UNIVERSIDAD NACIONAL
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA TIERRA Y EL MAR
ESCUELA DE CIENCIAS AMBIENTALES

EVALUACIÓN DE LA DINÁMICA Y PRODUCTIVIDAD DE LA MADERA MUERTA EN TRES FORMACIONES DE BOSQUE PRIMARIO EN AGUA BUENA DE RINCÓN, PENÍNSULA DE OSA, COSTA RICA

Proyecto de Graduación para optar al grado de Licenciatura en Ciencias Forestales con énfasis en Manejo Forestal.

MÓNICA ORTEGA BONILLA

Heredia, Costa Rica
Febrero, 2023

Trabajo de graduación aprobado por el Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional de Costa Rica, para optar al grado de Licenciatura en **Ingeniería en Ciencias Forestales con énfasis en Manejo Forestal.**

MIEMBROS DEL TRIBUNAL EXAMINADOR

ISAAC MESEN MONTANO (FIRMA)

Firmado digitalmente por ISAAC MESEN MONTANO (FIRMA)
Fecha: 2024.03.18 09:59:33 -06'00'

.....

M.Ed. Isaac Mesén Montano
Representante Decanato de la Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar

MELISSA BLANDON NARANJO (FIRMA)

Firmado digitalmente por MELISSA BLANDON NARANJO (FIRMA)
Fecha: 2024.03.18 09:51:47 -06'00'

.....

M.Sc. Melissa Blandón Naranjo
Dirección de EDECA

ALBERT ADERRY MORERA BEITA (FIRMA)

Firmado digitalmente por ALBERT ADERRY MORERA BEITA (FIRMA)
Fecha: 2024.03.11 21:37:39 -06'00'

.....

Dr. Albert Morera Beita
Tutor

DAMIAN FELIPE SANCHEZ RODRIGUEZ (FIRMA)

Firmado digitalmente por DAMIAN FELIPE SANCHEZ RODRIGUEZ (FIRMA)
Fecha: 2024.03.12 15:07:16 -06'00'

.....

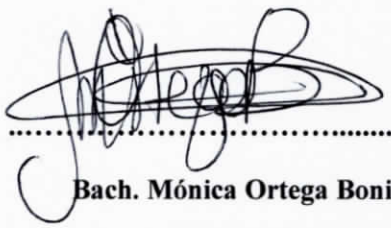
M.Sc. Damián Sánchez Rodríguez
Lector

SILLA CORTES FERNANDO - 07964792F

Firmado digitalmente por SILLA CORTES FERNANDO - 07964792F
Fecha: 2024.03.16 10:05:00 +01'00'

.....

Dr. Fernando Silla Cortés
Lector



.....

Bach. Mónica Ortega Bonilla
Postulante del trabajo

Resumen

Los bosques tropicales de la Península de Osa son ampliamente reconocidos por su extraordinaria biodiversidad. Los procesos de mortalidad y reclutamiento desempeñan un papel fundamental en la dinámica natural de estos bosques y también se presentan como oportunidades productivas para las comunidades locales. Esta investigación tiene como objetivo evaluar la dinámica de los bosques para comprender su resiliencia frente a las fluctuaciones climáticas y factores antropogénicos; además, se pretende analizar el potencial de aprovechamiento de la madera muerta, contribuyendo de esta manera a fortalecer la gestión del manejo forestal.

Se trabajó en tres formaciones forestales que presentaban diferentes características topográficas. Se establecieron unidades permanentes de medición de 1 hectárea en cada una de estas formaciones, que fueron: Bosque primario de cima (BPC), Bosque primario de ladera (BPL) y Bosque primario con influencia hídrica (BPIH) en la zona de Agua Buena de Rincón en la Reserva Forestal Golfo Dulce. Se registraron datos de mortalidad y reclutamiento mediante la identificación y medición del diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura de todos los árboles con un DAP igual o superior a 10 cm. A partir de estos datos, se realizó un análisis para comprender la resiliencia de estos ecosistemas. Asimismo, se llevó a cabo un inventario de los árboles muertos en pie y la madera caída con DAP igual o mayor a 30 cm, clasificándolos en tres clases según su grado de aprovechamiento.

En función de los principales resultados, en todas las formaciones forestales las tasas de mortalidad fueron superiores a las de reclutamiento. Sin embargo, BPC y BPL presentaron las tasas de balance más cercanas al equilibrio dinámico, con un 0,05 % en BPC y un -0,10 % en BPL. BPC demostró la mayor estabilidad a lo largo del tiempo en distintas variables, lo que sugiere que su resiliencia está relacionada con la resistencia; en BPL y BPIH, la resiliencia encontrada está relacionada más con la recuperación que con la resistencia. El mayor volumen de madera comercializable de árboles muertos en pie se encontró en BPIH, con 14,45 m^3/ha; y el mayor volumen de madera caída se encontró en BPC, con 13,71 m^3/ha. Este hallazgo sugiere que el aprovechamiento de árboles muertos en pie y en el suelo representa una valiosa oportunidad económica en áreas rurales con una importante cobertura boscosa. No obstante, se debe considerar cuidadosamente la normativa vigente, la calidad de la madera y los costos involucrados para determinar su viabilidad.

Dedicatoria

A mi familia, gracias por siempre brindarme tanto amor, paciencia y apoyo incondicional.

Agradecimientos

Al Dr. Albert Morera Beita y M.Sc Damián Sánchez Rodríguez por el gran apoyo en la parte logística y académica. En especial, gracias por todos los comentarios tan acertados desde el inicio del proceso.

Al Dr. Fernando Silla Cortés, por su colaboración, que a pesar de la distancia aportó observaciones sumamente valiosas para poder culminar la investigación.

Al Ing. José David Soto, Ing. Alejandro González e Ing. Wendy González que formaron parte de este proceso, gracias por la valiosa ayuda en el trabajo de campo.

A todos los amigos y familiares que me alentaron a concluir esta meta.

Al Laboratorio de Dinámica y Restauración de Ecosistemas Forestales (LADIRECO) y al Fondo para el Fortalecimiento de las Capacidades Estudiantiles (FOCAES) por el apoyo en la realización de esta investigación.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS **5**

ÍNDICE DE FIGURAS **6**

ACRÓNIMOS Y ABREVIATURAS **8**

1. INTRODUCCIÓN **9**

2. MARCO TEÓRICO **12**

2.1 Dinámica de los bosques tropicales **12**

2.2 Formación de claros como activador de procesos en bosques tropicales **13**

2.3 Procesos de mortalidad y reclutamiento **13**

2.4 Evaluación de la mortalidad y reclutamiento **14**

2.5 Resiliencia de los bosques a los cambios ambientales **15**

2.6 Silvicultura, manejo forestal y productividad del bosque **17**

3. MARCO METODOLÓGICO **20**

3.1 Descripción del área de estudio **20**

3.2 Parcelas Permanentes de Muestreo (PPM) y formaciones forestales **21**

3.3 Evaluación de la mortalidad y reclutamiento en tres formaciones forestales **22**

3.3.1 Análisis de datos de la mortalidad y reclutamiento. ***23***

3.4 Resiliencia mediante grupos funcionales **23**

3.4.1 Análisis de datos. ***24***

3.5 Potencial del aprovechamiento de árboles muertos en pie y madera caída **24**

3.5.1 Inventario de madera. ***24***

3.5.2 Caracterización de la madera muerta. ***24***

3.5.3 Análisis de datos. ***25***

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN **25**

4.1 Tasa de mortalidad y reclutamiento en bosques primarios **25**

4.1.1. Análisis de la mortalidad y reclutamientos en función de su distribución diamétrica. *35*

4.1.2. Análisis de la mortalidad y reclutamientos en función de su abundancia. *36*

4.2 Resiliencia de bosques mediante grupos funcionales de especies 39

4.3 Potencial de la madera muerta 49

5. CONCLUSIONES 55

6. RECOMENDACIONES 56

7. REFERENCIAS 57

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Fórmulas para calcular mortalidad y reclutamiento. 22

Cuadro 2. Características de la madera para árboles muertos en pie y en el suelo. 25

Cuadro 3. Tasa de mortalidad y reclutamiento para los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los periodos de medición, para Bosque Primario de Cima (BPC), en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 27

Cuadro 4. Tasa de mortalidad y reclutamiento para los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los periodos de medición, para Bosque Primario de Ladera (BPL), en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 27

Cuadro 5. Tasa de mortalidad y reclutamiento para los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los periodos de medición, para Bosque Primario con Influencia Hídrica (BPIH), en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 29

Cuadro 6. Prueba de distribución de los grupos de especies oligárquicas, comunes, raras y muy raras, en cada periodo para cada formación forestal mediante el programa InfoStat. 40

Cuadro 7. Lista de las especies en orden de abundancia presentes en los periodos de medición para el grupo de especies oligárquicas en Bosque Primario de Cima. 46

Cuadro 8. Lista de las especies en orden de abundancia, presentes en los periodos de medición para el grupo de especies oligárquicas en Bosque Primario de Ladera. 47

Cuadro 9. Lista de las especies en orden de abundancia presentes en los periodos de medición para el grupo de especies oligárquicas en Bosque Primario con Influencia Hídrica. 48

Cuadro 10. Volumen de los árboles muertos en pie para las clases aprovechables en las formaciones forestales evaluadas en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 54

Cuadro 11. Volumen de madera caída por clases aprovechables en las formaciones forestales en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 55

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo (PPM), Agua Buena de Rincón, Península de Osa. 20

Figura 2. Diseño y distribución de las subparcelas en cada formación forestal de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. 21

Figura 3. Comparación entre el número de individuos muertos y árboles reclutados en los periodos de medición de las unidades permanentes de medición en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 31

Figura 4. Tasas de mortalidad, reclutamiento y balance para abundancia de los individuos con Dap ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, del periodo completo de evaluación, con cuatro mediciones entre el 2012 y el 2022 en unidades permanentes de medición de una hectárea; para los diferentes tipos de formaciones forestales en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 33

Figura 5. Balance anual del área basal en tres periodos de medición realizados en las unidades permanentes de medición, para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 34

Figura 6. Mortalidad en abundancia y área basal representado en clase diamétrica en los periodos de medición de las unidades permanentes de medición en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 36

Figura 7. Variación de la densidad de los árboles con el tiempo en unidades permanentes de medición en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 39

Figura 8. Árboles muertos en pie para especies comerciales (C), no comerciales (NC) e indeterminadas (NI) en formaciones forestales censadas en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 50

Figura 9. Porcentaje de área basal de los árboles muertos en pie, por clases de aprovechamiento en los bosques evaluados en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. 52

ACRÓNIMOS Y ABREVIATURAS

ACOSA: Área de Conservación Osa

AFE: Administración Forestal del Estado

BPC: Bosque primario cima

BPL: Bosque primario ladera

BPIH: Bosque primario de influencia hídrica

C: Especies comerciales

CCAD: Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo

CIAgro: Colegio de Ingenieros Agrónomos

Dap: Diámetro a la altura del pecho

FAO: Organización de las Naciones Unidad para la Alimentación y la Agricultura (por sus siglas en inglés)

GIZ: Agencia de Cooperación Alemana para el Desarrollo (por sus siglas en alemán)

IPCC: Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (por sus siglas en inglés)

MFS: Manejo Forestal Sostenible

MINAE: Ministerio Nacional de Ambiente y Energía

NC: Especies no comerciales

NI: Especies indeterminadas

ONF: Oficina Nacional Forestal

PPM: Parcela Permanente de Muestreo

Pmt: Pulgada madera tica

SINAC: Sistema Nacional de Áreas de Conservación

1. Introducción

La gran diversidad y la riqueza biológica son características de los bosques tropicales. Estos hábitats proporcionan una amplia variedad de beneficios y servicios ecosistémicos, así como múltiples bienes maderables y no maderables. Además, desempeñan un papel importante en la economía de comunidades en diferentes partes del mundo (Balvanera, 2012). Los bosques tropicales son considerados sistemas autosostenibles que poseen valor ecológico, pero al mismo tiempo son susceptibles a los cambios, principalmente debido a la pérdida de hábitat por la deforestación, la fragmentación, el aprovechamiento desmedido de sus recursos y la degradación ambiental (Gibson et al., 2011).

En estos entornos, se desarrollan relaciones funcionales de preferencia, tolerancia, capacidad e interdependencia entre organismos (Norden, 2012). Los bosques primarios son diversos, dinámicos y complejos ecosistemas que han existido sin perturbaciones humanas u otros disturbios significativos (Pallqui et al., 2014 y Wadsworth, 2000). En los trópicos, los árboles tienen una vida útil promedio de 186 años y crecen, en promedio, dos veces más rápido que en las regiones más frías del mundo (Bennett et al., 2021).

Intrínseco en la dinámica del bosque se presenta la caída de árboles o ramas, acción que aumenta la penetración de luz en el piso del bosque, originando el establecimiento de nueva regeneración y el impulso del crecimiento de los árboles suprimidos por el dosel (Young y Hubbell, 1991). La formación continua de claros permite el desarrollo de procesos de mortalidad y reclutamiento, fundamentales para mantener la regeneración natural y la diversidad vegetal. La densidad de árboles del bosque depende de la relación entre ambos procesos (Giacomotti y Reynel, 2018; Quinto et al., 2009). Por un lado, la mortalidad se puede identificar como un mecanismo de funcionamiento de los ecosistemas boscosos y es fundamental en la formación de procesos de regeneración (Restrepo et al., 2016). Por otro lado, el reclutamiento está representado por el número de individuos que alcanzan el diámetro mínimo de registro (DAP $\geq$ 10 cm) a lo largo de un período intercensal (Blanco y Ayala, 2016). Así, la mortalidad y el reclutamiento constituyen uno de los aspectos más importantes para la evaluación de la dinámica de una población (Buttgenbach, 2012 y Londoño y Jiménez, 1999).

La mortalidad, el crecimiento de los individuos y el reclutamiento son componentes clave de la dinámica demográfica de las poblaciones que están siendo afectadas por el cambio climático (Lorente et al., 2004). El incremento de las temperaturas y la frecuencia de significativas fluctuaciones en el clima pueden ocasionar desequilibrios en el balance hídrico y de carbono, lo que resulta en

consecuencias negativas, como reducciones en el crecimiento y aumentos en la mortalidad de especies arbóreas (Herrero y Zavala, 2015). Estudios han detectado limitaciones en la regeneración en poblaciones con síntomas de decaimiento. Sin embargo, en otras poblaciones, los incrementos en la mortalidad pueden verse compensados por un aumento de la regeneración, lo cual promueve la resiliencia del bosque frente a los drásticos cambios ambientales (Herrero y Zavala, 2015 y Thompson, 2011). Debido a la permanencia a largo plazo de muchas especies arbustivas y arbóreas, es necesario realizar experimentos y seguimientos duraderos para analizar debidamente los posibles efectos del cambio climático en las tasas demográficas de especies vegetales de los bosques tropicales (Herrero y Zavala, 2015).

La muerte de los árboles forma parte de los procesos naturales de las formaciones forestales, y estas defunciones pueden ocurrir más frecuentemente en bosques maduros o climácicos (Sánchez, 2018). La caída natural de los árboles puede ocurrir en cualquier momento, y en estos casos, se han evidenciado árboles muertos de especies con alto valor comercial, generalmente con madera semidura (Sánchez, 2018). Estudios a nivel mundial señalan que la mortalidad de los árboles presenta una relación directamente proporcional con la productividad forestal. En consecuencia, los bosques considerados con mayor productividad llegan a obtener una tasa de mortalidad en promedio tres veces mayor que otros bosques (Stephenson y Mantgem, 2005).

En la Península de Osa, los bosques son valorados por los importantes ecosistemas tropicales y la extensa riqueza y belleza que poseen (Dirzo et al., 2014). Sin embargo, las dinámicas que se producen en los ámbitos socioeconómicos, naturales e históricos en la región son complejas (Dirzo et al., 2014). En términos de economía, se centra en gran medida en el turismo y la agricultura, lo que hace que la economía sea vulnerable y dependa de fluctuaciones en el mercado y cambios en las condiciones climáticas. Socialmente, enfrenta desigualdades en términos de acceso a servicios básicos y oportunidades económicas, y ambientalmente, la región posee gran biodiversidad y ecosistemas frágiles. Debido a la situación económica, la tala ilegal sigue siendo un fuerte problema en la zona (Aguilar y Mora, 2019). Por lo tanto, la implementación de esquemas de manejo forestal de bajo impacto surge como una opción productiva, creando alternativas encaminadas a la producción de madera para satisfacer la demanda de la sociedad y conservar la permanencia del recurso forestal (Sánchez, 2018). La madera muerta de los bosques se convierte en uno de los esquemas de producción futura a valorar para satisfacer la demanda de madera, un recurso con potencial de aprovechamiento maderable del bosque que muchas veces es despreciado por los propietarios. Así, al realizar el manejo forestal, se responde a una triangulación entre las condiciones naturales, sociales y económicas de la

población. No obstante, esta actividad requiere de una rigurosa evaluación y renovación (Sánchez, 2018).

Los estudios a largo plazo, realizados a través del seguimiento en Parcelas Permanentes de Muestreo (PPM), proporcionan información relevante para formular sistemas de manejo más eficientes de los bosques. Esta información es indispensable en la elaboración de modelos de productividad y, por consiguiente, en la creación de estrategias para el manejo sostenible y la conservación de los bosques tropicales (Buttgenbach, 2012). Distintas evidencias han proporcionado conocimientos sobre cómo estos bosques están respondiendo a fluctuaciones climáticas, donde las tasas de mortalidad han aumentado notablemente debido a eventos de sequía, causando pérdidas temporales en biomasa (Brienen et al., 2015; Feldpausch et al., 2016; Phillips et al., 2009; Zuleta et al., 2017).

Para esta propuesta de investigación, los datos se obtuvieron del seguimiento en tres formaciones forestales de la Península de Osa. El proyecto tuvo su base en el monitoreo a través de PPM, establecidas en 2012. Las PPM constituyen la base sobre la cual se determinan las variables de mortalidad y reclutamiento, siendo esta la cuarta medición aportada en la presente investigación. Asimismo, esta medición contribuye a la información que da pie a la comprensión de la resiliencia de las formaciones forestales, en el sentido de cómo estos bosques están respondiendo al cambio climático. Del mismo modo, en las PPM se realizó la valoración del aprovechamiento de los recursos maderables que provienen de árboles muertos en pie y de madera caída, aportando información relevante a la evaluación y renovación de los esquemas de producción del sitio asociados a la madera caída.

La investigación tuvo como objetivo principal evaluar la dinámica y potencial de aprovechamiento de madera muerta para la comprensión de la resiliencia de tres formaciones de bosque primario, como fortalecimiento de las herramientas de gestión del manejo forestal. Así mismo, tuvo como objetivos específicos:

- Determinar la tasa anual de mortalidad y reclutamiento de árboles, palmas y bejucos en tres formaciones de bosque primario.
- Comprender la resiliencia de tres formaciones de bosque primario como una herramienta para la toma de decisiones en el fomento de manejo forestal.
- Caracterizar la productividad del bosque en función de la madera muerta de árboles caídos y en pie en tres formaciones de bosque primario.

2. Marco teórico

2.1 Dinámica de los bosques tropicales

Los bosques tropicales representan el 7 % de las tierras continentales del mundo (Pallqui et al., 2014) y tienen una alta biodiversidad que los diferencia de los bosques templados y boreales (Norden, 2012). Este fenómeno se debe a componentes como la luz, la humedad y las temperaturas, que favorecen el crecimiento de los individuos vegetales a lo largo del año. Dichas condiciones permiten la alta diferenciación de zonas de vida y de especies (Dirzo, 2001). Además, existe bastante variabilidad en términos de pluralidad entre sitios debido a cambios en las condiciones de precipitación, fertilidad del suelo y altura (Norden, 2012). El conocimiento sobre la dinámica natural de los bosques tropicales es insuficiente debido a que los estudios de la dinámica natural de estos ecosistemas han recibido poca atención, a pesar del alto valor que poseen para la conservación (Murcia et al., 2017). La riqueza de especies y la variedad de ecosistemas han hecho que la ejecución de estudios sea una tarea aún más compleja (Worboys, 2019). González et al. (2012) y Pallqui et al. (2014) indican que una de las grandes incógnitas de la ecología tropical es cómo una gran cantidad de especies de árboles coexisten en los bosques.

Yepes y Silveira (2011) afirman que las características del suelo y el clima, así como las características y estrategias de las especies, y los efectos de los disturbios sobre la dinámica del bosque, determinan la estructura horizontal, que se manifiesta en la distribución de los árboles por clase diamétrica. Esta estructura es resultado de la respuesta de las plantas al ambiente y a las limitaciones y amenazas que este presenta.

Odum y Barrett (2007) mencionan que las poblaciones tienen diversas y singulares propiedades, como la densidad, la natalidad, la mortalidad, la distribución por edades, el potencial biótico, la dispersión y las formas de crecimiento. Las poblaciones también poseen características genéticas que se relacionan de manera directa con la ecología, incluyendo la adaptabilidad, el éxito reproductor y la persistencia (la probabilidad de dejar descendientes durante periodos prolongados).

Louman et al. (2001) explican que las poblaciones forestales de los bosques tropicales tienen características propias relacionadas con el clima, suelo y vegetación, lo que hace que el estudio de su dinámica se realice considerando aspectos que influyen en el enfoque de evaluación poblacional. Como primera característica, se encuentra la dificultad para determinar la edad de los individuos, lo que lleva a usar el tamaño o fase de desarrollo como indicador del paso del tiempo. La segunda característica es la regeneración natural muy inestable y cambiante que poseen, por lo cual se

considera el reclutamiento como un indicador que facilita la medición del ingreso de individuos a las poblaciones forestales.

