

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

**PESO ESPECÍFICO DE LA MADERA Y GREMIOS ECOLÓGICOS  
COMO HERRAMIENTAS PARA EL MANEJO DE BOSQUE NATURAL  
EN AGUA BUENA DE RINCÓN DE LA PENÍNSULA DE OSA**

**Proyecto de Graduación para optar al grado de licenciatura  
en Ciencias Forestales con énfasis en Manejo Forestal**

Presentado por:

**JAVIER RODRÍGUEZ GONZÁLEZ**

**Heredia, Costa Rica**

**Agosto, 2021**

**HOJA DEL TRIBUNAL EXAMINADOR**

Proyecto de graduación presentado en la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional, como requisito parcial para optar por el grado de licenciatura en Ciencias Forestales con énfasis en Manejo Forestal.

**Tribunal examinador**

**M.Sc. Fabio Chaverri Fonseca** .....

**Decano a.i. Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar**

**Dr. Federico Alice Guier** .....

**Representante, Dirección EDECA**

**Dr. Albert Morera Beita** .....

**Director del trabajo**

**M.Sc. Damián Sánchez Rodríguez** .....

**Lector del trabajo**

**Dr. Fernando Silla Cortés** .....

**Lector del trabajo**

**Bach. Javier Rodríguez González** .....

**Ing. Forestal, Postulante**

## Resumen

Mundialmente el valor de los bosques en función de los servicios y bienes que brindan para la subsistencia de las comunidades ha sido poco valorado. Por lo tanto, resulta necesario apoyar en la gestión, adición de valor y comercialización de los recursos forestales. Se realizó una clasificación de las especies arbóreas por grupos ecológicos y dureza de la madera y se determinó su aplicación como herramienta de uso y fomento del Manejo Forestal en la Península de Osa. Lo anterior con la finalidad de apoyar el manejo de los recursos forestales e incentivar esta actividad productiva manteniendo la composición florística y estructura que la caracteriza. Así, se avanza en uno de los principios básicos del manejo forestal, el cual busca satisfacer las necesidades de la población asegurando que los recursos puedan mantenerse de manera óptima para las futuras generaciones. Se logró determinar 266 especies distribuidas en 63 familias y 174 géneros. De los individuos encontrados, 1586 son árboles (254 especies) del grupo de interés para este estudio, 36 bejucos (8 especies) y 201 palmas (cuatro especies) para un total de 1823 individuos distribuidos en las tres parcelas. En total se definieron 83 especies de árboles según su respectivo gremio ecológico que representan el 24,52% del total de individuos (14,31% esciófitas y 10,21% heliofitas durables). Además, se asignó el peso específico de la madera a 29 especies que representan el 11,42 de las especies y el 28,50% del total de individuos. Se considera que las especies con mayor valor en el mercado son las que se clasifican como finas/duras. Sin embargo, existen 97 especies que tienen la clasificación de finas/duras y no se consideran comerciales actualmente; muchas de estas especies no estaban clasificadas como tal. Por lo tanto, con la información generada se podrían considerar para su comercialización a futuro.

### **Abstract**

Globally, the value of forests in terms of the services and goods they provide for the subsistence of communities has been undervalued. Therefore, it is necessary to support the management, value addition, and commercialization of forest resources. To support the management of forest resources in the Osa Peninsula and encourage this productive activity while maintaining the floristic composition and structure that characterizes it; a classification of the tree species was made by ecological groups and hardness of the wood and its application was determined as a tool for the use and promotion of Forest Management in the region. Thus, progress is made in one of the basic principles of forest management, which seeks to satisfy the needs of the population by ensuring that resources can be optimally maintained for future generations. It was possible to determine 266 species distributed in 63 families and 174 genera. From the individuals found, 1586 are trees (254 species), the group of interest for this study, 36 vines (8 species) and 201 palms (four species) for a total of 1823 individuals distributed in the three plots. In total, 83 tree species were defined according to their respective ecological guild, representing 24.52% of the total number of individuals (14.31% sciophytes and 10.21% durable heliophytes). Besides, the specific weight of the wood was assigned to 29 species that represent 11.42 of the species and 28.50% of the total number of individuals. The species with the highest market value are those classified as fine/hard. However, 97 species are classified as fine/hard and are not currently considered commercial.

