25)	<i>Terminalia amazonia</i> (C; 25)
<i>Marila pluricostata</i> (O; 21)	<i>Virola surinamensis</i> (O; 23)	<i>Cecropia insignis</i> (O; 25)	<i>Trattinnickia aspera</i> (C; 24)
<i>Cassipourea elliptica</i> (C; 21)	<i>Guarea pterorhachis</i> (C; 23)	<i>Peltogyne purpurea</i> (C; 23)	<i>Perebea hispidula</i> (O; 23)
<i>Garcinia madruno</i> (C; 20)	<i>Pourouma bicolor</i> (O; 21)	<i>Cryosophila guagara</i> (C; 23)	<i>Vochysia allenii</i> (C; 23)
<i>Calophyllum longifolium</i> (C; 20)	<i>Protium pecuniosum</i> (C; 20)	<i>Brosimum guianense</i> (O; 21)	<i>Terminalia oblonga</i> (C; 22)
<i>Castilla tunu</i> (O; 18)	<i>Aspidosperma spruceanum</i> (C; 20)	<i>Marila pluricostata</i> (O; 21)	<i>Virola sebifera</i> (O; 19)
<i>Aspidosperma spruceanum</i> (C; 18)	<i>Protium glabrum</i> (C; 19)	<i>Virola koschnyi</i> (O; 21)	<i>Virola koschnyi</i> (O; 19)