Aguilar y Reynel (2009) atribuyen el término dinamismo al promedio de mortalidad y reclutamiento, evidenciando estas variables a nivel de familia y de categoría diamétrica de los árboles, lo cual también puede ser analizado a nivel del área basal.

2.2 Formación de claros como activador de procesos en bosques tropicales

La formación de claros juega un papel de suma trascendencia en la dinámica del bosque (Bazzaz, 1984). Las aperturas en el dosel se crean por el deceso o deterioro (caída de ramas gruesas) de árboles de altura considerable, que a su vez contribuyen a la necromasa en el suelo del bosque (Yamamoto, 2000).

Muscolo et al. (2014) y Melo et al. (2017) señalan que la creación de claros cambia drásticamente las condiciones de luz, temperatura, humedad y nutrientes disponibles; para algunas especies, este cambio será beneficioso, mientras que para otras no. Melo et al. (2017) mencionan que el modo en el que ocurrirá la regeneración estará definido por el momento de la apertura, la proximidad de fuentes de semillas, el tamaño del claro y la presencia de herbivoría. La regeneración de especies se explica en función de la proporción de semillas viables y las condiciones de microclima y suelo adecuadas para la germinación. La disponibilidad de agua y la insolación son aspectos determinantes (Lamprecht, 1990).

2.3 Procesos de mortalidad y reclutamiento

La mortalidad y el reclutamiento de árboles son procesos primordiales para conservar la regeneración natural y la pluralidad vegetal del bosque (Quinto et al., 2009).

La mortalidad arbórea juega un papel fundamental en los ecosistemas boscosos (Gitlin, 2006). Pallqui et al. (2014) indican que los estudios sobre las tasas de mortalidad y reclutamiento de especies han recibido poca atención en las investigaciones sobre los bosques tropicales. La comprensión de este mecanismo de mortalidad es importante en la demografía arbórea y ayuda a entender los sistemas naturales (Restrepo et al., 2016).

Según Buttgenbach (2012) y Montero Flores et al. (2020), la magnitud de la mortalidad arbórea, expresada como porcentaje de tallos o biomasa por unidad de tiempo y área, cambia entre mortalidad de trasfondo y mortalidad catastrófica; en escala espacial, entre mortalidad local y mortalidad masiva; y en escala de tiempo, entre mortalidad gradual y mortalidad súbita. La tasa de mortalidad de trasfondo puede variar debido a distintos componentes de multiplicación, dependiendo

de las condiciones del bosque, y tiende a aumentar con la densidad de los tallos (Giacomotti y Reynel, 2018).

Londoño y Jiménez (1999) y Buttgenbach (2012) señalan cuatro razones de mortalidad de los árboles: la primera está relacionada con procesos endógenos genéticamente determinados, que comprenden cambios metabólicos conocidos como senescencia, conexión local y gradual. La segunda se debe a la acción de sustancias tóxicas, agentes patógenos, parásitos o consumidores, y existe la posibilidad de que sea súbita o gradual y ocurra de manera local o masiva. La tercera es causada por un cambio en el ambiente que disminuye o elimina un suministro fundamental de materia o energía. La cuarta causa se manifiesta cuando un bosque es impactado mecánica o químicamente por una fuerza externa. Cada causa tiene distinta periodicidad y frecuencia y opera en diferentes escalas espaciales, pero interactúan fuertemente entre sí.

El reclutamiento cuantifica el aumento del número de individuos y es una manifestación de la fecundidad de las especies y el incremento y supervivencia de los individuos jóvenes, lo que constituye uno de los puntos dinámicos más relevantes de una población (Blanco y Ayala, 2016). En la mayor parte de los estudios provenientes de otros bosques tropicales las tasas de reclutamiento de los árboles permanecen relacionadas con las de mortalidad (Quesada Monge et al., 2012), lo que mantiene constante la densidad de árboles con DAP de 10 centímetros, sin embargo, la interacción entre mortalidad y reclutamiento se vuelve débil en periodos cortos y superficies pequeñas (Buttgenbach, 2012).

2.4 Evaluación de la mortalidad y reclutamiento

En el ámbito de la ecología vegetal, la mortalidad se cuantifica frecuentemente en términos de supervivencia (Navarro et al., 2008). Una funcionalidad de la mortalidad es que permite predecir el número de árboles sobrevivientes después de cierto período de tiempo. Las tablas de vida son una de las formas de calcularla, se realizan mediante una lista del promedio de nacimientos y muertes para cada edad o tamaño de una población (Mosqueira, 2014). En el campo forestal, estas tablas permiten proyectar la composición por edades y la magnitud poblacional futura para predecir el cambio en el volumen de los árboles (Cardona, 1989, citado en Aguilar y Reynel, 2011). Los parámetros más utilizados en estas funcionalidades son la edad y el número de árboles (Álvarez Alcázar, 2018).

Según Cardona (1989, como se citó en Aguilar y Reynel, 2011), la determinación de la mortalidad se realiza agrupando los modelos más empleados en dos tendencias:

- **Modelos que determinan la mortalidad en términos del número de árboles sobrevivientes al final de cierto periodo de tiempo a partir de ecuaciones diferenciales.** Comúnmente, este

modelo se utiliza en la silvicultura de plantaciones y se considera adecuado para poblaciones en las cuales la tasa de mortalidad es constante para todas las edades, índices de sitio y densidades.

- **Modelos que predicen la tasa de mortalidad a partir de la probabilidad de muerte durante un intervalo dado de tiempo.** Se parte de un algoritmo para explicar la interacción entre una variable dependiente y las variables independientes; cuando la variable dependiente es dicotómica, muchas veces se usan regresiones lineales y modelos logísticos.

El coeficiente de mortalidad exponencial y la tasa de mortalidad anual son las ecuaciones mayormente empleadas para calcular la mortalidad arbórea en los bosques tropicales. Ambas son modelos exponenciales (Londoño y Jiménez, 1999).

En 1997, Del Valle diseñó un procedimiento indirecto para determinar la mortalidad exponencial y la mortalidad anual a partir de modelos de incremento orgánico de Von Bertanlanffy y de los modelos de composición de la población basada en las distribuciones diamétricas.

Londoño y Jiménez (1999) indican que las tasas de reclutamiento frecuentemente se calculan siguiendo el mismo procedimiento empleado en la estimación de las tasas de mortalidad, mediante los modelos exponenciales.

Lugo y Scatena (1996) señalan que las tasas de mortalidad con porcentajes mayores al 5 % se consideran desastrosas para las formaciones forestales y que la recuperación de estas tras cambios drásticos por mortalidad puede llevar a la degradación del bosque o provocar cambios en la composición y estructura de un bosque primario. Por otro lado, los cambios menores al porcentaje indicado de las tasas de mortalidad se consideran menos significativos y serán superados en función de la capacidad de resiliencia del bosque, así como de su resistencia a las perturbaciones (Morera, 2019).

2.5 Resiliencia de los bosques a los cambios ambientales

A partir de un enfoque de ecología, la resiliencia explica la rapidez con la que un ecosistema, sucesivo a una perturbación natural o de procedencia antropogénica, sea por desastres naturales o tala ilegal, puede volver a su condición previa (Begon et al., 2006). Guerra-Martínez et al. (2020) mencionan que la resiliencia ecológica está integrada por dos componentes: resistencia y recuperación.

Lebrija-Trejos et al. (2008) señalan que los estudios sobre resiliencia ecológica de los ecosistemas se han orientado a analizar los atributos de la vegetación que se recuperan después de un disturbio en el ecosistema. Estos estudios se abordan desde una perspectiva a escala de campo, que

analiza los atributos del ecosistema a través de un registro intensivo de las variables ecológicas de interés.

Los estudios a largo plazo contribuyen con información detallada sobre la dinámica de la comunidad; en tanto que las cronosecuencias permiten un mayor nivel de generalización del proceso de recuperación de las variables en el tiempo al incluir una mayor heterogeneidad (Chazdon et al., 2007; Johnson y Miyanishi, 2008). Por lo tanto, para el estudio de las sucesiones ecológicas es necesario integrar el enfoque de dinámica a largo plazo y las cronosecuencias (Lebrija-Trejos et al., 2010; Letcher y Chazdon, 2009). A pesar de que ambos enfoques son utilizados para el análisis de la sucesión ecológica, el empleo de las cronosecuencias es el enfoque más utilizado en la actualidad, dejando de lado el enfoque dinámico (Chazdon, 2014; Chazdon et al., 2009; Johnson y Miyanishi, 2008). La razón se debe a que la sucesión en los bosques puede llevar varias décadas para detectar cambios en algunos de sus atributos, un ejemplo de esto sería la composición de especies (Chazdon et al., 2007; Kennard, 2002; Lebrija-Trejos et al., 2010).

Evaluar los cambios estructurales, florísticos y funcionales de los bosques en diferentes etapas de la sucesión permite determinar el grado de evolución y el potencial para la conservación de estos ecosistemas (Letcher y Chazdon, 2009). Estas consideraciones son fundamentales para crear estrategias de conservación y tomar decisiones para el manejo de los bosques en general (Morales Salazar, 2013).

Guerra Martínez et al. (2020) señalan que los principales indicadores del ecosistema empleados para confirmar una recuperación plena y, por lo tanto, determinar la resiliencia ecológica de los bosques son: estructura, diversidad y funcionamiento ecológico; siendo la densidad de individuos (estructura), cobertura total de las copas (estructura), altura del dosel (estructura), área basal (estructura), riqueza de especies de árboles (diversidad), índice de diversidad de Shannon (diversidad), biomasa aérea (función), algunas de las variables a analizar dentro de esos indicadores.

Recientes modelos sugieren que los bosques tropicales están experimentando cambios en su capacidad de almacenar y fijar carbono debido a las tendencias recientes del calentamiento global, que indican un aumento en la temperatura atmosférica como consecuencia del incremento de los gases de efecto invernadero (Álvarez et al., 2012; Powers, 2019).

Según Herrero y Zavala (2015), el aumento de la aridez y los eventos de sequía producirán afectaciones en las especies arbóreas en la conductancia hidráulica (capacidad de transportar agua de las raíces a las hojas por unidad de superficie), limitando su capacidad para fijar carbono debido a un estricto control estomático. En ese caso, en condiciones de sequía severa, se pueden producir procesos

de embolia por cavitación (aparición de burbujas de aire en el xilema que rompe el flujo de agua de las raíces a las hojas), lo que ocasiona la marchitez de parte de la copa. En casos extremos, estos procesos pueden provocar la muerte del individuo, tanto en fases juveniles como adultas (Herrero y Zavala, 2015).

La funcionalidad de la resiliencia de un ecosistema depende en gran medida de la funcionalidad que presenten los mismos ecosistemas. Por ello, Poiani et al. (2000) proponen cuatro variables ecológicas que sirven para evaluar la resiliencia en esos ecosistemas. Un primer atributo se apoya en la *estructura y composición de los objetos de conservación de la diversidad biológica*, que depende de la existencia de especies clave esperadas en un lugar, de la dinámica de la población que presenten estas y otras consideradas invasoras, que tienen la posibilidad de influir sobre la estructura y composición del ecosistema. Este grupo de propiedades constituye una medida de la salud del ecosistema que se desea mantener. Un segundo atributo tiene relación con los *regímenes del medio ambiente y disturbios naturales*, que se toma en cuenta para ver si permanecen operando en rangos naturales de variabilidad, por ejemplo, inundaciones o incendios que pueden ocurrir periódicamente en un rango usual o bien pueden suceder y tener un efecto más grande de lo que el ecosistema ha podido tolerar antes. El tercer atributo es el *área dinámica mínima*, que se define en función del tamaño requerido para permitir a los objetos de conservación recuperarse de un disturbio, como podría ser un huracán o un incendio. Este atributo es dependiente de la escala a la cual se evalúe la funcionalidad, si es como sitio o como paisaje. El cuarto atributo planteado es la *conectividad*, para ofrecer a los objetos de conservación ingreso a todos los hábitats y recursos necesarios para realizarse correctamente o contestar a los cambios del medio ambiente mediante movimientos por medio del paisaje.

Los estudios y evaluaciones de la resiliencia de la diversidad biológica al calentamiento global deben integrar la identificación de especies, hábitats y procesos que habrán de ser conservados dados los probables impactos proyectados, enfatizando el potencial para la aclimatación de los recursos (Santiago Vera et al., 2018).

La mortalidad extrema y los bajos índices de reclutamiento se consideran un indicador de baja resiliencia de los bosques, pero el potencial de aprovechamiento que representa el deceso de especies forestales con alto valor comercial para propietarios es un beneficio socioeconómico altamente significativo. La madera muerta es un bien de los ecosistemas forestales que las comunidades pueden recuperar para utilizar en sus fincas y complementar su economía (Dirzo et al., 2014).

2.6 Silvicultura, manejo forestal y productividad del bosque

La silvicultura es la disciplina que trata sobre la gestión de los bosques y se emplea para mejorar su productividad. Comúnmente se entiende como un conjunto de herramientas que permiten establecer cómo será el manejo forestal sostenible (MFS) de estas formaciones forestales (Donoso et al., 2018a; Louman et al., 2001). Esto enlaza la ecología del ecosistema forestal, las carencias de funcionamiento y el costo económico del recurso, para hacer un mejor uso de la masa forestal, involucrando una serie de conocimientos ecológicos para gestionar el bosque y las distintas especies según sea el objetivo de producción (Miner, 2006). La silvicultura busca promover la regeneración arbórea alterando las variables abióticas y bióticas que la afectan (luz, nutrientes, agua, fuente de semillas, etc.) (Bannister et al., 2016).

Salas Garita y Jones Ramón (2019) sostienen que el MFS del bosque es todo un desafío, ya que esta actividad supone utilizar los recursos a través de la gestión misma del bosque, de tal forma que la intensidad de su utilización no vaya en deterioro de la capacidad futura de producción, que conserve la biodiversidad, su capacidad de regeneración, sus funciones ecológicas y que además siga cumpliendo un papel fundamental en la economía y la sociedad. En Costa Rica, actualmente, la cobertura forestal asciende a un 57,1 % y la mayor proporción la tiene el bosque maduro, que representa el 24,22 % del territorio, el 23,25 % está ocupado por bosque secundario (Ortiz-Cubero, 2022). En el país, el MFS del bosque es permitido cuando existe un Plan de Manejo Forestal que cumple con Principios, Criterios e Indicadores de Sostenibilidad que sirven de base para la elaboración de ese Plan de Manejo. El Área de Conservación Arenal Huetar Norte es la zona donde mayormente se registran planes de manejo aprobados en el país (Salas Garita y Jones Ramón, 2019).

Para diseñar un sistema silvicultural que conlleve a un manejo forestal sostenible, se debe partir de una lista extensa de características, requerimientos y relaciones de las especies y del bosque (Chaverri, 1996; Villalobos, 2020). Manejar un bosque óptimamente permite crear beneficios tangibles para la sociedad y generar ingresos para la población (Beek y Sáenz, 1996). Esta afirmación tiene sentido cuando el manejo forestal se fundamenta en una buena planificación y se orienta hacia el cumplimiento óptimo de todas las funciones del bosque (Aguirre-Calderón, 2015).

El MFS busca cumplir objetivos cualitativos, ya que están determinados por las necesidades del propietario y por el contexto legal, biofísico y económico. El mismo autor indica que para efectuar un manejo forestal, hay dependencia de cuatro factores: las condiciones del rodal, la tasa de crecimiento del bosque, la relación entre el precio de la madera y el costo del aprovechamiento, y la tasa de descuento (Maginnis et al., 1998).

Actualmente, existe poca información respecto al verdadero potencial maderable de árboles muertos que se encuentra en los bosques de la Península de Osa. Entre las principales causas se ubica la dificultad que existe en clasificar el estado de la madera muerta, de manera que no hay claridad sobre cuánto y cuándo se podría aprovechar la madera caída, ni cuál es el grado de deterioro del recurso en el bosque (González, 2011).

En Costa Rica, el Decreto Ejecutivo 40477 (MINAE, 2023) dicta las regulaciones para el aprovechamiento y extracción de madera de árboles caídos naturalmente en bosques privados, utilizando un esquema de dos modalidades: aprovechamiento menor y aprovechamiento mayor a 10 árboles. La condición es que debe generarse muy bajo impacto ambiental y ser sostenible. Asimismo, el decreto expone los requerimientos para realizar el aprovechamiento de estos árboles, que conlleva la contratación de un regente forestal cuando el aprovechamiento es de 10 o más árboles. Además, los trámites requeridos para el aprovechamiento deben aprobarse por la Administración Forestal del Estado (AFE), y este último proceso demanda un lapso considerable para la resolución, ya sea para la aprobación o el rechazo del aprovechamiento de árboles caídos.

En los limitados estudios realizados en la Península de Osa, los datos de una primera evaluación realizada por González (2011) señalan que, en 14 años de estudio en bosque tropical, existen en promedio 1,83 árboles caídos/ha al año, cifra que se traduce en 14 m^3 de madera por hectárea al año. Siendo así, esta investigación demuestra que la biomasa muerta puede ser aprovechada y contabilizada según su condición y especie, presentándose como un recurso disponible en los bosques y muchas veces invisible, donde una buena proporción de las especies son de alto valor económico (González, 2011).

En otro estudio realizado en la península (Sánchez, 2018) sobre el estado de los recursos maderables provenientes de los árboles muertos, se evaluó la productividad del individuo según el nivel de deterioro, clasificando esta última variable en cinco clases, siendo la clase I un árbol con el mayor porcentaje de aprovechamiento y la clase V un árbol con un nivel máximo de deterioro. El estudio evidenció que los árboles muertos en pie presentan una clasificación variada (en las cinco clases), y la madera caída refleja una gran variabilidad con malas condiciones generales para su aprovechamiento (clases 3, 4 y 5). Indiscutiblemente, los árboles muertos contabilizados en el estudio presentaron mejores condiciones tiempo atrás, y con el paso de los años, el nivel de deterioro avanzó. Es por ello la importancia de realizar exploraciones para valorar la dinámica de la madera muerta y su posible uso. El óptimo manejo para el aprovechamiento de la madera muerta asegura la sobrevivencia de los ecosistemas forestales y optimiza sus funcionalidades socioculturales,

ambientales y económicas, además, permite agrandar la contribución de los bosques en la mitigación del calentamiento global y beneficia la adaptación de especies a los nuevos acontecimientos ocasionados por los cambios ambientales (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2010).

3. Marco metodológico

3.1 Descripción del área de estudio

La zona de estudio se ubica en Agua Buena de Rincón, en el distrito Sierpe del cantón de Osa. El sitio se encuentra dentro de la Reserva Forestal Golfo Dulce y pertenece al Área de Conservación Osa (ACOSA) (**Figura 1**).

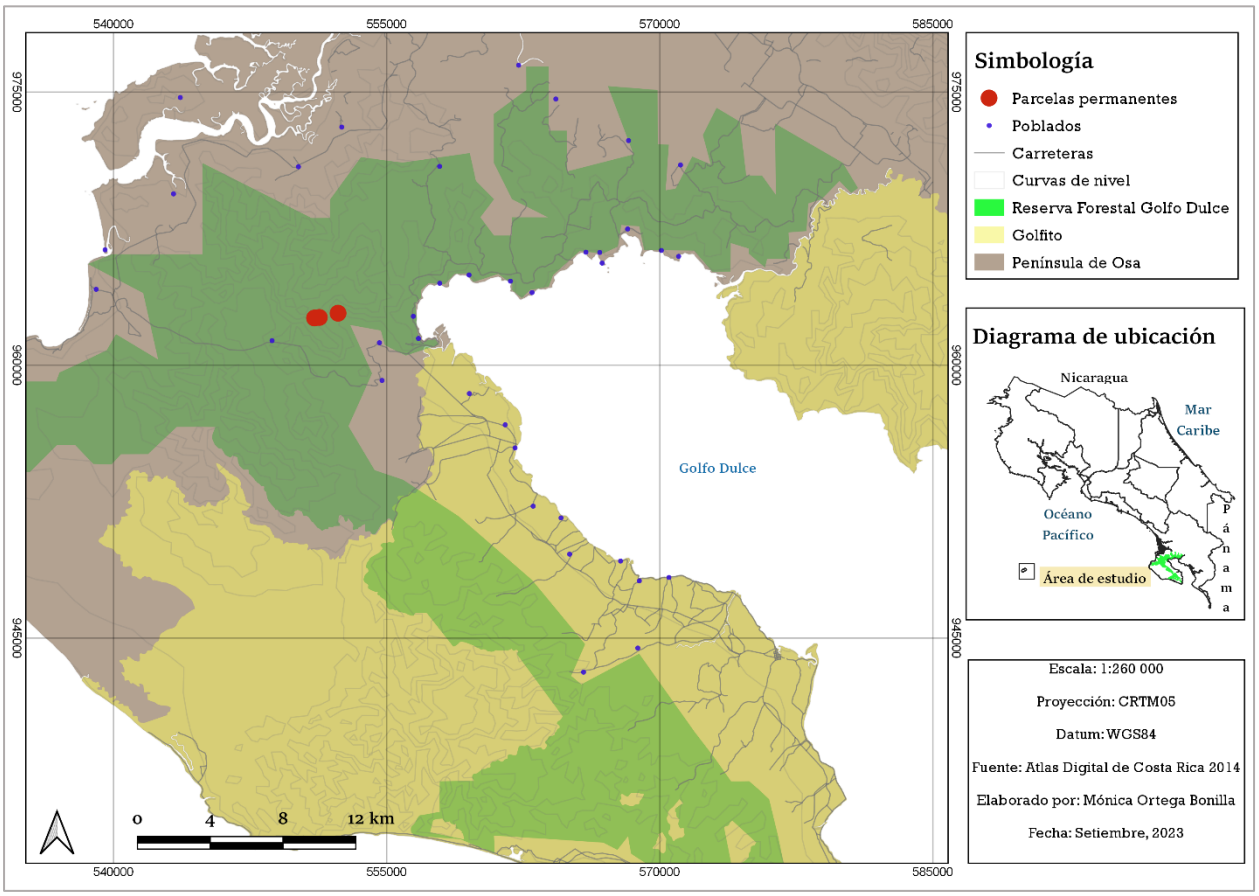


Figura 1. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo (PPM), Agua Buena de Rincón, Península de Osa.