### **Dedicatoria**

A Dios por su fidelidad en todo momento y permitirme trabajar en uno de los lugares con mayor diversidad en el mundo como lo es la Península de Osa. Un lugar en el que he crecido tanto personal como profesionalmente y que llevare eternamente en el corazón.

“TODO LO PUEDO EN CRISTO QUE ME FORTALECE”

Filipenses 4:13

## **Agradecimientos**

Le doy gracias a mis padres, Hannia y Gerardo, por apoyarme en todo momento, por los valores que me han inculcado, y por dar a sus tres hijos la oportunidad de tener una excelente educación en el transcurso de nuestras vidas. Y, sobre todo, por ser un excelente ejemplo de vida a seguir.

A mis hermanos, Ariel y Andrés, por ser parte importante de mi vida y por haberme apoyado en las buenas y en las malas.

Con mucho amor y cariño a Vera Muñoz Villarebia por entenderme, porque en todo momento fue un apoyo incondicional en mi vida para alcanzar mis metas planteadas y por el apoyo brindado durante el trabajo de campo y análisis de laboratorio.

A mi amigo, profesor y colega Dr. Albert Morera Beita (Roco) quien con sus conocimientos y apoyo me guio a través de cada una de las etapas de este proyecto para alcanzar los resultados buscados. Por ser una fuente de motivación en los momentos más difíciles.

A Damián Sánchez Rodríguez (Pipo) por su acompañamiento desinteresado en todo este proceso y por los comentarios y sugerencias tan acertados.

A Fernando Silla quien a pesar de la distancia mostró mucho interés en colaborar y aportar.

A Jorge Baltodano (George) compañero y amigo por haber sido un excelente compañero y colaborar en el trabajo de campo.

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.

Muchas gracias a todos.

## Tabla de contenido

1. Introducción .....	1
2. Objetivos .....	4
2.1. Objetivo general .....	4
2.2. Objetivos específicos.....	4
3. Marco teórico .....	5
3.1. Bosques tropicales y el manejo forestal.....	5
3.2. Manejo forestal en Costa Rica y la Península de Osa .....	6
3.3. Peso específico de la madera como rasgo funcional .....	8
3.4. Gremios ecológicos .....	10
3.5. Peso específico de la madera y gremios ecológicos como herramienta .....	12
4. Metodología .....	13
4.1. Descripción del área de estudio .....	13
4.2. Selección de formaciones vegetales .....	14
4.3. Parcelas permanentes de muestreo (PPM).....	15
4.4. Determinación del peso específico de la madera.....	15
4.4.1. Revisión de literatura sobre el peso específico .....	16
4.4.2. Asignación mediante muestreo no destructivo.....	16
4.4.3. Trabajo de Laboratorio.....	21
4.4.4. Especies sin reporte del peso específico y con menos de cinco individuos .....	22
4.5. Clasificación de la madera según su dureza .....	23
4.6. Determinación de gremios ecológicos.....	23
4.7. Análisis de datos .....	26
4.7.1. Índice de valor de importancia .....	26
4.7.2. Estructura horizontal .....	28
4.7.3. Estructura vertical.....	28

4.7.4. Evaluación del estado fitosociológico.....	29
5. Resultados y discusión .....	30
5.1. Caracterización de la población.....	30
5.1.1. Composición florística .....	30
5.1.2. Índice Valor de Importancia (IVI).....	32
5.1.3. Estructura .....	36
5.1.4. Estado de gremios .....	43
5.1.5. Estado del peso específico.....	44
5.2. Estado de la población según criterios para el manejo forestal sostenible .....	45
5.2.1. Valor de referencia mínimo.....	45
5.2.2. Diámetro Mínimo de Corta (DMC) .....	48
5.2.3. Valor de Referencia Máximo (VRMx) .....	50
5.2.4. Volumen comercial según criterios de manejo .....	53
5.3. Especies según su clasificación por dureza de la madera .....	54
5.4. Potencial del uso del bosque de acuerdo con la clasificación de gremios y peso específico de la madera .....	56
6. Conclusiones .....	59
7. Recomendaciones.....	60
8. Referencias bibliográficas .....	61
9. Apéndices .....	75