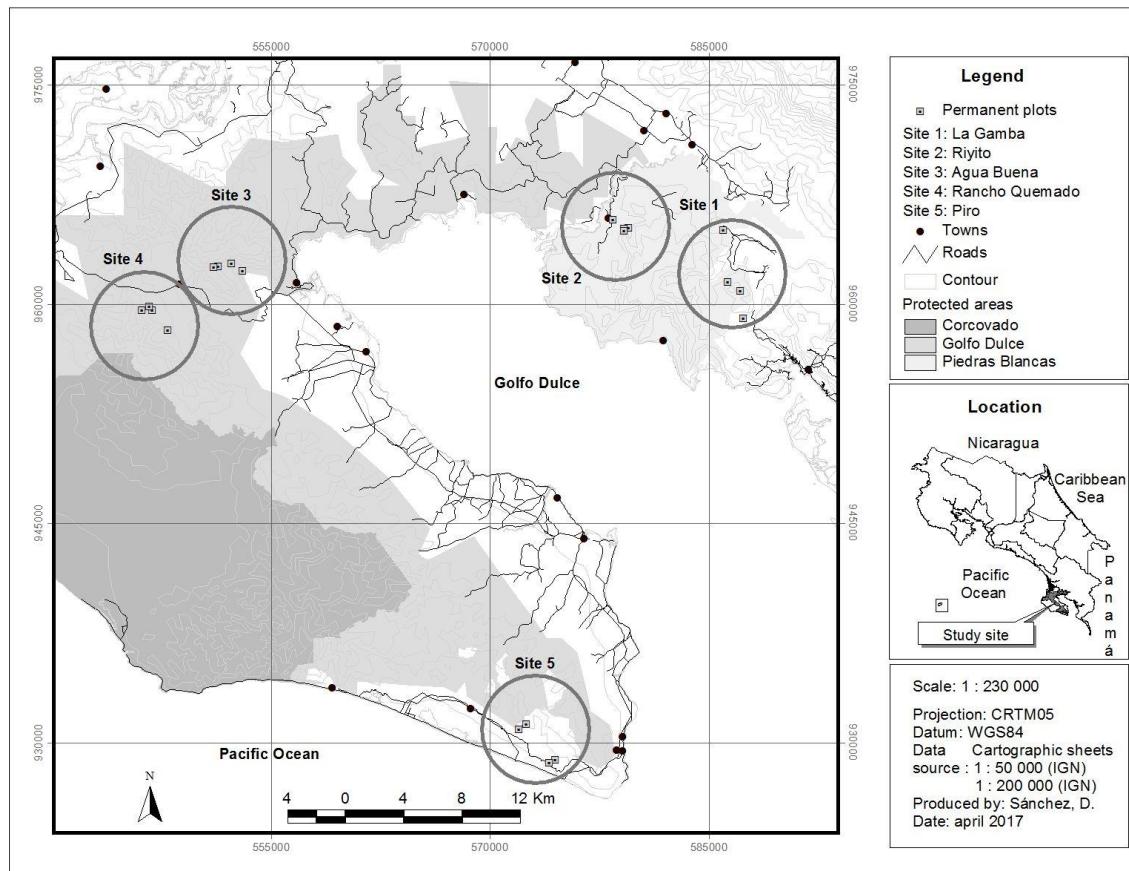
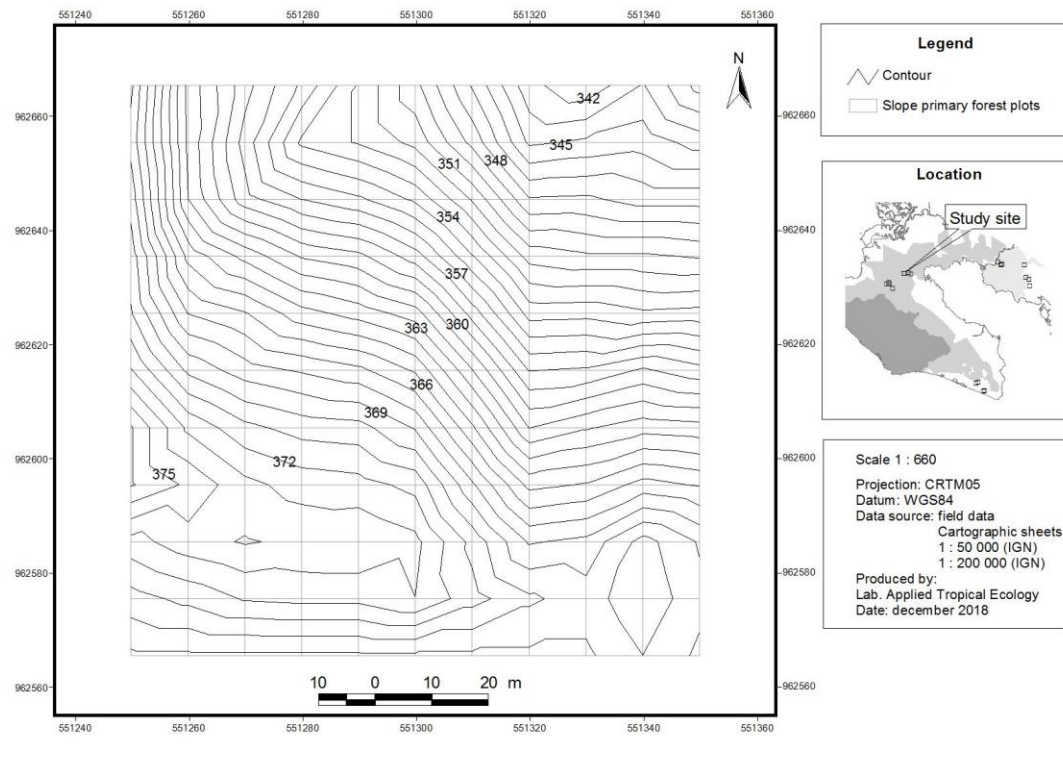
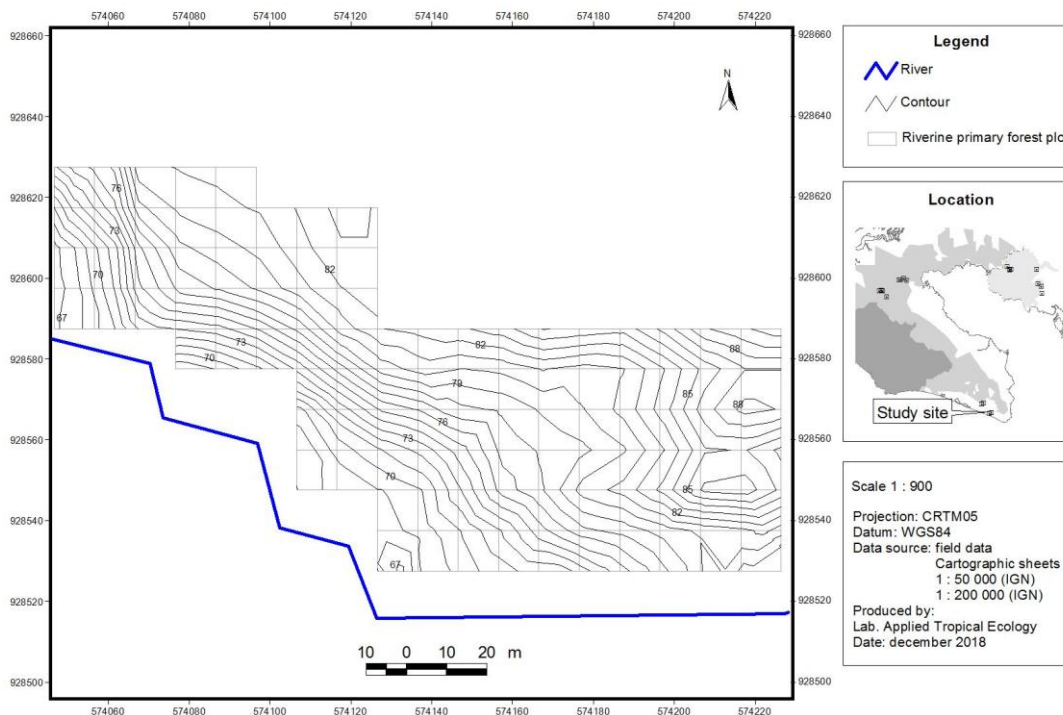


Figure S1. Locations of the five study sites (La Gamba, Riyito, Agua Buena de Rincón, Rancho Quemado and Piro) in southeastern Costa Rica (Golfo Dulce region). In each site, one permanent plot was positioned per forest type.



a)



b)

Figure S2. a) One-ha regular plot in the slope primary forest of Agua Buena site. b) One-ha irregular plot adapted to the physiography of the stream channel in the ravine forest of Piro site. Numbers of the contour lines indicate the altitude in meters (asl).