El área de estudio se localiza en la Zona de Vida Bosque Muy Húmedo Tropical, conforme a las categorías de Holdridge (1978). Presenta temperaturas medias anuales entre 23 y 27 °C,

precipitaciones medias anuales oscilando entre 3420 y 6840 mm (considerada entre las áreas más lluviosas del país) y registra una estación seca de enero a marzo (González, 2011).

Los suelos del sitio pertenecen al orden Ultisol (Alvarado y Mata, 2016; Gilbert et al., 2016). Poseen alto contenido de aluminio y pueden influir en la composición de las especies de la flora local (Borggaard, 1983; Young, 1976) y limitar el crecimiento de las plantas (Korning y Thomsen, 1994). En este ecosistema se muestra un endemismo del 4,8 % en su flora, y el 25 % de las especies arbóreas son endémicas del centro y sur de Mesoamérica, presentando una fuerte afinidad florística con la región noroccidental de América del Sur (Cornejo et al., 2012). El área es reconocida por poseer bosques con una estructura de 4 a 5 estratos perennifolios, bien diferenciados, y un abundante sotobosque, dominado por especies de palma y árboles emergentes que superan los 50 m de altura. Algunas especies de árboles encontradas son *Ceiba pentandra, Hieronyma alchorneoides, Hura crepitans* y *Vochysia guatemalensis* (Quesada, 2007).

3.2 Parcelas Permanentes de Muestreo (PPM) y formaciones forestales

Las PPM se establecieron por personal del Programa de Dinámica de Bosques y Restauración de Ecosistemas de la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional en el año 2012, con una superficie de 10 000 m^2 (100 x 100 m), dividida en 100 subparcelas de 100 m^2 (10 x 10 m) para facilitar el registro y recopilación de datos (**Figura 2**). Las formaciones forestales se ubican en Agua Buena de Rincón, territorio localizado en el sector noroeste de la península.

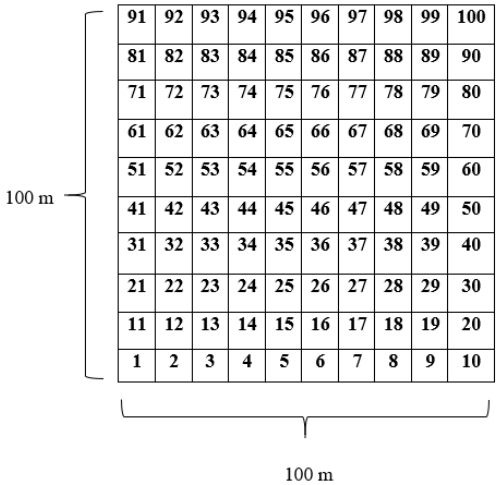


Figura 2. Diseño y distribución de las subparcelas en cada formación forestal de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Las formaciones forestales se seleccionaron siguiendo los criterios expuestos por Morera (2019), los cuales comprenden aspectos y características de la fisiografía, el estado de madurez del ecosistema y la accesibilidad. A través de la evaluación de la contribución espacial relativa de los diferentes microambientes en los sitios, se determinaron las siguientes formaciones forestales:

Bosque primario de cima (BPC): Son lugares con bosque maduro, de fisiografía asociada a los puntos más altos de la montaña, cordillera o el punto de máxima altitud en el terreno sobre el nivel del mar.

Bosque primario de ladera (BPL): Son los sitios con bosque maduro que presentan algún grado de pendiente y se extienden a lo largo de la ladera de la montaña.

Bosque primario con influencia hídrica (BPIH): Son los bosques primarios que se extienden a lo largo de un río o una quebrada, independientemente de su fisiografía.

3.3 Evaluación de la mortalidad y reclutamiento en tres formaciones forestales

Se calcularon las tasas de mortalidad y reclutamiento de todos los individuos con DAP igual o mayor a 10 cm, en función de las cuatro mediciones a realizar (tres mediciones ya existentes y la cuarta medición como aportación de la actual investigación) a cada una de las PPM. Los resultados a obtener de las tasas de mortalidad y reclutamiento se promediarán con el fin de obtener tasas anuales. Se calcularán mediante las siguientes fórmulas (**Cuadro 1**), las cuales han sido empleadas por Morera (2019):

Cuadro 1. Fórmulas para calcular mortalidad y reclutamiento.

Cálculo de la tasa anual de mortalidad	**Cálculo de la tasa anual de reclutamiento**
$r_m = \left[1 - \left(\frac{Ns}{N0}\right)^{\frac{1}{t}}\right] * 100$	$r_r = \left[1 - \left(\frac{Nt}{N0}\right)^{\frac{1}{t}}\right] * 100$
Dónde: $\mathbf{r_m}$ = Tasa anual de mortalidad expresada en porcentaje $\mathbf{N_0}$ = Número de individuos inicialmente inventariados $\mathbf{N_s}$ = Número de individuos inicialmente inventariados sobrevivientes en un inventario posterior, después de un intervalo t de tiempo, $\mathbf{N_s = N_0 - M_u}$ $\mathbf{M_u}$ = Número de individuos muertos durante el intervalo t de tiempo	Dónde: $\mathbf{r_r}$ = Tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje $\mathbf{N_0}$ = Número de individuos inicialmente inventariados $\mathbf{N_t}$ = Número de individuos inicialmente inventariados más los reclutados durante el periodo t de tiempo, $\mathbf{N_t = N_0 + l}$ **l** = Número de individuos reclutados durante el intervalo t de tiempo

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

3.3.1 Análisis de datos de la mortalidad y reclutamiento.

Se actualizó la base de datos en Microsoft Excel para estudiar los años de medición 2012, 2015, 2017 y 2022. Se analizaron variables que incluyen tasas de mortalidad, reclutamiento, balance, abundancia y área basal.

3.4 Resiliencia mediante grupos funcionales

El objetivo se desarrolló a partir de los datos recopilados en mediciones realizadas en distintos momentos a lo largo de un período de diez años (2012-2022), lo que proporcionó información para un primer acercamiento sobre la resiliencia de las formaciones forestales. El análisis de la resiliencia se exploró en función de los grupos de especies oligárquicas, comunes, raras y muy raras, con un énfasis especial en las especies oligárquicas, ya que son las más abundantes y frecuentes a nivel regional y paisajístico (Morera et al., 2019).

La unidad de medición utilizada para representar las especies oligárquicas, comunes, raras y muy raras se llevó a cabo mediante muestras. Cada formación forestal se compone de 100 subparcelas, y cada conjunto de 10 subparcelas corresponde a una muestra (100 x 10 m), lo que resultó en 10 muestras en cada formación forestal. Una vez que se completó la recopilación de muestras, se procedió a identificar los grupos de especies entre los individuos muestreados en cada formación forestal, siguiendo la definición de Morera-Beita et al. (2019):

• **Especies oligárquicas:** Son aquellas especies que acumulan el 50 % de la abundancia de todos los individuos reportados en el estudio y que al menos están presentes en la mitad (50 %) de las muestras (al menos 5 muestras), entiéndase que la frecuencia que debe tener una especie para ser considerada oligárquica es, aparecer como mínimo en la mitad de las muestras de medición y ser parte del 50 % de la abundancia.

• **Especies comunes:** Se definieron con una abundancia de umbral ≥ 1 individuo/ha y con una frecuencia igual al 25 % de las parcelas (al menos estar en 3 muestras).

• Especies raras: se definieron como aquellas con densidad medias < 1 individuo/ha y frecuencia de < 25 % de las parcelas (estar en 2 muestras).

• Especies muy raras: son aquellas especies que aparecen en al menos 1 muestra.

3.4.1 Análisis de datos.

Para el análisis mediante los grupos de especies funcionales, se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2013), y se realizó una prueba de distribución para conocer el comportamiento de los grupos de especies en cada período. En el grupo de especies oligárquicas, se observó la presencia de cada especie en cada período de medición, teniendo en cuenta diversos factores a lo largo del tiempo que influyen en el desplazamiento de estas especies. Se consideraron aspectos ambientales, topográficos y factores antropogénicos.

3.5 Potencial del aprovechamiento de árboles muertos en pie y madera caída

3.5.1 Inventario de madera.

En cada PPM se llevó a cabo un censo de los árboles muertos en pie y un muestreo de los árboles caídos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o mayor a 30 cm, ya que este valor es un Valor de Referencia Mínimo (VRM) para el área basal de los individuos, tanto comerciales como no comerciales (MINAE, 2009). Para los árboles muertos en pie, se registró el DAP utilizando una cinta diamétrica, y se utilizaron hipsómetros (Vértex IV Haglof) para medir las alturas de los individuos. El dendrómetro-relascopio electrónico (Criterion RD1000) se empleó para obtener los diámetros a diferentes alturas del tronco. En cuanto a la madera en pie y caída, el volumen de cada sección se calculó utilizando la fórmula de Smalian, y la suma de las secciones proporcionó el volumen total del tronco.

Fórmula de Smalian

$$V = \frac{(G1 + G2)}{2} * L$$

Dónde: G_1 = Área basal del diámetro mayor, G_2 = Área basal del diámetro menor, L= Largo

3.5.2 Caracterización de la madera muerta.

Se determinó el grado de aprovechamiento de la madera de cada individuo mediante la observación de sus características físicas y su integridad estructural. Se siguieron los criterios empleados por Sánchez (2018), quien utilizó cinco clases para determinar el grado de descomposición y el volumen de la madera de los individuos muertos. En la investigación actual, la metodología se adaptó a tres clases (**Cuadro 2**), ya que el proyecto se enfoca en cuantificar el volumen de madera con un grado aprovechable que presentan los individuos, tanto en pie como caídos.

Cuadro 2. Características de la madera para árboles muertos en pie y en el suelo.

Clase	Árboles muertos en pie	Madera caída
I	Presenta todas sus ramas y estructura de la copa, mantiene la corteza, la albura está intacta o con mínima afectación, mientras el duramen se mantiene íntegro. En esta clase una troza de 3,6 metros del largo del tronco tiene potencial maderable.	El tronco se encuentra sano, posee ramas y parte de la estructura de la copa, además no evidencia pudrición u hongos, la madera mantiene el color original. En esta clase una troza de 3,6 metros del largo del tronco tiene potencial maderable.
II	Ausencia de ramas, se mantiene la corteza, la albura está intacta o con mínima afectación, mientras el duramen se encuentra íntegro. En esta clase al menos una troza de 3,6 metros del largo del tronco tiene potencial maderable.	Ausencia de copa y ramas, pero se encuentra sano o con mínima afectación. La madera mantiene su color original. En esta clase al menos una troza de 3,6 metros del largo del tronco tiene potencial maderable.
III	Presencia de pocas o ausencia completa de ramas y la parte superior del individuo puede romperse, permanece una cantidad variable de corteza, la albura se desprende y muestra afectación avanzada. En esta clase es posible aprovechar una pieza de madera inferior a 3,6 metros del largo del tronco.	Ausencia de copa y ramas, puede presentar alguna afectación y la corteza se desprende. El duramen se encuentra sano y la madera mantiene su color original. En esta clase es posible aprovechar una pieza de madera inferior a 3,6 metros del largo del tronco.

3.5.3 Análisis de datos.

Se llevó a cabo la identificación taxonómica de los árboles muertos para posteriormente clasificarlos según su categoría comercial o no comercial, siguiendo el Listado de Especies con Gremios Ecológicos (Comisión Nacional de Sostenibilidad Forestal, 2018). Además, se valoró la abundancia (troncos*ha^{-1}), área basal (m^2*ha^{-1}) y volumen (m^3*ha^{-1}) según el grado de deterioro.

4. Resultados y discusión

4.1 Tasa de mortalidad y reclutamiento en bosques primarios

En las tres formaciones forestales evaluadas, las tasas de mortalidad del período total de medición (2012-2022), en términos de abundancia, para bosque primario de cima (BPC) fue de 1,92 % N/año, en bosque primario de ladera (BPL) de 2,36 % N/año y en bosque primario de influencia hídrica (BPIH) de 3,23 % N/año. Con respecto a la tasa de reclutamiento, en BPC de 1,78 % N/año, y, BPL y BPIH 1,82 % N/año, en ambos bosques. (**Cuadro 3, 4 y 5**). Estas tasas evidencian que el balance general en cada bosque obtenido es negativo, debido a que las tasas de mortalidad son mayores que las de reclutamiento. Uslar et al. (2004) señalan que el equilibrio entre mortalidad y reclutamiento afecta a variables estructurales como la densidad, el área basal y la riqueza de especies, modificándolas con el tiempo. Sin embargo, los balances negativos en estas formaciones forestales muestran que son

bosques en constante cambio y que procesos naturales los mantienen muy dinámicos, lo que puede resultar en balances negativos en algunos períodos de tiempo (Morera, 2019). Iturre et al. (2020) explican que las tasas de reclutamiento deben ser mayores que las tasas de mortalidad cuando se trata de bosques en regeneración, para que puedan continuar desarrollándose. El autor argumenta este comportamiento basándose en un estudio de monitoreo de bosques realizado en un período de veinte años, que mostró un incremento en el reclutamiento y una disminución en la mortalidad con el tiempo, alcanzando al final del período un equilibrio dinámico del bosque (Iturre et al., 2020).

En el presente estudio, en cuanto a las tasas de mortalidad y reclutamiento por área basal, la dinámica del área basal es más compensatoria que las pérdidas por individuos. BPC y BPL presentan valores cercanos al equilibrio dinámico, con tasas de balance de 0,05 % (BPC) y -0,10 % (BPL); en el BPIH, el balance entre la tasa de mortalidad y el reclutamiento es -1,04 %. Se debe considerar que para el cálculo de la tasa de reclutamiento se toma en cuenta no solo el área basal de árboles reclutados, sino que también se incluyen las diferencias por ganancia en crecimiento de los individuos vivos, lo que permite distribuir las pérdidas por mortalidad entre todos los individuos vivos de una u otra forma. En BPIH las tasas de mortalidad en cada periodo han sido mayores, en comparación con las otras formaciones forestales, sin embrago el segundo periodo revela un incremento importante, superando el 5 % N/año. Lugo y Scatena (1996) señalan que las tasas de mortalidad > 5 % se pueden considerar como catastróficas y que la recuperación de cambios drásticos por mortalidad puede llevar a la degradación del bosque o provocar cambios en la composición y estructura del bosque original, 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 de su resistencia a las perturbaciones.

Clark et al. (2015) mencionan que las tasas de mortalidad y reclutamiento pueden verse fuertemente influenciadas por eventos estocásticos como tormentas tropicales, que podrían afectar drásticamente la estructura del bosque (Aleixo et al., 2019; Kreyling et al., 2011; Poorter et al., 2017; Sheil, 1996). En estudios recientes, se ha registrado que los relámpagos podrían ser una causa de muerte de árboles grandes en bosques primarios de zonas bajas en el trópico (Yanoviak et al., 2020). Hernández (2020) realizó un estudio en un período de siete años y registró la muerte de 504 árboles, nueve con DAP > 60 cm (1,8 %), lo que se traduce en una tasa de mortalidad para árboles grandes (> 60 cm) de 0,83 % año^{-1}. La conclusión de dicho estudio señaló que, a pesar de ser una tasa de mortalidad poco significativa para un período de siete años, explica la alta variabilidad en las tasas de mortalidad y reclutamiento en un gradiente en bosques de zonas intermedias y bajas. La mortalidad y el reclutamiento de árboles son factores clave en la dinámica forestal, pero los mecanismos impulsores

de estos procesos no están claros (Ma et al., 2016). Zhang et al. (2017), en su estudio realizado en distintos bosques del mundo, relacionan la mortalidad de los árboles con el calentamiento y las sequías, siendo esta mortalidad una respuesta de estos ecosistemas a cambios generados por factores climáticos. Los resultados de ese estudio demostraron que la tasa de mortalidad anual media fue del 5,5 %. La mortalidad de los árboles fue más baja en los ecosistemas de las zonas tropicales con precipitación media anual > 2000 mm y fue severa en regiones con precipitación media anual < 1000 mm. Asimismo, señalan que la tasa de mortalidad se ve afectada por la edad del rodal y la densidad de la madera, disminuyendo cuando la densidad de la madera en todas las especies aumenta. Los bosques estudiados presentan una variación anual en su precipitación entre los 3420 y 6480 mm (Gilbert et al., 2016), lo que se puede interpretar como que, al ser bosques que no presentan deficiencias hídricas, su dinámica entre la mortalidad y el reclutamiento es más estable y permite una mayor resiliencia con el tiempo en respuesta a los fenómenos naturales.

Cuadro 3. Tasa de mortalidad y reclutamiento para los individuos con DAP ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los periodos de medición, para bosque primario de cima (BPC), en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. P1: periodo 1, P2: periodo 2, P3: periodo 3 y PC: periodo completo.

Variable	Criterio	P1	P2	P3	PC
Abundancia (N/ha)	Individuos inicialmente censados	639	628	638	639
	Individuos sobrevivientes	606	609	589	538
	Individuos muertos	33	19	49	101
	Individuos reclutados	22	29	57	108
	Tasa anual mortalidad (% N/año)	1,86	1,52	1,96	1,92
	Tasa anual de reclutamiento (% N/año)	1,21	2,28	2,14	1,78
	Balance anual (% N/año)	-0,65	0,76	0,18	-0,14
Área basal (m^2/ha)	Área basal individuos iniciales	40,38	40,80	41,49	40,38
	Área basal individuos sobrevivientes	38,22	40,04	39,71	35,68
	Área basal individuos muertos	2,16	0,76	1,77	4,69
	Área basal [1]	2,58	1,47	3,33	7,38
	Tasa mortalidad (% m^2/año)	1,93	0,94	2,02	1,86
	Tasa de reclutamiento (% m^2/año)	2,22	1,79	1,93	1,91
	Balance anual (% m^2/año)	0,29	0,85	-0,09	0,05
	Tiempo de medición (años)	2,82	2,00	4,05	8,87

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

Cuadro 4. Tasa de mortalidad y reclutamiento para los individuos con DAP ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los periodos de medición, para bosque primario de ladera (BPL), en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. P1: periodo 1, P2: periodo 2, P3: periodo 3 y PC: periodo completo.

Variable	Criterio	P1	P2	P3	PC
Abundancia (N/ha)	Individuos inicialmente censados	571	590	590	571
	Individuos sobrevivientes	547	563	526	456
	Individuos muertos	24	26	63	115
	Individuos reclutados	43	27	36	106
	Tasa anual mortalidad (% N/año)	1,49	2,25	2,44	2,36
	Tasa anual de reclutamiento (% N/año)	2,56	2,28	1,31	1,82
	Balance anual (% N/año)	1,08	0,04	-1,14	-0,54
Área basal (m^2/ha)	Área basal individuos iniciales	37,50	38,45	38,10	37,50
	Área basal individuos sobrevivientes	35,94	36,57	37,56	31,29
	Área basal individuos muertos	1,65	1,89	2,77	6,30
	Área basal [1]	2,51	1,53	2,98	7,01
	Tasa mortalidad (% m^2/año)	1,55	2,50	1,64	1,93
	Tasa de reclutamiento (% m^2/año)	2,28	1,98	1,66	1,83
	Balance anual (% m^2/año)	0,73	-0,52	0,02	-0,10
	Tiempo de medición (años)	2,87	1,98	4,56	9,42

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

Cuadro 5. Tasa de mortalidad y reclutamiento para los individuos con DAP ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos en los periodos de medición, para bosque primario con influencia hídrica (BPIH), en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. P1: periodo 1, P2: periodo 2, P3: periodo 3 y PC: periodo completo.

Variable	Criterio	P1	P2	P3	PC
Abundancia (N/ha)	Individuos inicialmente censados	635	622	589	635
	Individuos sobrevivientes	586	561	523	459
	Individuos muertos	49	61	65	175
	Individuos reclutados	36	28	59	123
	Tasa anual mortalidad (% N/año)	2,66	5,15	2,40	3,23
	Tasa anual de reclutamiento (% N/año)	1,87	2,28	1,97	1,82
	Balance anual (% N/año)	-0,79	-2,87	-0,43	-1,41
Área basal (m^2/ha)	Área basal individuos iniciales	33,41	33,39	30,28	33,41
	Área basal individuos sobrevivientes	30,76	28,57	27,98	23,30
	Área basal individuos muertos	2,65	4,81	2,65	10,11
	Área basal [1]	2,63	1,69	5,09	9,42
	Tasa mortalidad (% m^2/año)	2,74	7,66	1,86	3,60
	Tasa de reclutamiento (% m^2/año)	2,57	2,57	3,23	2,56
	Balance anual (% m^2/año)	-0,16	-5,09	1,37	-1,04
	Tiempo de medición (años)	2,98	1,95	4,89	9,82

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

De los nueve períodos analizados (tres períodos en cada formación de bosque), cuatro mostraron que el número de árboles reclutados es mayor que la cantidad de individuos reportados muertos, mientras que, en los otros cinco períodos, los individuos muertos exceden al número de árboles reclutados (**Figura 3**).

El análisis anual del promedio de árboles muertos y reclutados en cada formación forestal durante los diferentes períodos reveló que en la formación BPC, durante el período P1 se registró la mortalidad de 11 individuos, mientras que se reclutaron 7 árboles. En el P2, la cifra de árboles muertos fue de 9, y la cantidad de reclutados fue la misma, 9 árboles. Similarmente, en el período P3, se observó la muerte de 9 árboles y el reclutamiento de 11 individuos.