## Índice de Cuadros

Cuadro 1. Clasificación de la madera según su peso específico .....	23
Cuadro 2. Variables consideradas para la asignación de los gremios ecológicos en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. ....	24
Cuadro 3. Clasificación de las variables silviculturales evaluadas según Synnott (1991) para conocer el estado fitosociológico en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. ....	29
Cuadro 4. Comparación del Índice de Valor de Importancia (IVI) para bosque secundario de Jiménez-Fonseca y Céspedes-Arias (2012) y bosque primario de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	35
Cuadro 5. Abundancia por clase diamétrica y gremios ecológicos de los árboles en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	37
Cuadro 6. Porcentaje de individuos por piso altimétrico según la categoría de iluminación en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	39
Cuadro 7. Porcentaje de la abundancia por gremios ecológicos y clases altimétricas del total de especies en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	40
Cuadro 8. Número de gremios definidos según la lista de especies existentes, 2021. ....	43
Cuadro 9. Distribución por clase diamétrica del área basal por hectárea en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	48
Cuadro 10. Porcentaje de la abundancia de individuos por gremios ecológicos en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	51
Cuadro 11. Porcentaje de individuos por gremio ecológico en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	53
Cuadro 12. Ingreso por hectárea (dólares/ha) según la clasificación por dureza de la madera. ....	54
Cuadro 13. Número de especies por su clasificación de dureza (comercial y no comercial actualmente (NCA) y gremio ecológico en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	56
Cuadro 14. Promedio de peso específico por gremio ecológico en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	57

## Índice de figuras

Figura 1. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo (PPM) en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Rincón, Península de Osa, 2020. ....	14
Figura 2. Diseño de muestreo para la selección de individuos (por especie) en la determinación de su peso específico. ....	17
Figura 3. Forma de fustes que imposibilitan tomar muestra de barreno desde la corteza hasta la médula, imagen con fines ilustrativos. ....	18
Figura 4. Muestreo del peso específico de la madera 20 cm debajo del DAP (línea amarilla).....	19
Figura 5. Muestreo de peso específico de madera facilitado con un “iniciador o linga”. ....	20
Figura 6. Uso del extractor para determinar cuánto se ha introducido el barreno en el árbol en el muestreo del peso específico.....	20
Figura 7. Método de desplazamiento del agua para medir el volumen de muestras de madera. La lectura de la balanza digital es igual al volumen de la muestra (con la equivalencia de $1\text{g} = 1\text{cm}^3$ ). ....	21
Figura 8. Comparación del número de especies de árboles encontradas en tres bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. ....	32
Figura 9. Dominancia, Abundancia y Frecuencia para las diez especies con mayor peso ecológico en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021. ....	34
Figura 10. Distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con $\text{DAP} \geq 10\text{ cm}$ en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.....	37

## 1. Introducción

Los bosques tropicales albergan dos tercios de las especies forestales terrestres. Por ello, se les reconocen por su importancia en el ciclo hidrológico, ciclo de carbono, biodiversidad, fuente vital de ingresos, medios de subsistencia y bienestar para poblaciones rurales. Sin embargo, en los últimos años, han sufrido gran pérdida de su cobertura, principalmente por el cambio de uso de suelo, una de las razones por la cual se considera que su futuro depende de factores antropogénicos (FAO 2018, FAO 2016a, Slik et al. 2010, Wright 2010). En Costa Rica las mayores tasas de deforestación se dieron entre 1960 e inicios de los años 90, pasando de un 59,5% de cobertura a un 40,8%; no obstante, en un intento por recuperar la masa forestal, el país logró aumentar la cobertura hasta 52,58 % en 2017 (Hernández et al. 2017; Sánchez-Azofeifa, 2015; Rodríguez y Calderón, 2009).