En relación con la formación BPL, los conteos indicaron que durante el P1 murieron 8 árboles; esta cifra aumentó a 13 en el P2, y en el P3 bajó a 12. En cuanto a los árboles reclutados en la misma formación forestal, se registraron 14 en el P1, 13 en el P2 y 7 en el P3.

Por último, en la formación BPIH, se determinó que el promedio anual de árboles muertos fue de 16 en el P1, 30 en el P2 y 13 en el P3. En términos de reclutamiento, para el P1, P2 y P3 se contabilizaron 12, 14 y 11, respectivamente. El BPIH destaca por ser el bosque con más árboles muertos que reclutados en los tres períodos, y también es el bosque con los valores de mortalidad más altos. Sin embargo, en cuanto a densidad de individuos, el último período mostró el mayor balance respecto a los árboles muertos y reclutados.

Es importante tener en cuenta que Gonçalves et al. (1999) mencionan que la tasa de mortalidad tiende a ser sobrestimada si está asociada a perturbaciones de baja frecuencia, es decir, cuando las mediciones se realizan en períodos cortos de medición (< 3 años). En bosques maduros, con altos niveles de precipitación combinados con pendientes pronunciadas y suelos arcillosos, la mortalidad es mayor, pero con tasas que raramente exceden el promedio, ya que tiende a ocurrir en fragmentos dispersos (Lugo y Scatena, 1996).

En el estudio, se observa que BPIH excede el promedio de árboles muertos en el segundo período. Si bien los procesos en los bosques tropicales son muy dinámicos, es evidente la acción antrópica como factor determinante en la evolución de esta comunidad vegetal, especialmente porque las actividades económicas en zonas rurales ejercen una fuerte presión sobre los ecosistemas forestales en general y, en particular, sobre los bosques riparios. Otro punto relevante por considerar son los claros de mayor tamaño que se generan en algún momento del ciclo de vida de cualquier bosque, lo cual, dependiendo de su tamaño, puede tener una gran influencia en los procesos de cambio a los que están sujetos los bosques tropicales.

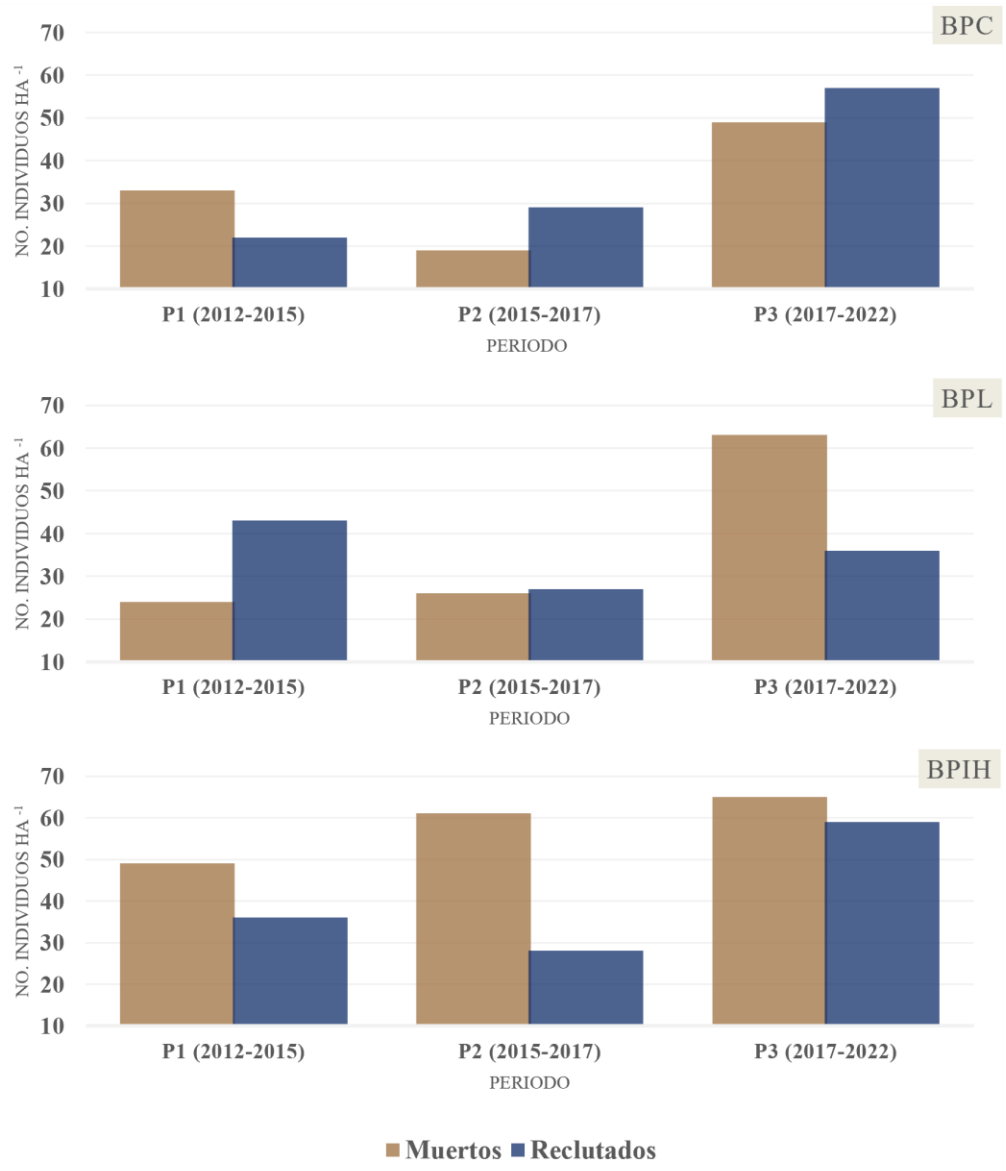


Figura 3. Comparación entre el número de individuos muertos y árboles reclutados en los periodos de medición de las unidades permanentes de medición en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. BPC: bosque primario de cima, BPL: bosque primario de ladera, BPIH: bosque primario con influencia hídrica.

La variación entre los períodos de medición de las tasas de mortalidad, reclutamiento y balance anual de los individuos con DAP ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, mostraron comportamientos en el tiempo de la siguiente manera: en BPC, la tasa de mortalidad obtuvo un mínimo incremento, el reclutamiento creció y el balance en el primer período era negativo, aumentando con el tiempo hasta resultar positivo en el último período (0,18 %); en BPL, los resultados han variado, la tasa de mortalidad ha aumentado en el tiempo, el reclutamiento disminuyó y el balance pasó de valores

positivos promedios a un decrecimiento considerable. En BPIH, la tasa de mortalidad disminuyó y la tasa de reclutamiento y balance aumentaron; sin embargo, en el primer período, el balance era negativo y continúa en el rango negativo en el último período (**Figura 4**). Esto evidencia que, de las tres parcelas ubicadas en diferentes tipos de bosques, una ha presentado un incremento, pasando de un balance negativo a uno positivo en el último período (BPC); otro bosque logró un incremento, pero no superó los números negativos en el balance (BPIH); y el tercer bosque muestreado pasó de un balance positivo a uno negativo en el último período (BPL), lo anterior demuestra que estos bosques están sujetos a procesos de cambio de una forma independiente y dependen más de sus propias condiciones y de aquellos procesos que generan las perturbaciones.

En BPC, en el último período, la tasa de reclutamiento fue mayor que la tasa de mortalidad. Giacomotti y Reynel (2018) señalan que el reclutamiento de bosques está en crecimiento cuando las tasas anuales de reclutamiento superan a las tasas anuales de mortalidad, lo que significa que el bosque ostenta una buena capacidad de regeneración natural. En el estudio, BPC es el que presenta esta característica al final del período, donde la tasa de reclutamiento es mayor, y BPL mostró el mismo patrón al inicio del período total, pero al final del período los resultados de las tasas de mortalidad y reclutamiento se invirtieron.

En bosques tropicales de Brasil, Ecuador y Venezuela, las tasas anuales de reclutamiento varían entre 0,35 % a 4,64 %. Estas tasas se registraron en dos intervalos de medición y en períodos intercensales que van de 4 a 13 años en promedio (Lewis et al., 2004). En bosques tropicales de Perú, las tasas anuales de reclutamiento están en un rango de 1,36 % a 3,90 %, registradas en dos intervalos de medición y en períodos intercensales que van en promedio de 4 a 15 años (Lewis et al., 2004). En la llanura amazónica de Perú se estudiaron 3 parcelas en 4 años, que registraron en promedio tasas anuales de reclutamiento de 2,99 % a 4,57 % (Nebel et al., 2000). La tasa de reclutamiento de la parcela de la investigación se encuentra dentro de los rangos superiores reportados en los bosques mencionados. BPL y BPIH son los ecosistemas con mayor activación de procesos dinámicos, debido a que han mostrado mayores cambios en el tiempo.

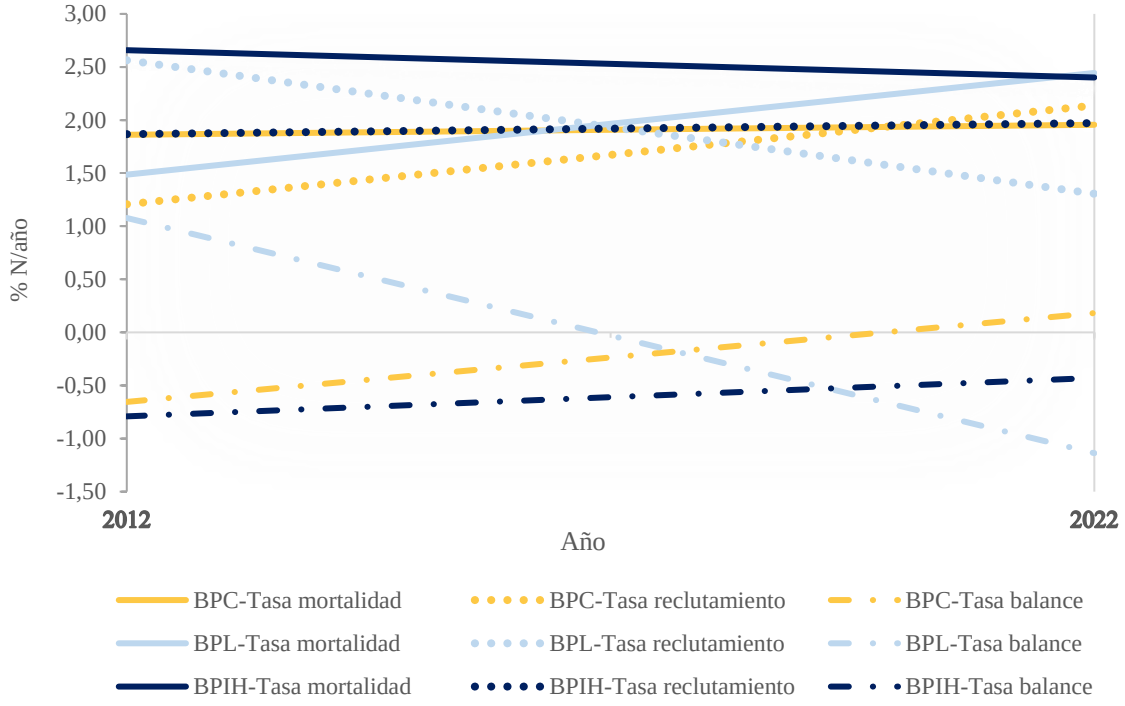


Figura 4. Tasas de mortalidad, reclutamiento y balance para abundancia de los individuos con DAP ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos, del periodo completo de evaluación, con cuatro mediciones entre el 2012 y el 2022 en unidades permanentes de medición de una hectárea; para los diferentes tipos de formaciones forestales en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. BPC: bosque primario de cima, BPL: bosque primario de ladera, BPIH: bosque primario con influencia hídrica.

Las variables estructurales del bosque, como la densidad, el área basal y el número de individuos vegetales (árboles, palmas y bejucos), fluctúan alrededor de un valor medio a lo largo del tiempo. Esa constancia relativa se mantiene a través de un equilibrio proporcionado entre las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles, de manera que las tasas de equilibrio muestran el balance de esas variables en los bosques. De las tasas de equilibrio por área basal en cada período en los tres tipos de bosque analizados (**Figura 5**), BPC y BPL mostraron tendencias similares en todos los períodos, con fluctuaciones en la tasa de equilibrio entre -0,52 y 0,85, siendo el último período de medición el que ha tenido un mayor equilibrio. Se infiere que el ecosistema se encuentra en equilibrio dinámico.

En cuanto al equilibrio anual por área basal de BPIH, los datos han evidenciado que la mortalidad de árboles impulsa el crecimiento de los árboles que permanecen en el sitio (Morales-Salazar et al., 2012). En esta formación forestal, los valores han fluctuado entre -5,09 y 1,37, lo que evidencia que el bosque presenta un desequilibrio considerable a lo largo del tiempo. Esto es relevante

para conocer a largo plazo la capacidad de recuperación, ya que los períodos evaluados están muy por debajo de los ciclos de vida típicos de estos bosques.

En el segundo período evaluado, BPIH presentó el balance negativo más alto encontrado en todos los bosques. Sin embargo, en el siguiente período obtuvo un balance positivo, lo que indica que el bosque alcanzó un equilibrio entre las tasas de mortalidad y reclutamiento en un lapso de tiempo entre las mediciones de 2017 y 2022. La alta mortalidad de individuos en el segundo período provocó un crecimiento acelerado de los árboles que estaban suprimidos por los individuos que murieron, como se refleja en el área basal del tercer período, que mostró un balance positivo. Estos datos corroboran el dinamismo que existe en los bosques tropicales, donde la dinámica de la vegetación se manifiesta como un proceso integral en respuesta a factores internos que regulan la competencia intraespecífica e interespecífica y al efecto de los factores bióticos y abióticos (McDowell et al., 2018). Los procesos de mortalidad y reclutamiento son el medio de recuperación ante las perturbaciones naturales del bosque; estos procesos brindan oportunidad a los individuos para recibir luz, aprovechando los claros generados por la dinámica natural, y de esta manera se posicionan en los estratos de dosel más altos, aumentando las posibilidades de crecimiento y permanencia a largo plazo en el bosque (Morera, 2019).

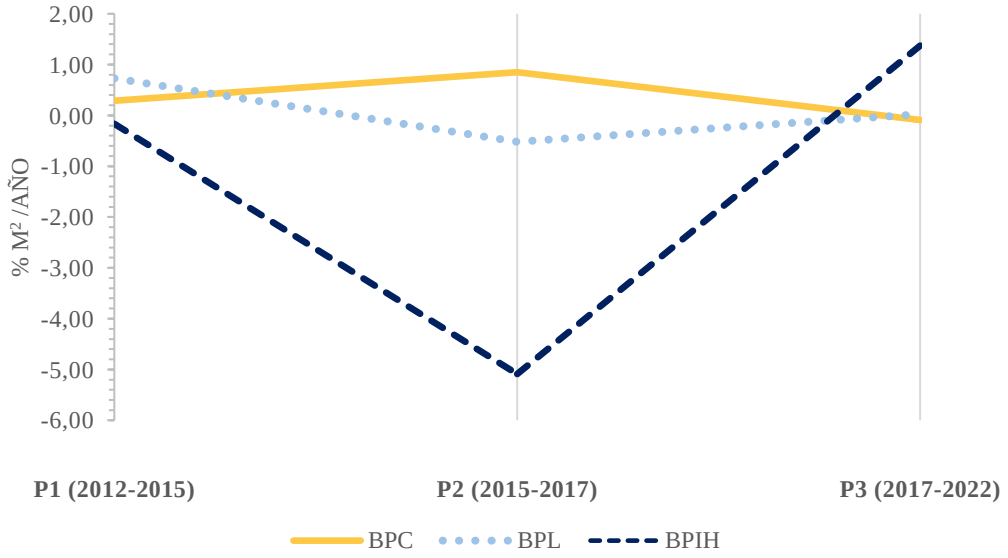


Figura 5. Balance anual del área basal en tres periodos de medición realizados en las unidades permanentes de medición, para los diferentes tipos de bosque en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. BPC: bosque primario de cima, BPL: bosque primario de ladera, BPIH: bosque primario con influencia hídrica. P1: periodo 1, P2: periodo 2, P3: periodo 3.

4.1.1. Análisis de la mortalidad y reclutamientos en función de su distribución diamétrica.

La distribución de las clases diamétricas muestra que la mortalidad en términos de abundancia se concentra principalmente en la clase de 10-20 cm, seguida de la clase diamétrica de 20-30 cm (**Figura 6**). Esto se debe principalmente a que en esta clase diamétrica es donde se acumula la mayor cantidad de individuos. Otro factor importante que contribuye a los altos valores de mortalidad en esta clase diamétrica es la caída de individuos con diámetros mayores a 60 cm, lo que provoca una cascada de muertes en árboles con diámetros inferiores, ya sea debido al desraizamiento o la quebradura (Quinto et al., 2009).

Sin embargo, en los bosques tropicales, la alta abundancia de árboles con diámetros inferiores hace que las reservas de árboles pequeños sean siempre lo suficientemente abundantes como para reemplazar a los árboles grandes (Morera, 2019; Garro, 2011). Es evidente que en los períodos en los que hay individuos muertos en las clases diamétricas mayores a 80 cm, se produce una pérdida de área basal comparable a la mortalidad de más de 50 individuos en la clase diamétrica de 10 a 30 cm. Por lo tanto, se debe tener en cuenta el impacto que tendrá el tamaño del individuo que muera, ya que la caída o desraizamiento de individuos pequeños no causará el mismo impacto.

Clark et al. (2019) y Lutz et al. (2018) recalcan la alta importancia de los árboles grandes en los bosques tropicales debido a su función en la dinámica de claros, el secuestro de carbono y la productividad. Cuando muere un árbol grande, se producen impactos tanto positivos como negativos en el interior de la parcela (Gray et al., 2012). En la primera fase después de la caída de un árbol, se facilita la apertura del claro, lo que provoca cambios en las condiciones ambientales del bosque, como una mayor apertura de la luz, cambios en la humedad del suelo, la disponibilidad de nutrientes y la exposición al viento, que podrían afectar a los árboles cercanos al claro. En la siguiente fase, se produce un daño mecánico causado por la caída de árboles grandes que podría aumentar la mortalidad de árboles con DAP < 30 cm (Galbraith et al., 2014; Gray et al., 2012; Hubbell et al., 1999).

Un bosque con una alta mortalidad de individuos de más de 50 cm podría experimentar un desequilibrio significativo, lo que significa que el bosque estaría alcanzando un punto de inflexión del que no podría recuperarse. Además, si los árboles muertos pertenecen a especies menos abundantes (menos de 0,3 por hectárea), el impacto negativo en el bosque sería aún mayor (Ministerio de Ambiente y Energía [MINAE], 2009).

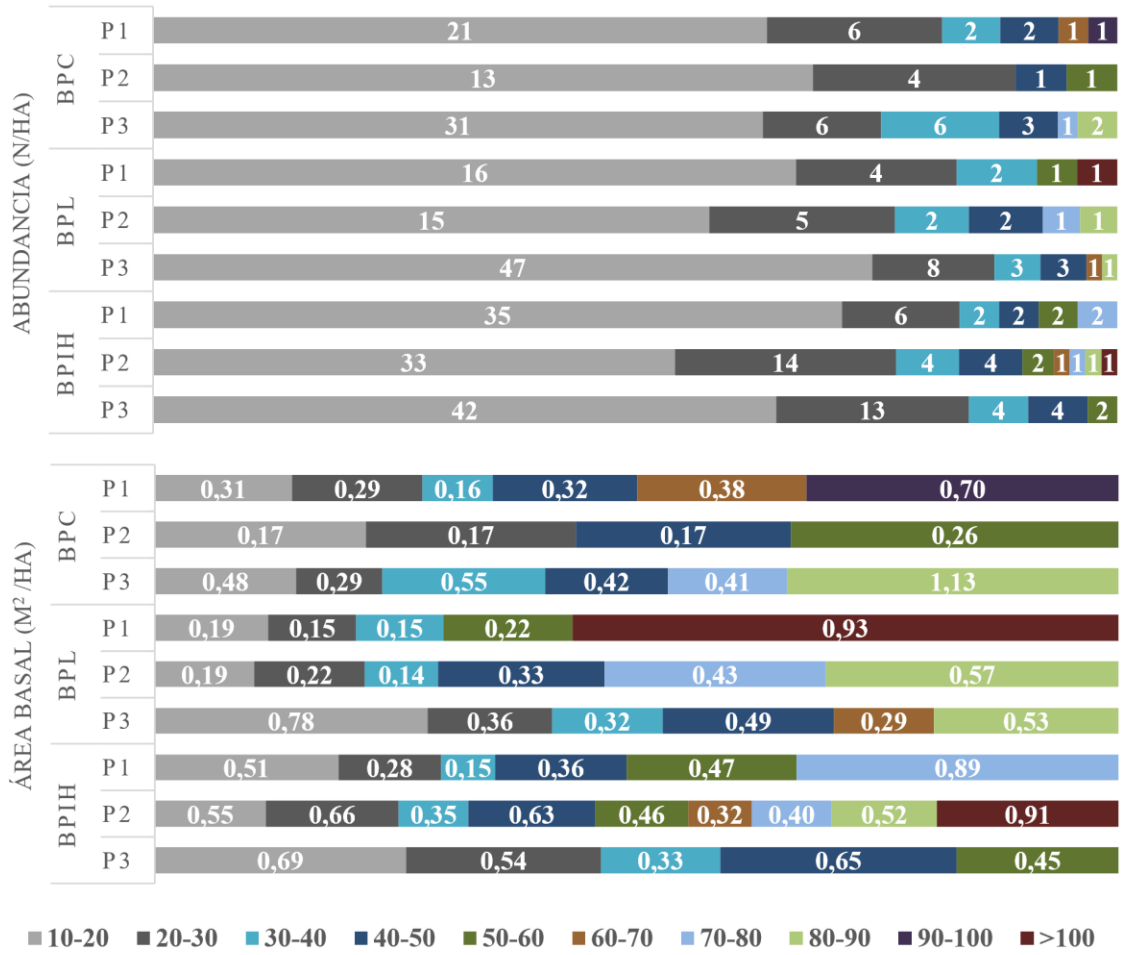


Figura 6. Mortalidad en abundancia y área basal representado en clase diamétrica en los periodos de medición de las unidades permanentes de medición en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. BPC: bosque primario de cima, BPL: bosque primario de ladera, BPIH: bosque primario con influencia hídrica. P1: periodo 1, P2: periodo 2, P3: periodo 3.

4.1.2. Análisis de la mortalidad y reclutamientos en función de su abundancia.

En el primer año de medición (2012), se registraron 1845 individuos en todos los bosques evaluados, distribuyéndose 639 en el BPC, 571 en BPL y 635 en BPIH (**Figura 7**). Los resultados de la segunda, tercera y cuarta medición para cada bosque se comportaron de la siguiente manera: BPC presentó un leve decrecimiento de la primera a la segunda medición, seguido de una tendencia de crecimiento constante desde la segunda hasta la cuarta medición. Una situación similar se observó en BPIH, donde hubo un decrecimiento leve de la primera a la segunda medición, pero, a diferencia de BPC, en BPIH la densidad de árboles disminuyó desde la segunda medición hasta la cuarta medición y la razón principal de esos números se debe a la tala ilegal directa que se presentó en ese periodo en

esta parcela, siendo un escenario muy repetitivo en los bosques de la Península de Osa. En el caso de BPL, la densidad de árboles fluctuó entre 561 y 591 individuos en un período de 10 años. La densidad total de árboles en todos los bosques evaluados en la última medición fue de 1790 árboles. BPIH mostró la mayor disminución de individuos, disminuyendo un 8,35 % en comparación con la medición base de 2012.

Estudios realizados en la Península de Osa han evidenciado valores de área basal entre 29 y 32 m^2/ha para bosques intervenidos 19 años después de la cosecha, con un total de árboles por hectárea entre 266 a 540 árboles (árboles mayores a 10 cm de diámetro) (Garro, 2011). En la Zona Norte se reportan datos muy similares a los anteriores que van de 26 a 34 m^2/ha y de 392 a 460 árboles por hectárea mayores a 10 cm de diámetro para un bosque primario (Quirós, 2002). En el actual estudio, el área basal se presenta en un rango entre los 27 a 39 m^2/ha y 561 a 647 árboles mayores a 10 cm de diámetro por hectárea. Existe similitud en la comparación de bosques en cuanto a área basal, pero la cantidad de individuos por hectárea es mayor en los bosques de este estudio. Esto indica que estas formaciones forestales presentan una mayor proporción de individuos para alcanzar el promedio de área basal en bosques primarios. Esta particularidad se atribuye al hecho de que la mayor proporción del área basal se acumula en los árboles de mayor tamaño, que suelen ser más longevos. Además, Quinto et al. (2009) menciona que este tipo de árboles ocupan un espacio significativo en el dosel y generan sombra, lo que dificulta el crecimiento de los árboles con menor diámetro y contribuye a la senescencia de estos últimos, siendo este proceso una de las razones por las que la mortalidad se agrupa en la clase diamétrica de 10-20 cm.

Durante el período total de medición, BPC y BPL presentaron el mayor porcentaje de área basal concentrado en individuos con DAP igual o mayor a 50 cm. En BPC, el porcentaje de área basal perteneciente a estos diámetros varió entre el 55 % y el 51 %, mientras que en BPL varió entre el 57 % y el 53 %. En BPIH, la concentración de área basal en árboles con estos diámetros fue menor, oscilando entre el 45 % y el 40 %. Sin embargo, en todas las formaciones de bosques evaluadas, se observó una disminución gradual en cada medición del porcentaje de área basal perteneciente a individuos con DAP igual o mayor a 50 cm. Esto indica que los árboles de menor tamaño han logrado establecerse y encontrar las condiciones óptimas para aumentar su diámetro con el tiempo.

Tomando como referencia las tres formaciones forestales, en el período 2012-2022 murieron 391 árboles, con un promedio anual de 39; el reclutamiento en el mismo lapso fue de 337, con un promedio anual de 33. Sin embargo, debido a que esta investigación se enfoca en que las unidades de muestreo se ubiquen en diferentes formaciones forestales (BPC, BPL y BPIH), con el fin de abarcar

la mayor representatividad florística y obtener la mayor proximidad a la riqueza de especies con DAP ≥ 10 cm de árboles, palmas y bejucos no es representativo tratar las tres formaciones forestales como una sola unidad. Por lo tanto, en BPC murieron 101 árboles, con un promedio anual de 10; el reclutamiento fue de 108, con un promedio anual también de 10. En BPL, la mortalidad total en el período fue de 115 árboles, con un promedio anual de 11; el reclutamiento correspondió a 106, con un promedio anual de 10. BPIH presentó datos que destacan entre las otras formaciones forestales en la variable de mortalidad, con un total de 175 árboles muertos en el período, con un promedio anual de 17; el reclutamiento anual fue de 123, con un promedio anual de 12. En BPC y BPL se observó un comportamiento fluctuante, mientras que en BPIH existe una tendencia decreciente. Partiendo de estos resultados, Ramírez et al. (2002) apuntan a que la relación entre la mortalidad y el reclutamiento son importantes porque mantienen más o menos constante la densidad de árboles en el bosque, y en ese sentido las variables estructurales como densidad, área basal y número de especies, fluctúan en torno de un valor medio a lo largo del tiempo, lo que resulta en una constancia relativa mantenida a través de un balance adecuado entre las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles, sin embargo, los autores también afirman que debido al cambio climático global y a procesos como la fragmentación de hábitats, las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles han aumentado en las últimas décadas en muchos bosques tropicales, lo cual supone un incremento en el dinamismo de los bosques tropicales, que podría afectar significativamente la composición y diversidad de especies arbóreas presentes en dichos ecosistemas. Por su parte, Morera (2019) sugiere que algunos de los factores que a menudo explican las diferencias estructurales a nivel local, se encuentran la variabilidad fisiográfica y las condiciones edáficas que son propias de cada unidad de muestreo, ya que la competencia y la capacidad de carga estarán ligadas a la capacidad del suelo para soportar una población de tamaño específico (Morera, 2019).

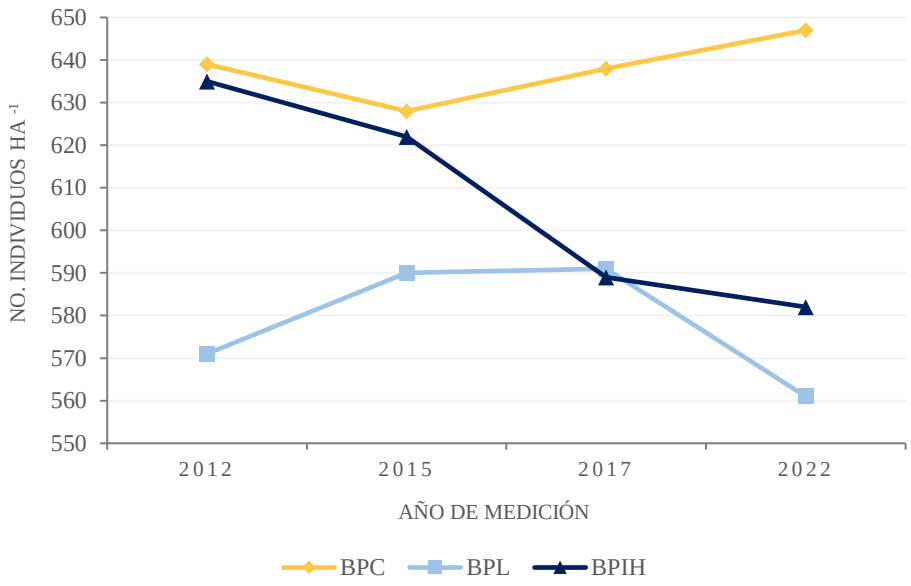


Figura 7. Variación de la densidad de los árboles con el tiempo en unidades permanentes de medición en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. BPC: bosque primario de cima, BPL: bosque primario de ladera, BPIH: bosque primario con influencia hídrica.

4.2 Resiliencia de bosques mediante grupos funcionales de especies

De acuerdo con los grupos de especies sugeridos por Morera et al. (2019): oligárquicas, comunes, raras y muy raras; el análisis mostró que existen diferencias entre las formaciones forestales y que también se presentan algunas diferencias entre los grupos de especies de un período a otro (**Cuadro 6**). BPL es la formación que mostró mayor estabilidad en el número de especies en todos los grupos de un período a otro, sin embargo, también manifestó los mayores cambios en la abundancia, y esta característica la comparte con BPIH.

En BPIH, en el último período se presentó la menor cantidad de especies oligárquicas y también hubo un aumento en la abundancia en este mismo grupo de especies. En relación con las especies raras, el rango del número de especies de P1 a P3 fluctuó entre 27 a 30 en BPC, 30 a 34 en BPL, y 22 a 23 en BPIH; en el grupo de especies muy raras, el comportamiento observado fue de 70 a 75 en BPC, 70 a 72 en BPL, y 47 a 53 en BPIH. Esparza-Olguín (2004) señala que la disminución de especies raras y muy raras en los bosques primarios tropicales puede tener consecuencias negativas en el equilibrio ecológico de la zona, ya que estas especies suelen tener funciones específicas en el ecosistema y su desaparición puede afectar a otras especies. En el presente estudio, la variación de este grupo de especies se encuentra dentro de un rango normal, y es importante recordar que la diferenciación en el número de especies que ingresan y salen de un período a otro se debe a la dinámica

natural que existe en los bosques primarios, específicamente debido a los procesos de mortalidad y reclutamiento que se dan en este tipo de formaciones forestales.

Adsersen (1989) afirma que tanto los disturbios naturales como los antropogénicos (tala ilegal) pueden ejercer una fuerte presión, en términos de extinciones locales y cambios en las tasas de reclutamiento y crecimiento en las poblaciones de especies raras más que en las poblaciones de especies comunes. Sin embargo, de las formaciones forestales evaluadas, BPIH es la que ha experimentado incidencia antropogénica (tala ilegal), y BPC es la que ha mantenido variables de densidad, mortalidad y reclutamiento con mayor estabilidad a lo largo del tiempo. Considerando estos factores y analizando los grupos de especies raras y muy raras de ambos bosques, los valores muestran comportamientos similares en el número de especies en distintos períodos, por lo tanto, en estos grupos de especies los efectos de los disturbios humanos, como la tala ilegal, no han tenido una incidencia directa, al menos en los bosques contemplados en el estudio y para los períodos evaluados.

Cuadro 6. Distribución de los grupos de especies oligárquicas, comunes, raras y muy raras, en cada periodo para cada formación forestal.

	Periodos	Grupo	No especies	Abundancia media (N/ha)	E.E.	Min	Max
BPC	**P1**	Oligárquicas	13	19,46	4,51	7,00	65,00
		Comunes	39	4,59	0,22	3,00	9,00
		Raras	27	2,48	0,14	2,00	5,00
		Muy raras	71	1,10	0,04	1,00	2,00
	P2	Oligárquicas	13	19,92	4,80	8,00	69,00
		Comunes	38	4,66	0,22	3,00	8,00
		Raras	30	2,40	0,10	2,00	4,00
		Muy raras	75	1,07	0,03	1,00	2,00
	P3	Oligárquicas	13	19,08	4,33	7,00	62,00
		Comunes	36	4,44	0,23	3,00	8,00
		Raras	29	2,45	0,12	2,00	4,00
		Muy raras	70	1,00	0,00	1,00	1,00
BPL	**P1**	Oligárquicas	14	18,64	5,63	6,00	81,00
		Comunes	34	4,21	0,24	3,00	10,00
		Raras	34	2,24	0,13	2,00	6,00
		Muy raras	70	1,09	0,03	1,00	2,00
	P2	Oligárquicas	15	18,20	5,55	6,00	83,00
		Comunes	34	3,97	0,19	3,00	8,00
		Raras	31	2,26	0,12	2,00	5,00
		Muy raras	72	1,04	0,02	1,00	2,00
	P3	Oligárquicas	14	17,21	5,16	6,00	72,00

		Comunes	31	4,06	0,19	3,00	8,00
		Raras	30	2,23	0,15	2,00	6,00
		Muy raras	72	1,07	0,04	1,00	3,00
BPIH	**P1**	Oligárquicas	12	21,50	5,10	9,00	71,00
		Comunes	33	5,45	0,36	3,00	12,00
		Raras	22	2,55	0,24	2,00	6,00
		Muy raras	53	1,04	0,03	1,00	2,00
	P2	Oligárquicas	12	20,50	5,34	7,00	72,00
		Comunes	30	5,47	0,42	3,00	13,00
		Raras	23	2,53	0,23	2,00	6,00
		Muy raras	53	1,04	0,03	1,00	2,00
	P3	Oligárquicas	9	24,89	6,89	8,00	75,00
		Comunes	32	5,44	0,34	3,00	12,00
		Raras	22	2,82	0,37	2,00	9,00
		Muy raras	47	1,04	0,03	1,00	2,00

En muchas regiones del mundo se espera que el cambio climático aumente los efectos de las olas de calor. Asimismo, en un reciente análisis de datos derivados de parcelas de bosques tropicales, se encontró que el aumento de las temperaturas se asocia con niveles más bajos de absorción de carbono y con niveles más altos de pérdida de carbono debido a la mortalidad de los árboles (Bennett et al., 2021). La misma investigación sugiere que en los trópicos la esperanza de vida de los árboles disminuye con temperaturas medias superiores a 25°C, y dado que las temperaturas están aumentando rápidamente en los trópicos, se espera una reducción del crecimiento de los árboles y una mayor mortalidad de estos.

Los bosques tropicales son conocidos por su extraordinaria riqueza de especies, y estudios recientes han revelado un patrón consistente de fuerte dominancia de un pequeño subconjunto de especies arbóreas en los bosques neotropicales (Morera-Beita et al., 2019). Estas especies, denominadas “hiperdominantes” cuando son muy abundantes y frecuentes a grandes escalas geográficas, y 'oligarcas' a escalas de paisaje regional (Pitman et al., 2013), han sido objeto de investigación en relación con la resiliencia de los bosques tropicales.

Un estudio reciente, llevado a cabo en la Reserva Forestal Golfo Dulce, evaluó la biodiversidad de bosques en distintos sitios. A pesar de que estos sitios presentaron gran diversidad entre sí, se demostró que la expresión florística y la relación de abundancia se concentraban en unas pocas especies. Debido a este comportamiento y a la amplia distribución geográfica de estas especies, muchas de ellas se consideran especies oligárquicas (Morera, 2019). Basándose en este hallazgo y

considerando que el presente estudio busca comprender la resiliencia de los bosques evaluados respecto a las implicaciones generadas por el cambio climático en la abundancia (mortalidad + reclutamiento) de bosques con distintas condiciones fisiográficas, resulta apropiado abordar esta variable a través de los grupos de especies oligárquicas, entendiendo como oligarcas a las especies abundantes y frecuentes a nivel regional y paisajístico (Morera-Beita et al., 2019).

En los estudios sobre resiliencia ecológica se utilizan dos conceptos fundamentales según Myers-Smith et al. (2012): el primero, la resistencia, define la resiliencia como la capacidad de un ecosistema para tolerar un disturbio sin experimentar un cambio cualitativo controlado por un conjunto diferente de procesos. El segundo, la recuperación, se refiere al tiempo que tarda un sistema en regresar a su estado anterior a la perturbación, es decir, la rapidez con la que una variable desplazada desde el equilibrio retorna al mismo (Pimm, 1984). En resumen, la resistencia se refiere a la capacidad de un sistema para soportar impactos inmediatos de disturbios exógenos, mientras que la recuperación consiste en restaurar los efectos afectados, como la estructura y la diversidad, después de un disturbio. Aunque estas definiciones clásicas pueden parecer distintas (Grimm y Wissel, 1997), los estudios empíricos demuestran que la resiliencia ecológica puede ser estudiada a través de la resistencia, la recuperación o ambos aspectos, por lo que se sugiere considerar simultáneamente la resistencia y la recuperación como los dos principales componentes medibles de la resiliencia ecológica (Hodgson et al., 2015).

Entre las tres formaciones forestales evaluadas se identificaron un total de 29 especies oligárquicas. Algunas especies, como *Iriartea deltoidea* y *Otoba novogranatensis,* estuvieron presentes en todos los periodos registrados y en todas las formaciones forestales, representando el 6,9 % del total. Por otro lado, 8 especies (27,6 %) se reportaron en al menos dos formaciones, 4 especies en BPC y BPL y otras 4 especies en BPL y BPIH, mientras que las restantes 19 especies (65,4 %) solo se encontraron en una formación forestal durante el período total de medición. Si bien la distancia geográfica entre las parcelas no es una variable determinante dado que se encuentran en un mismo sitio, sí son relevantes las características fisiográficas y ambientales de cada bosque.

En la formación forestal BPC se reportaron las mismas 13 especies oligárquicas en cada periodo, aunque, si bien hubo variaciones en el ranking de abundancia de 4 especies: *Pausandra trianae, Otoba novogranatensis, Carapa nicaraguensis, Chione venosa* y *Mabea occidentalis* (**Cuadro 7**), este bosque presenta menor perturbación a lo largo del período total. En comparación con las otras formaciones forestales evaluadas, este bosque está más expuesto a variables naturales como vientos y lluvias, dado que crece en las cimas de las montañas (Sánchez, 2016). En ese

escenario, es correcto afirmar que BPC posee una alta resistencia, y según Candel-Pérez et al. (2017), los rodales de baja densidad que reducen la competencia entre los árboles son clave para crear bosques resistentes a factores de estrés como el cambio climático. Aunque BPC presenta menos cambios en la densidad de individuos a lo largo del período de medición (**Figura 4**), los datos de mortalidad indican que la densidad del rodal se reduce en cada período (**Figura 7**).

Con respecto a BPL (**Cuadro 8**), se registraron 14 especies oligárquicas en el P1, aumentando a 15 en el P2 con la inclusión de *Chimarrhis parviflora*, que se mantuvo en el grupo en el siguiente periodo, y para el último período registrado, el número de especies oligárquicas encontradas descendió a 14, excluyendo a *Pleuranthodendron lindenii*. Según Morera Beita et al. (2019), la relación espacial, la distancia y la variación ambiental explican cantidades similares de variación en la composición de especies entre los tipos de bosques tropicales de tierras bajas. Y esta acción se evidencia en el presente estudio, ya que los bosques que poseen mayores distancias entre sí (BPC y BPIH) mostraron las mayores diferencias en la composición de especies. BPL muestra un cambio gradual en la composición de la comunidad desde la cima más expuesta hasta las áreas más bajas de los bosques ribereños. Esta cualidad es observable, ya que BPL comparte altas abundancias de especies de árboles oligarcas con BPC y BPIH, algunas especies son *C. excelsa, S. globulifera, T. macrophyllum, C. parviflora, O. novagranatensis* e *I. deltoidea*, siendo las dos últimas las especies que han estado presente en todas las formaciones forestales, aunque *I. deltoidea* mostró una abundancia especialmente alta en el BPL. BPC y BPIH son las formaciones con menor similitud de especies.

En el caso de BPIH (**Cuadro 9**) experimentó los cambios más significativos, especialmente entre los P2 y P3. En el P1 se identificaron 12 especies oligárquicas, manteniéndose el mismo número en el P2, pero con cambios en las especies presentes. *Oecopetalum greenmanii* abandonó el grupo e ingresó *Pleuranthodendron lindenii*. Sin embargo, en el P3 se encontró una disminución considerable, con la identificación de solo 9 especies oligárquicas. Entre las especies que abandonaron el grupo de oligárquicas, tomando como referencia el periodo previo a P3, se encuentran *Cecropia insignis*, *Pleuranthodendron lindenii* e *Hieronyma alchorneoides*. Se debe tener en cuenta que esta ausencia de especies en el P3 es la respuesta de la formación forestal a los disturbios generados por la tala ilegal, que incrementó significativamente los valores de mortalidad de individuos en el período en el que se registró (P2). La significativa disminución del grupo de especies oligárquicas en el P3 se traduce en una reducción de 16 individuos en el número de frecuencia, siendo el rango de fluctuación de la frecuencia (dado por los anteriores períodos) de más o menos 6 individuos. Esta degradación se atribuye a las amenazas a las que están sujetos los bosques ribereños, causadas por factores

relacionados directamente con el impacto antropogénico y la geografía del terreno de esta formación en particular.