Los esfuerzos en conservación y aumento de cobertura boscosa realizados por Costa Rica son conocidos a nivel mundial, lo cual a su vez ha traído múltiples beneficios principalmente en el sector turismo cerca de sus áreas protegidas. Sin embargo, de acuerdo con el Ministerio de Planificación Nacional y Política Económica (MIDEPLAN, 2017), el resultado de traslapar las capas de esas Áreas Silvestres Protegidas (ASP) e Índice de Desarrollo Humano (IDH) indica que las áreas protegidas están vinculadas a los sitios de menor desarrollo humano. Esto se podría deber a las regulaciones cerca de las ASP, que provocan un rezago en las comunidades aledañas. Similares resultados fueron encontrados por FAO (2018), donde menciona la relación de la existencia de cubierta forestal con bajos índices de desarrollo. Además, que los ingresos generados no son distribuidos equitativamente y son para beneficio de grandes inversionistas.

Considerando las cercanías del sitio de estudio que abarca esta investigación, los distritos cercanos a las ASP de los cantones de Osa y Golfito, presentan uno de los menores índices de desarrollo relativo (MIDEPLAN, 2017). Estas comunidades se caracterizan por la presencia de bosque como componente principal; por lo tanto, resulta necesario valorizarlo para que se convierta en una nueva fuente de ingreso en estas comunidades.

La FAO (2018) menciona que mundialmente se ha infravalorado la función de los bosques y árboles como red de seguridad y fuente de bienes de subsistencia. Por ello, resulta necesario apoyar a comunidades pobres en la organización, gestión, adición de valor y comercialización de los recursos. Contrario a lo esperado, hace más de diez años existe una veda administrativa en el Área de Conservación Osa (ACOSA), la cual restringe el manejo forestal (Camacho, 2015). Esta veda administrativa ha imposibilitado el manejo forestal, incluso dentro de áreas privadas de la Reserva

Forestal Goho Dulce (RFGD), una decisión que no considera propietarios o familias que solo disponen de este recurso. Recientemente, se ha tratado de incentivar el manejo forestal en la Península de Osa; sin embargo, aún se mantienen excesivas limitaciones que lo impiden.

Con los datos recabados, es posible tomar mejores decisiones a futuro y así comprender más detalladamente las transformaciones y adaptaciones en los ecosistemas terrestres. De manera conjunta con la investigación, el manejo forestal busca utilizar los recursos naturales de manera sostenible, con el fin de mantener su composición florística y estructura, con esto se permite preservarlos con una mayor integridad ecológica para las futuras generaciones. Por lo tanto, para que el manejo forestal en la Península de Osa sea una opción viable, se debe considerar que, a pesar de su pequeña área, presenta uno de los mayores índices de diversidad en el planeta; pues alberga alrededor de 700 especies arbóreas que representan hasta un tercio de las especies de árboles de Costa Rica (Barrantes et al. 1999, Ley y Chacón 2017).

La diversidad de especies también se manifiesta en las características específicas de sus maderas, lo cual podría significar un aumento en número de especies comerciales (no maderables), maderables o con potencial maderable (que aún no han sido aprovechadas). A pesar de la diferencia en las características de la madera, se ha prestado poca atención al peso específico como rasgo funcional y su aplicación en diferentes ámbitos. Así, existe una deficiencia de información básica de las propiedades de la madera de muchas especies, lo cual dificulta la estimación confiable de la fijación de carbono o su clasificación comercial. Esto demuestra la necesidad de herramientas que permitan ofrecer un mejor manejo de estos recursos.