La extracción ilegal de madera ocurrida en BPIH se cataloga como una perturbación fuera de una dinámica "natural", que podría generar eventos catastróficos y sobrepasar el umbral del bosque (Lloret, 2012). Weigandt et al. (2019) mencionan que cuando un ecosistema pierde su capacidad de recuperación, o su resiliencia, se conoce como punto de inflexión o umbral ecológico. Cuando la perturbación es intensa, se generan cambios marcados en el ecosistema forestal, dando lugar a una cascada de efectos que finalmente conducen a la transición del bosque hacia un nuevo estado (Thompson, 2011). Existen umbrales específicos para diferentes especies y procesos dentro de los ecosistemas (Zhou et al., 2013). Funk et al. (2021) explican que existen tres tipos de umbrales que se pueden categorizar dependiendo del nivel de disturbio: el *umbral de patrón estructural*, que sería cuando el disturbio conduce a un cambio estructural, el *umbral de proceso*, que este resulta de la alteración del proceso como la erosión de un suelo, por último, el *umbral de degradación*, que se produce cuando los cambios ambientales exceden el límite de tolerancia de las especies previamente dominantes. Es importante destacar la diferencia entre estos tipos de umbrales, ya que es posible revertir un cambio una vez que se ha cruzado el umbral de patrón estructural, a diferencia de los otros dos umbrales (Distel, 2013). En un estudio similar se encontró que, si los bosques siguen teniendo un suministro regular de agua después de una perturbación, lo cual se traduce en la continuidad de las precipitaciones anuales promedio, esto puede regular la resiliencia de los bosques y evitar que se superen los umbrales catastróficos (Weigandt et al., 2019). Sin embargo, Lugo y Scatena (1996) señalan que las tasas de mortalidad superiores al 5 % se consideran catastróficas y pueden llevar a la degradación del bosque a cambios en la composición y estructura originales. En este estudio, BPIH en el P2 mostró una tasa de mortalidad que clasifica como catastrófica (5,15 % N/Año). Esto se explica por la relación entre la mortalidad y el reclutamiento, donde se observaron valores muy desiguales, lo que indica un fuerte desequilibrio. Sin embargo, en el siguiente período (P3), la respuesta de esta formación forestal en la misma variable se situó dentro del rango estándar para bosque primario. Lo cual sugiere que las interrelaciones entre las condiciones bióticas y la influencia de los factores abióticos de estos bosques tienden a buscar las condiciones hacia el estado natural del ecosistema, por lo que se puede considerar que posee un estado de mayor resiliencia.

Estudios a largo plazo han revelado que los bosques tropicales caducifolios, expuestos a tormentas tropicales originadas en el Océano Pacífico o el Atlántico, experimentan lluvias atípicas y perturbaciones por viento. En estos casos, se ha documentado que la resiliencia del bosque radica más

en su capacidad de recuperación después de los eventos que en su resistencia a las perturbaciones (García Méndez, 2020). En particular, BPIH exhibe este tipo de resiliencia en el ecosistema estudiado. Se ha observado un resurgimiento significativo en el período P3 en variables claves, como la tasa de mortalidad, que previamente se había catalogado como catastrófica. Esto destaca la importancia del proceso de recuperación en lugar de la resistencia del bosque (Lloret, 2012).

Lloret et al. (2013) afirman que existen correlaciones entre los indicadores de resiliencia, y que, además, las interacciones entre las perturbaciones, los factores del entorno y el nivel del bosque pueden tener efectos tanto negativos como positivos en la resiliencia forestal. Sin embargo, desde una perspectiva demográfica, los procesos que minimizan la mortalidad o aumentan el reclutamiento en relación con los episodios climáticos contribuirían a la resiliencia de las poblaciones.

Cuadro 7. Lista de las especies en orden de abundancia presentes en los periodos de medición para el grupo de especies oligárquicas en bosque primario de cima (BPC).

Posición	P1 2012-2015	AB (N/ha)	P2 2015-2017	AB (N/ha)	P3 2017-2022	AB (N/ha)
1	*Compsoneura excelsa*	65	*Compsoneura excelsa*	69	*Compsoneura excelsa*	62
2	*Iriartea deltoidea*	39	*Iriartea deltoidea*	40	*Iriartea deltoidea*	38
3	*Perebea hispidula*	26	*Perebea hispidula*	27	*Perebea hispidula*	26
4	*Symphonia globulifera*	21	*Symphonia globulifera*	21	*Symphonia globulifera*	22
5	*Pausandra trianae*	15	*Otoba novogranatensis*	16	*Otoba novogranatensis*	17
6	*Carapa nicaraguensis*	15	*Carapa nicaraguensis*	14	*Pausandra trianae*	14
7	*Otoba novogranatensis*	13	*Pausandra trianae*	13	*Carapa nicaraguensis*	13
8	*Manilkara staminodella*	13	*Manilkara staminodella*	13	*Manilkara staminodella*	13
9	*Licania glabriflora*	12	*Licania glabriflora*	11	*Licania glabriflora*	12
10	*Brosimum guianense*	11	*Brosimum guianense*	11	*Brosimum guianense*	10
11	*Mabea occidentalis*	8	*Chione venosa*	8	*Chione venosa*	7
12	*Licaria pergamentacea*	8	*Licaria pergamentacea*	8	*Licaria pergamentacea*	7
13	*Chione venosa*	7	*Mabea occidentalis*	8	*Mabea occidentalis*	7

AB: Abundancia

Cuadro 8. Lista de las especies en orden de abundancia, presentes en los periodos de medición para el grupo de especies oligárquicas en bosque primario de ladera (BPL).

Posición	P1 2012-2015	AB (N/ha)	P2 2015-2017	AB (N/ha)	P3 2017-2022	AB (N/ha)
1	*Iriartea deltoidea*	81	*Iriartea deltoidea*	83	*Iriartea deltoidea*	72
2	*Compsoneura excelsa*	42	*Compsoneura excelsa*	46	*Compsoneura excelsa*	44
3	*Tetrathylacium macrophyllum*	32	*Tetrathylacium macrophyllum*	34	*Tetrathylacium macrophyllum*	27
4	*Otoba novogranatensis*	23	*Otoba novogranatensis*	23	*Otoba novogranatensis*	24
5	*Symphonia globulifera*	14	*Symphonia globulifera*	13	*Symphonia globulifera*	10
6	*Pourouma bicolor*	12	*Pourouma bicolor*	11	*Pourouma bicolor*	9
7	*Licania glabriflora*	9	*Licania glabriflora*	9	*Carapa nicaraguensis*	8
8	*Carapa nicaraguensis*	8	*Carapa nicaraguensis*	8	*Licania glabriflora*	8
9	*Pleuranthodendron lindenii*	7	*Protium glabrum*	7	*Marila pluricostata*	7
10	*Marila pluricostata*	7	*Chomelia venulosa*	7	*Protium glabrum*	7
11	*Protium glabrum*	7	*Marila pluricostata*	7	*Chomelia venulosa*	7
12	*Chomelia venulosa*	7	*Pleuranthodendron lindenii*	7	*Chimarrhis parviflora*	6
13	*Garcinia magnifolia*	6	*Chimarrhis parviflora*	6	*Virola surinamensis*	6
14	*Virola surinamensis*	6	*Virola surinamensis*	6	*Garcinia magnifolia*	6
15			*Garcinia magnifolia*	6		

AB: Abundancia

Cuadro 9. Lista de las especies en orden de abundancia presentes en los periodos de medición para el grupo de especies oligárquicas en bosque primario con influencia hídrica (BPIH).

Posición	P1 2012-2015	AB (N/ha)	P2 2015-2017	AB (N/ha)	P3 2017-2022	AB (N/ha)
1	*Iriartea deltoidea*	71	*Iriartea deltoidea*	72	*Iriartea deltoidea*	72
2	*Cleidion castaneifolium*	33	*Cleidion castaneifolium*	32	*Otoba novogranatensis*	44
3	*Otoba novogranatensis*	28	*Sorocea pubivena*	27	*Tetrathylacium macrophyllum*	27
4	*Sorocea pubivena*	27	*Otoba novogranatensis*	27	*Cleidion castaneifolium*	24
5	*Tetrathylacium macrophyllum*	20	*Tetrathylacium macrophyllum*	21	*Sorocea pubivena*	10
6	*Chimarrhis parviflora*	16	*Chimarrhis parviflora*	16	*Chimarrhis parviflora*	9
7	*Oecopetalum greenmanii*	14	*Cecropia insignis*	10	*Virola surinamensis*	8
8	*Cecropia insignis*	12	*Virola surinamensis*	10	*Batocarpus costaricensis*	8
9	*Virola surinamensis*	10	*Bursera simaruba*	9	*Bursera simaruba*	7
10	*Bursera simaruba*	9	*Batocarpus costaricensis*	7		
11	*Hieronyma alchorneoides*	9	*Pleuranthodendron lindenii*	7		
12	*Batocarpus costaricensis*	9	*Hieronyma alchorneoides*	7		

AB: Abundancia

4.3 Potencial de la madera muerta

En Costa Rica, los Estándares de Sostenibilidad para el Manejo de Bosques Naturales (MINAE, 2009) incluyen: la prohibición de cortar las especies menos abundantes (menos de 0,33 árboles por hectárea); y la veda total de 17 especies según el Decreto Ejecutivo 40447 (MINAE, 2017). Estas restricciones son a menudo consideradas elementos clave que pueden contribuir a reducir la viabilidad financiera del Manejo Forestal Sostenible (MFS), sin mencionar el engorroso proceso administrativo al que están sujetos los planes de manejo forestal de bosques en Costa Rica. Por lo tanto, se requiere otro tipo de ingreso para que esta actividad pueda competir con otros usos del suelo y, al mismo tiempo, para que los procesos legales no sean elementos que fomenten la incursión de los dueños de bosques en prácticas ilegales que puedan conllevar el cambio de uso de bosques a otros usos agropecuarios.

Entre las tres formaciones forestales evaluadas, la mayoría de los árboles muertos en pie pertenecen al grupo de especies indeterminadas (NI); este grupo representa el 73,08 % del total de árboles registrados. Louman et al. (2001) atribuyen la condición de especies indeterminadas a la alta biodiversidad de especies presentes en los bosques húmedos tropicales; en este estudio en particular, las condiciones de algunos troncos no permitieron la identificación taxonómica del individuo muestreado. El segundo grupo más frecuente corresponde a las especies comerciales (C), representando el 15,38 %, mientras que las especies no comerciales (NC) tienen una menor representación, con un 11,54 % (**Figura 8**). En el BPC se encontró la mayor cantidad de árboles muertos en pie, siendo predominantes las especies NI, seguidas por las especies C, y con solo un individuo de las NC. Por otro lado, en el BPL solo se registraron especies NI y NC, sin presencia de individuos C. En BPIH se registró la menor cantidad de individuos muertos en pie, además de una notable disminución en la cantidad de especies NI en comparación con las otras formaciones forestales. Rodríguez (2021) menciona que las especies que actualmente se consideran no comerciales, en un escenario cercano podrían convertirse en especies comerciales, según lo indique el mercado. El autor también señala que generalmente la mayoría de las especies comerciales pertenecen al gremio ecológico de heliófitas durables, ya que las especies de este gremio poseen mayores tasas de crecimiento, alturas comerciales y peso específico, siendo la última variable la más considerada para conocer la calidad de la madera.

Zúñiga-Méndez (2016) explica que a través de la clasificación por dureza de la madera es posible determinar un precio promedio para las especies en el mercado popular; sin embargo, los precios son variables debido a la demanda, lo que se refleja en la posibilidad de que las maderas de

una categoría puedan llegar a venderse al precio de otra. Esta característica es de suma importancia en el estudio, ya que en un escenario donde la madera muerta (árboles muertos en pie y madera caída) de los bosques naturales se pueda extraer, a nivel país, los productores tienen la necesidad de realizar el aprovechamiento con prontitud para obtener madera con características estéticas y estructurales, como poseer todas las ramas y estructura de la copa, que posea la corteza, la albura esté intacta o con mínima afectación, y que el duramen esté íntegro, además de conservar al menos una troza de 3,6 metros de largo del tronco con potencial maderable (clase 1), ya que esas características se traducen en mayores ganancias.

Además de la ganancia económica que implica el aprovechamiento de estos árboles, Sánchez (2018), en un estudio realizado en bosque primario, planteó escenarios forestales para simular las posibilidades de manejo de los bosques en función de la silvicultura del carbono y concluyó que aprovechar la masa forestal en pie y caída contribuye a la dinámica del ciclo del carbono presente y así se favorece un balance positivo del mismo. Según datos del inventario nacional forestal, en bosques maduros, la madera muerta contiene 29,3 toneladas de carbono por hectárea (Programa REDD/CCAD-GIZ – SINAC, 2015). Lo que significa que la madera una vez descompuesta, libera el carbono anteriormente almacenado de vuelta a la atmósfera (Orellana et al., 2012). De modo que el aprovechamiento de esta madera retoma una mayor importancia.

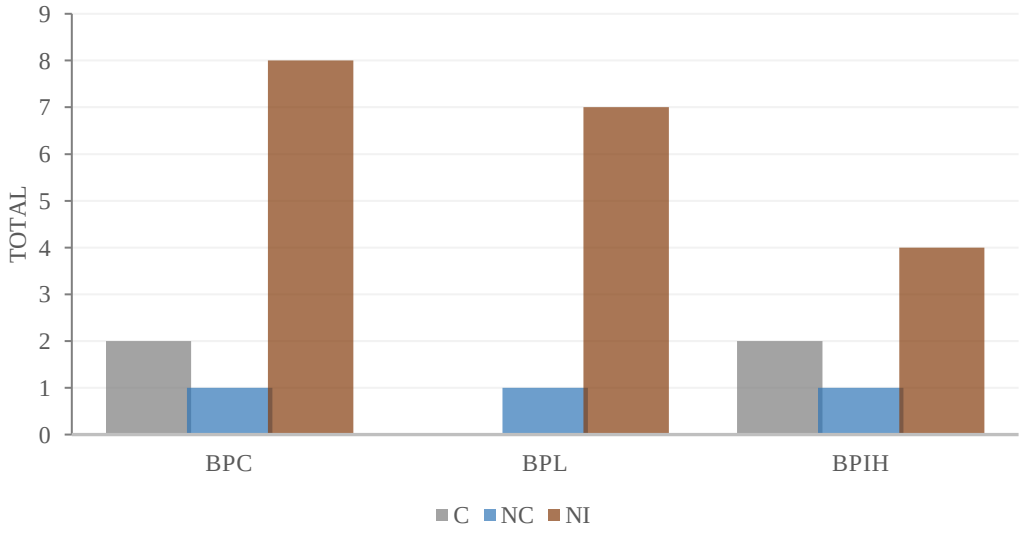


Figura 8. Árboles muertos en pie para especies comerciales (C), no comerciales (NC) e indeterminadas (NI) en formaciones forestales censadas en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. BPC: bosque primario de cima, BPL: bosque primario de ladera, BPIH: bosque primario con influencia hídrica.

El área basal de los árboles muertos en pie con DAP mayor a 30 cm resultó similar en cada formación forestal (**Figura 9**). En BPC de 7,88 m^2/ha, mientras que en BPL y BPIH se registraron áreas basales de 6,38 m^2/ha y 7,50 m^2/ha, respectivamente. Del área basal respectiva a cada formación forestal, en BPC el 62 % (4,9 m^2/ha) mostró características de las clases 2 y 3. En BPIH el 59 % (4,44 m^2/ha) del área basal se concentró en la clase 1, y el 41 % (3,1 m^2/ha) en la clase de no aprovechable. Es importante indicar que el porcentaje de área basal correspondiente a esta categoría (no aprovechable) hace referencia a los árboles que poseían características de deterioro mayor que las que se indican en la clase 3 (**Cuadro 2**). En el caso de BPL, más del 81 % (5,26 m^2/ha) del área basal posee características no aprovechables, y el 18 % (1,12 m^2/ha) restante de esa área basal se situó en la clase 2. Lo que significa que el mayor porcentaje de área basal de esta formación forestal no posee valor de tipo comercial. Sin embargo, en las otras dos formaciones sí se encontró árboles en óptimas condiciones y esos individuos se traducen a 4,90 m^2/ha en BPC y 4,56 m^2/ha en BPIH.

Quinto et al. (2009) atribuyen la muerte en pie de los árboles a la senescencia intrínseca, agentes bióticos extrínsecos (como la sombra debido a la competencia por un dosel cerrado y las lianas en los estratos superiores), ataques de patógenos y perturbaciones fisiológicas extrínsecas, como los rayos. Sin embargo, cuando no ocurren perturbaciones durante su ciclo de vida, el individuo crece hasta alcanzar la madurez y luego entra en la fase de senescencia, iniciando su proceso de disfunción (Nock et al., 2011). Por ello, la caracterización por clases indica que los bosques evaluados en este estudio presentan un alto número de árboles muertos en pie que han alcanzado su madurez y, debido a su prolongada permanencia en el lugar, muestran señales avanzadas de deterioro en sus troncos (Sánchez, 2018).

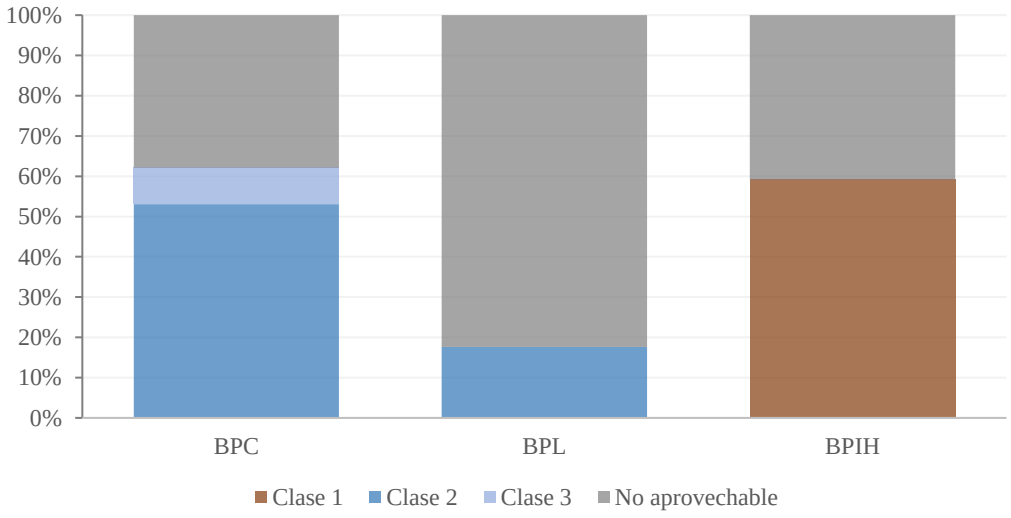


Figura 9. Porcentaje de área basal de los árboles muertos en pie, por clases de aprovechamiento en los bosques evaluados en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica. BPC: bosque primario de cima, BPL: bosque primario de ladera, BPIH: bosque primario con influencia hídrica.

El volumen de los árboles muertos en pie se concentró en una sola clase en cada formación forestal; en el caso de BPC y BPL, en la clase 2, y en BPIH, en la clase 1. Con respecto a la clase 3, no hubo árboles que mostraran características para esta clasificación en ninguna de las formaciones forestales (**Cuadro 10**). Esto indica que la madera de los árboles muertos en pie está en diferentes grados de descomposición, ya que, si bien en el sitio existen individuos con alto potencial aprovechable, en los datos recolectados en campo también se registraron árboles con un grado de calidad menor al que se describe en la clase 3.

El total de volumen comercial de madera encontrado fue de 14,45 m^3/ha, siendo el mayor volumen encontrado en la formación forestal BPIH. Esta cantidad de volumen es considerable para aprovechar, especialmente en fincas ubicadas en zonas rurales, ya que estas son las zonas con mayor porcentaje de cobertura boscosa y también las que poseen las mayores tasas de pobreza en el país. Estas variables hacen que en estas regiones se realice con mayor intensidad este tipo de actividad forestal. Sin embargo, los Estándares de Sostenibilidad para el Manejo de Bosques Naturales (MINAE, 2009) indican la restricción de la extracción de madera con tractor de oruga en terrenos con pendientes mayores al 60 %. En casos así, se debe utilizar cualquier otro método que asegure la conservación del suelo del bosque. Esta mención en la normativa es importante, ya que, aunque en el estudio se haga referencia al aprovechamiento de la madera de los árboles muertos en pie y caídos, es fundamental destacar que siempre se priorizará el bienestar del ecosistema, por lo que es necesario cumplir con los criterios de protección de la calidad del agua y del suelo estipulados en los Estándares de Sostenibilidad para el Manejo de Bosques Naturales.

Bedoya y Barrantes (2000) señalan que la competencia intensa entre las numerosas especies que luchan por un espacio en el dosel puede conducir a la muerte impredecible de los árboles, lo cual está asociado con el grado de madurez del bosque. Esta condición concuerda con la presencia de árboles muertos en pie de grandes dimensiones, denotando especies secundarias longevas y especies con valor comercial que generalmente se encuentran en los estratos superiores y corresponden a maderas semiduras. En resumen, estos resultados ponen de manifiesto la importancia de considerar tanto el volumen como la calidad de las especies presentes en las formaciones forestales estudiadas, así como el impacto de factores ambientales y de competencia en la dinámica y supervivencia de los árboles.

Aunque el aprovechamiento de árboles muertos en pie represente ingresos para propietarios de fincas con bosques primarios, la decisión de llevar a cabo un aprovechamiento de este tipo debe considerar un profundo análisis, debido a los gastos que genera. La ganancia generada en un aprovechamiento de bosque primario sometido a un Manejo Forestal Sostenible (MFS) será mayor que la que podría generarse en el aprovechamiento de árboles muertos en pie. En la segunda actividad, la cantidad de individuos generalmente será menor, y los costos asociados al aprovechamiento forestal conllevan, o podrían conllevar: la contratación de profesionales forestales, la construcción de caminos primarios y secundarios, la contratación de técnicos madereros, el aserrado de madera en el sitio, entre otras variables relacionadas con la extracción de madera en el bosque. Estas operaciones implican costos, y para que la actividad sea rentable, los costos del aprovechamiento deben ser menores que las ganancias derivadas de la madera a extraer. Esto dependerá de la calidad de los árboles, el tipo de especies y la cantidad de individuos en el caso de árboles muertos en pie.

Para calcular el valor comercial de los árboles muertos en pie, se tomó como referencia la lista de precios de la madera para las especies más comercializadas y la cantidad de pulgadas madereras ticas (PMT) de las especies registradas en el estudio (**Cuadro 10**). Las especies comerciales corresponden a *Qualea paraensis* y *Carapa nicaraguensis*, con 2567 y 2663 PMT respectivamente.

Qualea paraensis, presente en BPC, vale ₡ 93/PMT (Oficina Nacional Forestal [ONF], 2020), resultando en ₡ 238 774,64 el ingreso que podría generar el aprovechamiento del árbol. En el caso de *Carapa nicaraguensis*, presente en la formación forestal BPIH, el valor en el mercado es de ₡ 110/PMT (ONF, 2022), obteniéndose un ingreso de ₡ 292 930,99. Sin embargo, la madera proveniente de árboles muertos posee menor valor al indicado en el mercado.

Con respecto a los costos que conlleva el aprovechamiento, los honorarios profesionales forestales estipulan que para el aprovechamiento en bosque el costo mínimo es ₡ 175 200 (Colegio de Ingenieros Agrónomos [CIAgro], 2023), en ese monto también está reflejado el costo de la inscripción por visita (₡ 14 365 cada visita); a estos costos también se deben sumar los de papelería, que tienen un valor aproximado de ₡ 9 395, asimismo se debe contemplar el costo de adquisición de la póliza de fidelidad, necesaria para la contratación del regente forestal, la cual tiene un costo de ₡ 12 500 (K. Vindas, comunicación personal, 23 de agosto, 2023). Respecto a los costos aproximados que involucra el aprovechamiento en campo, Baltodano (2021) realizó una aproximación de costos, que involucra corta, desrame, troceado, arrastre, carga y transporte, esos procesos en total tienen un valor de 95 ₡/PMT, de manera que el costo de estas etapas en BPC ascendería a ₡ 243 865, y en BPIH sería de ₡ 252 985. Partiendo de este escenario, los costos expuestos en esta investigación rondan los

₡ 440 960 en BPC y ₡ 450 080 en BPIH. Es evidente que el aprovechamiento solamente de árboles muertos en pie no es factible debido a que la cantidad de árboles de especies comerciales y/o con clase óptima de aprovechamiento no es suficiente para generar ganancias considerables para los dueños de bosques. Por lo tanto, será necesario evaluar escenarios en el futuro que permitan optimizar el equilibrio entre los costos y los ingresos para el aprovechamiento de los árboles muertos en pie y la madera caída, especialmente porque es un recurso de valor por sí solo y representa un ingreso importante para los dueños de finca con bosques no sometidos a planes de manejo, sin embargo, considerando la normativa vigente, la estructura de costos actual no parece ser un mecanismo viable para promover por sí solo el uso de este recurso de madera muerta.

Cuadro 10. Volumen de los árboles muertos en pie para las clases aprovechables en las formaciones forestales evaluadas en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica.

Formación forestal	Volumen (m^3/ha) / (PMT) Clase 1	Clase 2	Especies
BPC	0	7,09 / 2567	*Qualea paraensis* (C)
BPL	0	1,89 / 685	*Sloanea* sp. (NC)
BPIH	7,36 / 2663	0	*Carapa nicaraguensis* (C)

BPC: bosque primario cima, BPL: bosque primario ladera, BPIH: bosque primario con influencia hídrica, C: comercial, NC: no comercial y NI: especie indeterminada

En cuanto al volumen de madera caída, BPC expone el mayor volumen (13,71 m^3/ha) de las formaciones forestales evaluadas, y se concentra mayormente en la clase 1 y 2. BPL presentó considerablemente menor volumen (3,36 m^3/ha) en comparación con BPC. En BPIH el volumen de madera caída (3,20 m^3/ha) es similar al encontrado en BPL, sin embargo, en esta formación forestal no hubo troncos que mostraran características para la clase 3 (**Cuadro 11**). Bedoya y Barrantes (2000) destacan que la presencia de madera caída es un recurso que muestra un comportamiento muy variable debido a la influencia de factores ambientales y fisonómicos que propician la caída de árboles muertos en pie. Esta condición es relevante considerando además que los troncos, al encontrarse en el suelo, experimentan procesos de deterioro más rápidos (Sánchez, 2018).

Por su parte, González (2011) afirma que en los bosques tropicales se ha demostrado que la madera muerta puede desempeñar una función importante en la regeneración de ciertas especies, recobrando mayor importancia las prácticas silviculturales para evaluar el efecto de un aprovechamiento selectivo de la madera caída, con el objetivo de preservar la función que cumple la madera en el suelo en la regeneración natural del bosque (Donoso et al., 2018b). Sánchez y Morera

(2020) afirman que la madera caída es un recurso que siempre estará presente en los ecosistemas forestales y en mayor medida en los bosques maduros. Además, debido al incremento de eventos extremos provocados por el cambio climático, se estima un aumento en el volumen de la madera caída (Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático [IPCC], 2007).

El aprovechamiento de madera caída es factible en condiciones específicas, por ejemplo, la caída de árboles producto de huracanes u otro fenómeno natural de esa categoría. En bosques de la Península de Osa, Bedoya y Barrantes (2000) descubrieron que anualmente cae un árbol por hectárea, por lo que el aprovechamiento de árboles caídos debe realizarse en conjunto con la actividad de aprovechamiento forestal, de bosques sometidos al MFS, y no como actividad única. De este modo, las ganancias de aprovechar la madera caída en el bosque serán relevantes. De lo contrario, los costos de los requerimientos para el aprovechamiento de escasos individuos continúan siendo elevados, y en ese escenario, la actividad no tiene rentabilidad.

Cuadro 11. Volumen de madera caída por clases aprovechables en las formaciones forestales en Agua Buena de Rincón, Península de Osa, Costa Rica.

	Volumen (m^3/ha)			
Formación forestal	**Clase 1**	**Clase 2**	**Clase 3**	**Total**
BPC	8,97	3,43	1,19	13,71
BPL	1,12	0,83	1,39	3,36
BPIH	1,96	1,24	0	3,20

BPC: Bosque Primario Cima, BPL: Bosque Primario Ladera, BPIH: Bosque Primario con Influencia hídrica.

5. Conclusiones

• Cada bosque evaluado presentó diferentes comportamientos en el tiempo en términos de tasas de mortalidad, reclutamiento y balance anual de individuos. Esto indica que cada bosque tiende a expresar una dinámica de manera independiente y que reacciona de manera diferente ante las perturbaciones ambientales y humanas.

• La composición de especies oligárquicas varió entre las tres formaciones forestales estudiadas, reflejando una respuesta diferente a las perturbaciones. BPC mostró la mayor resistencia a perturbaciones debido a su estabilidad en la composición de especies a lo largo del tiempo. En contraste, BPL y BPIH exhibieron cambios en las especies dominantes, lo que sugiere una resiliencia basada en la recuperación después de perturbaciones.

• Entre las tres formaciones forestales evaluadas se identificaron un total de 29 especies oligárquicas, siendo *Iriartea deltoidea* y *Otoba novogranatensis* de las especies más abundantes y frecuentes en todas las formaciones forestales.

• En BPIH se presentaron los cambios más significativos, lo que sugiere que las actividades económicas en zonas rurales pueden estar ejerciendo una fuerte presión sobre los ecosistemas forestales, especialmente en bosques ribereños, que están sujetos a extracciones ilegales de madera.

• El aprovechamiento de la masa forestal en pie y caída no solo generaría mayores ingresos económicos a propietarios de fincas, sino que también contribuiría a la fijación a largo plazo del carbono.

• Si bien el valor comercial de los árboles muertos en pie resulta atractivo para los propietarios de fincas, se deben considerar cuidadosamente los costos asociados al aprovechamiento, ya que la relación entre costos e ingresos muestra que el aprovechamiento de árboles muertos en pie implica asumir todos los gastos de una cadena de valor. Por lo tanto, se puede concluir que, dadas estas consideraciones, el aprovechamiento de árboles muertos en pie no es una opción rentable.

• Las mejoras en los procesos de aprovechamiento de la madera caída representan una inclusión valiosa para los pequeños propietarios de ecosistemas forestales. Aunque los ingresos derivados de esta actividad pueden no equipararse con los generados por un manejo forestal sostenible, el alivio de costos en los procesos previos al aprovechamiento proporciona un ingreso adicional que puede mantener la actividad del propietario.

6. Recomendaciones

• Dado que la resiliencia forestal es un proceso que se manifiesta a lo largo del tiempo, se recomienda establecer programas de monitoreo a largo plazo en formaciones forestales bajo la influencia de diversos tipos de climas. Esto permitirá comprender mejor cómo las especies oligárquicas y la composición general del bosque responden a perturbaciones y cambios ambientales a lo largo de los años.

• En el análisis de la resiliencia en bosques, es importante considerar variables estructurales, de erosión del suelo y variables de degradación, con el fin de abarcar más componentes susceptibles a cambios y que puedan ocasionar incidencias significativas en el bosque.

• Dado que los bosques de la Península de Osa han demostrado una notable capacidad de carga y una sólida resiliencia frente a perturbaciones, es importante considerar que altas densidades no parecen ser un factor perjudicial para la estabilidad de estos. Por lo tanto, al considerar cualquier modificación

en la densidad forestal, es crucial llevar a cabo un análisis detallado de factores a nivel del sitio, como las características del suelo y el clima. Esto permitirá determinar con precisión los límites óptimos de densidad sin comprometer la sostenibilidad del ecosistema a largo plazo.

• Se recomienda que, en estudios relacionados a la comprensión de la resiliencia de formaciones boscosas, además de considerar los mecanismos de respuesta como la resistencia y recuperación, también es necesario analizar el comportamiento de los distintos tipos de presión a estos ecosistemas, como pueden ser variables de temperatura o presión de tipo antropogénica. Investigaciones en esa rama brindaría un panorama más amplio del por qué los bosques deben ser resilientes.

• Debido a la proyección de un aumento en el volumen de madera caída por eventos extremos relacionados con el cambio climático, se recomienda realizar un monitoreo de estas tendencias, ya que permitirá adaptar las estrategias de manejo a los cambios en el entorno.

• Se recomienda la capacitación y educación de los propietarios de bosques y las comunidades locales sobre las prácticas silviculturales adecuadas para el aprovechamiento de madera caída. Poseer conocimiento técnico puede ayudar a maximizar los beneficios sin comprometer la salud del ecosistema.

7. Referencias

Aleixo, I., Norris, D., Hemerik, L., Barbosa, A., Prata, E., Costa, F. Y Poorter, L. (2019). Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change*, *9*(5), 384-388. https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2019NatCC...9..384A/abstract

Aguilar, B. y Mora, F. (2019). Esbozo histórico del uso y los conflictos por el espacio ambiental en la Península de Osa desde la experiencia de la Fundación Neotrópica. *Revista Ambientico, Julio-Setiembre (*271), 6-17. https://www.ambientico.una.ac.cr/numeros-completos/desafios-y-oportunidades-al-desarrollo-y-conservacion-en-la-peninsula-de-osa/

Aguilar, M. y Reynel, C. (2009). *Dinámica forestal y regeneración en un bosque montano nublado de la selva central del Perú.* Universidad Nacional Agraria La Molina. http://www.aprodes.org/pdf/dinamica_bosque_montano.pdf

Aguirre Calderón, O. (2015). Manejo Forestal en el Siglo XXI. *Madera y bosques*, *21*(Núm. esp.), 17-28. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttextypid=S1405-04712015000400002

Alvarado, A. y Mata, R. (2016). Soils of Costa Rica: An agroecological approach in M. Kappelle (Ed.), *Costa Rican ecosystems* (pp. 64-94). Chicago Scholarship Online.

https://academic.oup.com/chicago-scholarship-online/book/35716/chapter-abstract/306975397?redirectedFrom=fulltext

Álvarez, E., Mendoza, I., Pacheco, M., Restrepo, Z., Benítez, D., Gutiérrez, T.D., Ramírez, O.C., Dib, J. C., Roldan, A., Carbono, E., Zarza, E., Velásquez, L. A., Serna, M., Velásquez, C., Álvarez, Y., Jiménez, O., Martínez, M., Idarraga, A. y Gómez, F. (2012). ¿Por qué implementar estudios de largo plazo en el bosque seco tropical del caribe colombiano?. *Intropica, 7*(1), 97-113. https://revistas.unimagdalena.edu.co/index.php/intropica/article/view/168/416

Álvarez Alcázar, L. (2018). *Estudio del crecimiento diamétrico y estado de un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica* [Tesis de licenciatura, Instituto Tecnológico de Costa Rica]. https://repositoriotec.tec.ac.cr/handle/2238/10321

Adsersen, H. (1989). The rare plants of the Galápagos Islands and their conservation. *Biological Conservation, 47*(1), 49-77. https://urlzs.com/rfcqM

Baltodano, J. (2021). *Valoración de los bienes y servicios del bosque con base en su productividad y percepción local de la comunidad de Piro, Península de Osa, Costa Rica* [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional de Costa Rica]. Repositorio Nacional Kímuk.

Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas, 21* (1-2), 136-147. https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/33

Bannister, J. R, Donoso, P. J. y Mujica, R. (2016). La silvicultura como herramienta para la restauración de bosques templados. *Bosque, 37*(2), 229-235. https://www.scielo.cl/pdf/bosque/v37n2/art01.pdf

Bazzaz, F. A. (1984). Dynamics of wet tropical forest and their species strategies in E. Medina., H.A. Mooney. y C. Vázquez Yánes (Eds.), *Physiological ecology of plants of the wet tropics* (Vol. 12, pp. 233-243). Springer Dordrecht. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-009-7299-5_17

Beek, R. y Sáenz, G. (1996). *Lineamientos para la planificación del manejo forestal sostenible y diversificado*. X Congreso Nacional Agronómico, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. https://urlzs.com/VEyMc

Bedoya, R. y Barrantes, P. (2000). Guía para la elaboración de planes de manejo forestal dirigido al aprovechamiento de madera caída y algunas consideraciones para la planificación de las actividades de aprovechamiento. https://bit.ly/3Z0ifbD

Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. (2006). *Ecologia: De los Individuos a Ecossistemas.* University of Liverpool.

Bennett, A. C., Dargie, G. C., Cuni-Sánchez, A., Tshibamba, J., Habau, W., Mukinzi, J. M., Phillips, O. L., Malhi, Y., Sullivan, M., Cooper, D., Adu-Bredu, S., Affum-Baffoe, K., Amani, C. A., Banin, L. F., Beeckman, H., Begne, S.K., Bocko, Y. E., Böckx, P., Bogaert, J. y Lewis, S. L. (2021). Resistance of African tropical forest to an extreme climate anomaly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 118*(21), 1-12. https://www.pnas.org/doi/epdf/10.1073/pnas.2003169118

Blanco, V. C. y Ayala, A. B. (2016). Germinación y reclutamiento de *Clusia* spp. (linneo) en un bosque muy húmedo tropical colombiano fragmentado. *M+A: Revista Electrónica de Medioambiente*, 17(2), 54-67. http://dx.doi.org/10.5209/MARE.54801

Borggaard, O. K. (1983). The influence of iron oxides on phosphate adsorption by soil. *Journal of Soil Science, 34*(2), 333-342. https://urlzs.com/4bTEq

Brienen, R. J. W., Phillips, O. L., Feldpausch, T. R., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., López-González, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Lewis, S.L., Vásquez-Martínez, R., Alexiades, M., Álvarez-Dávila, E., Álvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragao, L., Araujo-Murakami, A., Arets, E., Arroyo, L. y Zagt, R. (2015). Longterm decline of the Amazon carbon sink. *Nature, 519*, 344–348. https://www.nature.com/articles/nature14283

Buttgenbach, H. R. (2012). *Evaluación de la dinámica forestal en un área de bosque premontano - Fundo La Génova, Provincia de Chanchamayo, Departamento de Junín, 1200 msnm* [Tesis de grado, Universidad Nacional Agraria La Molina]. https://repositorio.lamolina.edu.pe/handle/20.500.12996/1683

Candel Pérez, D., Blanco, J. A., González de Andrés, E., Lo, Y., Imbert, J. B. y Castillo, F. J. (2017). Simulando la interacción entre la densidad inicial y los flujos de agua y nutrientes para comprender el desarrollo de rodales mixtos de *Pinus sylvestris* y *Fagus sylvatica* bajo cambio climático. *Ecosistemas*, *26*(2), 38-51. https://www.redalyc.org/pdf/540/54052460005.pdf

Chaverri, A. (1996). Bases ecológicas para el manejo forestal sostenible. *Uniciencia, 13*(1), 73-79. https://www.revistas.una.ac.cr/index.php/uniciencia/article/view/5940

Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago Scholarship Online. https://academic.oup.com/chicago-scholarship-online/book/35569

Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. y Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences, 362*(1478), 273–289. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2311434/

Chazdon, R. L., Peres, C. A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D., Stork, N. E. y Miller, S. E. (2009). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, *23*(6), 1406–1417. https://acortar.link/tgpabc

Colegio de Ingenieros Agrónomos [CIAgro]. (2023). Montos mínimos de honorarios profesionales forestales. https://urlzs.com/DxjaD

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). https://acortar.link/M2Q7xY

Clark, D. B., Ferraz, A., Clark, D. A., Kellner, J. R., Letcher, S. G. y Saatchi, S. (2019). Diversity, distribution, and dynamics of large trees across an old-growth lowland tropical rain forest landscape. *Plos One*, *14*(11), 1-23. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6844552/

Cornejo, X., Mori S., Aguilar, R., Stevens, H. y Douwes, F. (2012). Phytogeography of the trees of the Osa Peninsula, Costa Rica. *Brittonia*, *64*, 76-101. https://link.springer.com/article/10.1007/s12228-011-9194-0

Del Valle, J. I. (1997). Compatibilización del crecimiento orgánico, estructura poblacional y mortalidad: aplicación para el árbol tropical *Otoba gracilipes*. Universidad Nacional de Colombia. https://urlzs.com/oroaT

Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M. y Robledo, C. W. (2013). *InfoStat versión 2013*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. http://www.infostat.com.ar

Dirzo, R. (2001). Tropical forests in F. S. Chapin., O. E. Sala. y E. Huber-Sannwald (Eds.), *Global biodiversity in a changing environment: Scenarios for the 21st century* (Vol. 152, pp. 251-276) Springer New York. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4613-0157-8_12

Dirzo, R., Broadbent, E., Almeyda, A., Morales, A., Almeyda, S. y Quispe, C. (2014). *Ecosistemas Terrestres de la región de Osa y Golfito, Costa Rica*. Stanford University. https://urlzs.com/GmfHj

Distel, R.A. (2013). Manejo de pastoreo en pastizales de zonas áridas y semiáridas. *Revista Argentina de Producción Animal, 33(*1) 53-64. https://acortar.link/XYaqkj

Donoso, P. J., Ponce, D. B., Pinto, J. B. y Triviño, I. L. (2018a). Cambios en cobertura y regeneración arbórea en bosques siempreverdes en diferentes estados sucesionales en el sitio experimental de llancahue, cordillera de la costa de Valdivia, Chile. *Gayana Botanica*, 75(2), 657-662. https://scielo.conicyt.cl/pdf/gbot/v75n2/0717-6643-gbot-75-02-00657.pdf

Donoso, P., Promis, Á. y Soto, D. (2018b). *Silvicultura en bosques nativos: experiencias en silvicultura y restauración en Chile, Argentina y el oeste de Estados Unidos*. Oregon State University (OSU). https://bit.ly/3nDQTHf

Esparza-Olguín, L.G. (2004). ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México, 75*, 17-32. https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Esparza-2004.pdf

Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación [FAO]. (2010). *La gestión de los bosques ante el cambio climático*. FAO. https://www.fao.org/3/i1960s/i1960s00.pdf

Ortiz, L. (25 de noviembre de 2022). Lanzan mapa de bosques y otras tierras del país. *UNA Comunica*. *https://www.unacomunica.una.ac.cr/index.php/noviembre-2022/4328-lanzan-mapa-de-bosques-y-otras-tierras-del-pais*

Feldpausch, T. R., Phillips, O. L., Brienen, R. J. W., Gloor, E., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Alarcón, A., Álvarez-Dávila, E., Álvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragao, L., Arroyo, L., Aymard, G. A., Baker, T. R., Baraloto, C., Barroso, D., Bonal W. y Vos, V. A. (2016). Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles*, 30, 964– 982. https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/2015GB005133

Funk, F. A., Peter, G., Loydi, A., Kröpfl, A. y Distel, R. (2012). Recuperación estructural y funcional de los espacios entre arbustos al cabo de 10 años de exclusión del pastoreo en una estepa semiárida del noreste de la Patagonia. *Ecología Austral, 22*, 195-202. http://www.scielo.org.ar/pdf/ecoaus/v22n3/v22n3a05.pdf

Galbraith, D., Malhi, Y., Aragão, L. y Baker, T. (2014). The ecosystem dynamics of Amazonian and Andean forests. *Plant Ecology and Diversity 7(*1-2), 1-6. https://acortar.link/bPqBXI

García Méndez, G., Jaramillo,V., Martíne Yrízar,A., Maas, M., Sarukhán, J., Nava Mendoza, M., Ahedo, R. y Araiza, S. (2020). ¿Pueden los bosques tropicales resistir o recuperarse del impacto de los huracanes? *Revista Digital Universitaria, 5(*21), 1-13. https://www.revista.unam.mx/ojs/index.php/rdu/article/view/1578

Garro, M. (2011). *Recuperación del bosque húmedo tropical 19 años después de la cosecha bajo cuatro sistemas de manejo forestal, en la Península de Osa, Costa Rica* [Tesis de licenciatura, Instituto Tecnológico de Costa Rica]. https://repositoriotec.tec.ac.cr/handle/2238/10321

Giacomotti, J. y Reynel, C. (2018). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque secundario tardío del valle de Chanchamayo, Perú. *Revista Forestal del Perú, 33*(1), 42-51. https://urlzs.com/HuAtz

Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E. y Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, *478*(7369), 378–381. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21918513/

Gilbert, L. E., Christen, C. A., Altrichter, M., Longino, J. T., Sherman, P. M., Plowes, R., Swartz, M. B., Winemiller, K. O., Weghorst, J. A., Vega, A., Phillips, P., Vaughan, C. y Kappelle, M. (2016). The Southern Pacific Lowland Evergreen Moist Forest of the Osa Region in M. Kappelle (Ed.), *Costa Rican Ecosystem* (pp. 360-412). Chicago Scholarship Online. https://urlzs.com/K8qfD

Grimm, V. y Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, *109*(3), 323-334. https://www.jstor.org/stable/4221528

Gitlin, A. R., Sthultz, C. M., Bowker, M. A., Stumpf, S., Paxton, K. L., Kennedy, K., Muñoz, A., Bailey, J. K. y Whitham, T. G. (2006). Mortality gradients within and among dominant plant populations as barometers of ecosystem change during extreme drought. *Conservation Biology*, *20*(5), 1477-1486. https://conbio.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1523-1739.2006.00424.x

González, M. A., García, H., Corzo, G. y Madriñán, S. (2012). *Biodiversidad, conservación y desarrollo. ecosistemas terrestres de Colombia y el mundo.* Universidad de los Andes. https://www.jstor.org/stable/10.7440/j.ctt19qgdmr

González, S. (2011). *Análisis integral del aprovechamiento de madera caída en las subcuencas de los ríos Agujas, Drake, Rincón y Tigre, Reserva Forestal Golfo Dulce, Costa Rica* [Tesis de maestría, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza]. https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/4472

Gray, A. N., Spies, T. A. y Pabst, R. J. (2012). Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Managemen,t 281*,111-120. https://acortar.link/GdRlRc

Guerra Martínez, F., García Romero, A. y Martínez Morales, M. A. (2020). Evaluación de la resiliencia ecológica de los bosques tropicales secos: una aproximación multiescalar. *Madera y*

bosques, 26(3), 1-19. https://www.scielo.org.mx/pdf/mb/v26n3/2448-7597-mb-26-03-e2631983.pdf

Hernández, A. (2020). *Dinámicas de bosques lluviosos tropicales de un gradiente altitudinal de la vertiente Caribe de Costa Rica* [Tesis de maestría, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza]. https://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/handle/11554/9712

Herrero, A. y Zavala, M. A. (2015). *Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. https://urlzs.com/f6uvH

Hodgson, D., McDonald, J.L. y Hosken, D. J. (2005). What do you mean, 'resilient'? *Trends in Ecology y Evolution, 30*(9), 503-506. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0169534715001627

Holdridge, L R. (1978). *Ecología basada en las zonas de vida.* Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. https://repositorio.iica.int/handle/11324/7936

Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J. y Loo De Lao, S. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science 283*(5401), 554-557. https://acortar.link/PgETVm

Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático [IPCC]. (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report, Summary for Policymakers.* IPCC. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/ar4_syr_spm.pdf

Iturre, M. C., Araujo, P. A., Rueda, M. P., Rueda, C. V. y Pece, M. G. (2020). Reclutamiento y mortalidad de las principales especies arbóreas del Chaco Semiárido, Argentina. Revista de Ciencias Forestales, 22(2), 134-144. https://www.redalyc.org/journal/481/48170468005/html/

Johnson, E. A. y Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters, 11*(5), 419–431. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18341585/

Kennard, D. K. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology, 18*(01), 53–66. https://www.jstor.org/stable/3068655

Korning, J. y Thomsen, K. (1994). A new method for measuring tree height in tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science, 5*, 139-140. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/3235647

Kreyling, J., Jentsch, A. y Beierkuhnlein, C. (2011). Stochastic trajectories of succession initiated by extreme climatic events. *Ecology Letters 14*(8), 758-764. https://acortar.link/UEWtc6

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., Kuebler, C., Nuñez Vargas, P. y Vicenti, B. (2004). Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *The Royal Society*, *359*, 421-436. https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2003.1431

Lloret, F. (2012). Vulnerabilidad y resiliencia de ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas*, *21*(3), 85-90. https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/702

Lloret, F., Escudero, A., Iriondo, JM., Martínez, J., Valladares, F. (2015). Mecanismos de definición y resiliencia de la vegetación frente a eventos climáticos extremos en A. Herrero. y M.A. Zavala (Eds.), *Los bosques y la biodiversidad frente al cambio climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España. Informe de Evaluación* (pp. 369-375). Ministerio Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. https://acortar.link/3hpcFK

Lamprecht, H. (1990). *Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas. Posibilidades para un aprovechamiento sostenido*. GTZ. https://bibliotecadigital.infor.cl/handle/20.500.12220/1232

Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A. y Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422–431.

Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A. y Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms, and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *12*(4), 267–275. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1433831910000399

Letcher, S. G. y Chazdon, R. L. (2009). Rapid recovey of biomass, species richness and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, *41*(5), 608–617. https://www.jstor.org/stable/27742823

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). https://www.redalyc.org/pdf/113/11314103.pdf

Lorente, I., Gamo, D., Gómez, J. L., Santos, R., Flores, L., Camacho, A., Galindo, L. y Navarro, J. (2004). Los efectos biológicos del cambio climático. *Ecosistemas, 13*(1), 103-110. https://bit.ly/3AFpg4y

Louman, B., Quirós, D., Nilsson, M. (2001). *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. (Manual técnico N. 46). Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. https://catalogosiidca.csuca.org/Record/UCR.000657659

Lugo, A. y Scatena, F. (1996). Background and Catastrophic Tree Mortality in Tropical Moist, Wet, and Rain Forests. *Biotropica, 28*(4), 585-599. https://www.jstor.org/stable/2389099

Lutz, J. A., Furniss, T. J., Johnson, D. J., Davies, S. J., Allen, D., Alonso, A., Anderson-Teixeira, K. J., Andrade, A., Baltzer, J., Becker, K. M. L., Blomdahl, E. M., Bourg, N. A., Bunyavejchewin, S., Burslem, D. F. R. P., Cansler, C. A., Cao, K., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L. W, … Zimmerman, J. K. (2018). Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography, 27(*7), 849-864. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/geb.12747

Navarro, R. M., Rosenfeld, M., Pérez-Aranda, J., Padrón, E., Guzmán, J. R., Hernández, R. y González, L. (2008). Evaluación de la mortalidad de bosques de ñirre (*Nothofagus antarctica)* en la Patagonia chilena mediante imágenes Landsat TM y ETM+. *Bosque, 29*(1), 65-73. https://urlzs.com/umSdJ

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. https://acortar.link/ZDVhyT

Nock, C., Baker, P., Wanek, W., Leis, A., Grabner, M., Bunyavejchewin, S. y Hietz, P. (2011). Long-term increases in intrinsic water-use efficiency do not lead to increased stem growth in a tropical monsoon forest in western Thailand. *Global Change Biology, 17,* 1049-1063. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2010.02222.x

Norden, N. (2012). *Biodiversidad, conservación y desarrollo*. Universidad de los Andes. https://www.jstor.org/stable/10.7440/j.ctt19qgdmr

Ma, L., Lian, J., Lin, G., Cao, H., Huang, Z. y Guan, D. (2016). Forest dynamics and its driving forces of sub-tropical forest in South China. *Scientific Reports, 6*(22561). https://www.nature.com/articles/srep22561

Maginnis, S., Méndez-Gamboa, J. y Davies, J. (1998). *Manual para el manejo de bloques pequeños de bosque húmedo tropical: con especial referencia a la Zona Norte de Costa Rica*. CODEFORSA. https://catalogosiidca.csuca.org/Record/UCR.000138183

McDowell, N. , Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K. , Brando, P. , Brienen, 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., …

Xu, X. (2018). Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytol*, *219*(3), 851-869. https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.15027

Montero-Flores, W., Hernández-Ruz, E. J., Alves-Santos, G. G., Souza-Miranda, I. y Sánchez-Toruño, H. (2020). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque con manejo de impacto reducido en la región oriental de la Amazonia brasileña. *Revista mexicana de biodiversidad*, *91*(1), 1-10. https://urlzs.com/MSv8S

Morales Salazar, M. S., Vílchez Alvarado, B., Chazdon, R. L., Ortega Gutiérrez, M., Ortiz-Malavasi, E. y Guevara Bonilla, M. (2012). Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, *9*(23), 19–28. https://revistas.tec.ac.cr/index.php/kuru/article/view/487

Morales Salazar, M. S., Vílchez-Alvarado, B., Chazdon, R. L., Ortiz Malavasi. y Guevara Bonilla, M. (2013). Estructura, composición y diversidad vegetal en bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú, 10*(24), 1-13. https://revistas.tec.ac.cr/index.php/kuru/article/view/1319

Mosqueira, E. (2014). *Evaluación de la dinámica de un bosque semideciduo de la Región Madidi* [Tesis de grado, Universidad Mayor de San Andrés]. https://repositorio.umsa.bo/handle/123456789/5607

Melo, O., Fernández-Méndez, F. y Villanueva, B. (2017). Hábitat lumínico, estructura, diversidad y dinámica de los bosques secos tropicales del Alto Magdalena. *Colombia Forestal,* 20(1), 19-30. https://revistas.udistrital.edu.co/index.php/colfor/article/view/9476

Ministerio de Ambiente y Energía [MINAE]. (2009). Decreto Ejecutivo N°34559. Resolución R-SINAC-021-2009 establece los Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales: Código de prácticas (22 abril de 2009). Diario Oficial La Gaceta. https://onx.la/67a18

Ministerio de Ambiente y Energía [MINAE]. (2023). Decreto Ejecutivo N°40477. Regulaciones para el aprovechamiento y extracción de madera de árboles caídos naturalmente en bosques privados (21 de febrero de 2023). Diario Oficial La Gaceta. https://n9.cl/h1nm3

Comisión Nacional de Sostenibilidad Forestal. (2018). *Listado de especies con Gremios Ecológicos Actualizado 2018*. SINAC. https://urlzs.com/QAxRQ

Miner, R. (2006). The 100-year method for forecasting carbon sequestration in forest products in use. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change, 28*, 1-20. https://urlzs.com/FbKRN

Morera, A. (2019). *Dinámica y estructura en ecosistemas forestales y su aporte al ciclo del carbono en la Península de Osa, Costa Rica* [Tesis de doctorado, Universidad de Salamanca]. https://repositorio.una.ac.cr/handle/11056/15234

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*, (51), 117– 128. https://repositorio.una.ac.cr/handle/11056/22187

Murcia, C., Guariguata, M. R., Peralvo, M. y Gálmez, V. (2017). *La Restauración de bosques andinos tropicales: avances, desafíos y perspectivas del futuro*. Centro para la Investigación Forestal Internacional (CIFOR). http://www.jstor.org/stable/resrep16194.14

Muscolo, A., Bagnato, S., Sidari, M. y Mercurio, R. (2014). A Review of the Roles of Forest Canopy Gaps. *Journal of Forestry Research*, *25*, 725-736. https://urlzs.com/udPhW

Myers-Smith, I. H., Trefry, S. A. y Swarbrick, V. J. (2012). Resilience: easy to use but hard to define. *Ideas in Ecology and Evolution*, *5*(1), 44-53. https://urlzs.com/iLRAH

Odum, E. y Barrett, G. (2007). *Fundamentos de Ecología*. International Thomson Editors. https://urlzs.com/YLU9Q

Oficina Nacional Forestal [ONF]. (2020). Precios de la madera en Costa Rica para el primer semestre del 2020 y tendencias de las principales especies comercializadas. *Oficina Nacional Forestal*. San José, Costa Rica. 9 p. https://onfcr.org/wp-content/uploads/Precios-ISem-2020_v2.pdf

Oficina Nacional Forestal [ONF]. (2022). Precios de la madera en Costa Rica para el primer semestre del 2022 y tendencias de las principales especies comercializadas. *Oficina Nacional Forestal*. San José, Costa Rica. 10 p. https://urlzs.com/NYYqr

Orellana, G., Sandoval, M., Linares, G., García, N. y Tamariz, J. (2012). Descripción de la dinámica de carbono en suelos forestales mediante un modelo de reservorios. *Avances en Ciencia e Ingeniería*, *3*(1), 123-135. https://onx.la/c0a61

Pallqui, N. C., Monteagudo, A., Phillips, O. L., Lopez-Gonzalez, G., Cruz, L., Galiano, W., Chávez, W. y Vásquez, R. (2014). Dinámica, biomasa aérea y composición florística en parcelas permanentes Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios, Perú. *Revista Peruana De Biología*, 21(3), 235-242. https://urlzs.com/7oesU

Phillips, O. L., Aragao, L., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C. A., Van Der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T. R., Bánki, O., Blanc, L., Bonal. y Torres Lezama, A. (2009).

Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science, 323*(5919), 1344–1347. https://www.science.org/doi/10.1126/science.1164033

Pimm, S. L. (1984). Complexity and stability of ecosystems. *Nature, 307,* 321-326. https://www.nature.com/articles/307321a0/

Pitman, N., Miles, S. y Terborgh, J. (2013). Oligarchies in Amazonian tree communities: a ten-year review. *Ecography 36*(2), 114-123. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0587.2012.00083.x

Poiani, K. A., Richter, B. D., Anderson, M. G. y Richter, H. E. (2000). Conservación de la biodiversidad a múltiples escalas: sitios funcionales, paisajes y redes. *BioScience*, *50*(2), 133-146.

Poorter, L., Van der Sande, MT., Arets, E. J. M. M., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Licona, J. C; Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J. A., Muñoz, R., Nytch, C. J., de Oliveira, A. A., Pérez-García, E. A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázques, J., Ruschel, A. R., Salgado-Negret, B., Schiavini. y Peña-Claros, M. (2017). Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography, 26*(12), 1423-1434. https://onx.la/b0d91

Powers, J. S. (2019). ¿Serán vulnerables los bosques tropicales secos a los cambios climáticos, y cuáles serán sus efectos sociales?. *UNED Research Journal, 11*(1), 18-23. https://www.redalyc.org/journal/5156/515661223002/movil/

Quesada, R. (24 y 25 de agosto de 2007). *Los Bosques de Costa Rica*. IV Congreso Nacional de Ciencias, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. https://urlzs.com/ibwV1

Quesada Monge, R., Acosta Vargas, L., Garro Chavarría, M. y Castillo Ugalde, M. (2012). Dinámica del crecimiento del bosque húmedo tropical, 19 años después de la cosecha bajo cuatro sistemas de aprovechamiento forestal en la Península de Osa, Costa Rica. *Tecnología en Marcha, 25*(5), 56-66. https://revistas.tec.ac.cr/index.php/tec_marcha/article/view/474

Quinto, H., Rengifo, R. y Ramos, Y. A. (2009). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque pluvial tropical de Chocó (Colombia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, *62*(1), 4855-4868. https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=179915377013

Quirós, K. (2002). *Composición florística y estructural para el bosque primario del hotel La Launa del Lagarto Lodge, Boca Tapada de Pital, San Carlos, Alajuela, Costa Rica* [Tesis de grado, Instituto Tecnológico de Costa Rica]. https://onx.la/886f6

Programa REDD/CCAD-GIZ-SINAC. (2015). Carbono – CO_2 determinado en el INF-CR. En P. Emanuelli., F. Mila., E. Duarte., J. Emanuelli., A. Jiménez. y M. Chavarría (Eds.), *Inventario*

Nacional Forestal de Costa Rica 2014-2015. Resultados y Caracterización de los Recursos Forestales. (pp. 251-256). Programa Regional REDD/CCAD-GIZ. https://onx.la/70ad7

Ramírez-Angulo, H., Torres-Lezema. y Serrano, J. (2002). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque nublado de la Cordillera de los Andes, Venezuela. *Ecotropicos*, *15*(2), 177-184. https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Ramirez-et-al-2003.pdf

Restrepo, I. C., Aldana, A. M. y Stevenson, P. R. (2016). Dinámica de bosques en diferentes escenarios de tala selectiva en el Magdalena Medio (Colombia). *Colombia Forestal, 19*(2), 195-208. http://www.scielo.org.co/pdf/cofo/v19n2/v19n2a05.pdf

Rodríguez, J. (2021). *Peso específico de la madera y gremios ecológicos como herramienta para el manejo de bosque natural en Agua Buena de Rincón de la Península de Osa* [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional de Costa Rica]. https://repositorio.una.ac.cr/handle/11056/23103

Gonçalves, S., Zarate do Couto, H. T. y Morales de Jesús, R. M. (1999). Mortalidad y reclutamiento de árboles en el bosque Atlântica en Linhares (ES). *Scientia Forestalis, 55*, 44-69. https://urlzs.com/jZLZG

Salas Garita, C. y Jones Román, G. (2019). Manejo forestal sostenible del bosque y monitoreo ecológico en dos bosques muy húmedos tropicales de Zona Norte de Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú, 16*(39), 10-22. https://revistas.tec.ac.cr/index.php/kuru/article/view/4408

Sánchez, D. (2016). Evaluación del carbono almacenado en la biomasa, necromasa y carbono orgánico del suelo de tres diferentes hábitats en la Península de Osa, Costa Rica [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional de Costa Rica]. https://onx.la/a2de2

Sánchez, D. (2018). *Caracterización y potencial de la madera muerta en bosques tropicales de la Península de Osa, Costa Rica* [Tesis de maestría, Instituto Tecnológico de Costa Rica]. Repositorio Nacional Kímuk.

Sánchez, D. y Morera, A. (2020). La madera caída: un recurso subutilizado de los bosques. *Revista Ambientico, julio-setiembre* (275), 43-47. https://urlzs.com/RbPGb

Santiago Vera, T., García Millán, M. y Michael Rosset, P. (2018). Enfoques de la resiliencia ante el cambio climático. *Agricultura, sociedad y desarrollo, 15*(4), 531-539. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttextypid=S1870-54722018000400531

Sheil, D. y May, RM. (1996). Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *The Journal of Ecology, 84*(1), 91-100. https://onx.la/59a94

Stephenson, N. L. y Mantgem, P. J. (2005). Forest turnover rats follow global and regional patterns or productivity. E*cology Letters, 8,* 524-531. https://bit.ly/3xJKnR2

Thompson, I. (2011). Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación forestal, *Unasylva*, *62*(238), 25-30. http://www.fao.org/3/i2560s/i2560s05.pdf

Uslar, Y. V., Mostacedo, B. y Saldias, M. (2004). Composición, estructura y dinámica de un bosque seco semideciduo en Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia, 39*(1), 25-43. https://onx.la/f7f12

Villalobos, R. (2020). *El manejo forestal del bosque secundario como alternativa de uso de la tierra en la Zona Norte de Costa Rica* [Tesis de maestría, Instituto Tecnológico de Costa Rica]. https://revistas.tec.ac.cr/index.php/tec_marcha/article/view/6237

Worboys, G. L. (2019). Concepto, objetivo y retos. En G. L.Worboys., M. Lockwood., A. Kothari., S. Feary y I. Pulsford (Eds.), *Gobernanza y gestión de áreas protegidas* (9-42). ANU Press. https://www.jstor.org/stable/j.ctvp7d4hs.9

Yanoviak, S. P., Gora, E. M., Bitzer, P. M., Burchfield, J. C., Muller-Landau, H. C., Detto, M., Paton, S. y Hubbell, S.P. (2020). Lightning is a major cause of large tree mortality in a lowland neotropical forest. *New Phytologist*, *225*(5),1936-1944. https://onx.la/25cbb

Yamamoto, S. (2000). Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research, 5*(4), 223-229. https://doi.org/10.1007/BF02767114

Yepes, A. y Silveira, M. (2011). Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global. *Colombia Forestal, 14(*2), 213-232. https://urlzs.com/cxzfS

Young, A. (1976). *Tropical Soil and Soil Survey*. Cambridge University Press. https://journals.sagepub.com/doi/abs/10.1177/030913337800200122?journalCode=ppga

Young, T. P. y Hubbell, S. P. (1991). Crown asymmetry, tree falls and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. *Ecology*, *72*(4), 1464-1471. https://www.jstor.org/stable/1941119?seq=1

Wadsworth, F. H. (2000). Los bosques primarios y su productividad. *Producción forestal para América tropical* (pp. 69-111). Departamento de Agricultura de los EE. UU, Servicio Forestal. https://urlzs.com/jNBcA

Weigandt, M. N., Varela, S., Diez, V., Fernández, M. E. y Gyenge, J. (2019). Resiliencia y resistencia forestal en tiempos de cambio climático. *Presencia*, *72*, 42-46. https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/111660

Zhang, Q., Shao, M., Jia, X. y Wei, X. (2017) Relationship of Climatic and Forest Factors to Drought- and Heat-Induced Tree Mortality, *Plos One, 12*(1), 1-17. https://onx.la/be5a1

Zhou, X., Fu, Y., Zhou, L., Li, B. y Lou, Y. (2013). An imperative need for global change research in tropical forests. *Tree Physiology*, *33*(9), 903-912. https://academic.oup.com/treephys/article/33/9/903/1736217?login=false

Zuleta, D., Duque, A., Cárdenas, D., Müller Landau, H. C. y Davies, S. (2017). Drought-induced mortality patterns and rapid biomass recovery in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Ecology*, *98*(10), 2538–2546. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28719081/

Zúñiga-Méndez, C. (2016). *Determinación de especies comerciales y clasificación de madera según su dureza para los bosques bajo manejo forestal sostenible en el Área de Conservación Arenal-Huetar Norte, Costa Rica (*Ficha técnica). Oficina Nacional Forestal. https://urlzs.com/dVykL