Además, por su desempeño y funciones esenciales dentro de la planta, el estudio de la madera ayuda a conocer más sobre el funcionamiento de los bosques (Baker et al. 2004, Chave et al. 2009, Chave et al. 2005). Por otro lado, Slik et al. (2008), exploran la posibilidad de utilizar los inventarios de árboles en combinación con datos sobre el peso específico en especies arbóreas, para evaluar el valor de conservación en un área boscosa, debido a que el peso específico de la madera tiene alta correspondencia con el estado de sucesión del ecosistema.

Por su parte, la determinación de gremios ecológicos se considera necesaria para el estudio de la dinámica de los bosques; pues también pueden utilizarse como herramienta para conocer el estado de sucesión y así facilitar la labor de los regentes forestales. Los gremios ecológicos permiten la clasificación de especies que utilizan los mismos recursos y poseen características biológicas y ecológicas similares (Finegan 1993). La falta de una lista detallada que contenga los gremios

ecológicos resulta en una problemática que ha existido en el sector forestal en Costa Rica y dificulta la realización de planes de manejo (Camacho, 2015). Con información detallada y accesible de muchas especies forestales se facilitará la organización, planeación, ejecución y control necesarios para el manejo forestal. Con esto se avanza en uno de los principios básicos del manejo forestal, el cual busca satisfacer las necesidades de la población asegurando que los recursos puedan mantenerse de manera óptima para las futuras generaciones.

Según la FAO (2018), la conservación y el funcionamiento de los ecosistemas depende de la gestión que se les dé a sus recursos. El manejo forestal tiene potencial económico, pero este ha sido poco reconocido. Por lo tanto, se ha dejado de analizar como una opción viable, tanto así, que muchas economías consideran el aporte de los bosques y el manejo forestal como mínimo (Guariguata 2009, Sabogal 2008).

Conocer el peso específico de la madera de las especies ubicadas mediante el monitoreo dentro de las parcelas permanentes en la comunidad de Agua Buena, Península de Osa, facilitará conocer su valor comercial y muchos de sus servicios ambientales. Múltiples especies tienen alto potencial maderable y una de las razones por las cuales no se aprovechan es por la escasez de información acerca de las características de sus maderas. Con nueva información sobre las especies con potencial maderable se podrá diversificar el mercado, así se evitará que el aprovechamiento se concentre en un grupo reducido de especies.

Esta investigación actualizará las bases de datos del peso específico de la madera y los gremios ecológicos existentes. Generará información que será utilizada en investigaciones futuras, y se podrá convertir en una obra de consulta constante. Servirá como herramienta para mejorar las operaciones forestales, con el fin de facilitar el desarrollo de regulaciones en torno al manejo de los recursos.

Según Obando-Vargas y Flores-Vindas (2003), el conocimiento de las especies con potencial maderable o que recientemente han sido introducidas en el mercado, es un requisito para incentivar el manejo y uso racional del bosque. Generar información que facilite la aplicación de sistemas silviculturales, que además ayude a tomar mejores decisiones, se considera como un aporte valioso. Al ofrecer más información de la calidad, belleza y durabilidad de las especies maderables, se espera que se incentive al manejo forestal en la zona, así ofrece una opción a los dueños de bosques para obtener ingresos y una oportunidad de trabajo en la comunidad.

## **2. Objetivos**

### **2.1. Objetivo general**

Realizar una clasificación de las especies arbóreas por grupos ecológicos y dureza de la madera, como herramienta de uso y fomento del Manejo Forestal en la Península de Osa.

### **2.2. Objetivos específicos**

- Caracterizar las especies arbóreas basándose en caracteres ecológicos, los cuales permitan una clasificación por gremios ecológicos.
- Clasificar el peso específico de las especies arbóreas, de acuerdo con la dureza de la madera.
- Determinar el potencial de uso de los bosques estudiados, según su clasificación por gremios ecológicos y dureza de la madera como herramientas y aplicación en el manejo forestal.

### **3. Marco teórico**

#### **3.1. Bosques tropicales y el manejo forestal**

En los países de bajos ingresos económicos se han dado las mayores pérdidas de superficie y aumento de la frontera agrícola, mostrando así la poca valoración de los ecosistemas tropicales y sus servicios (FAO 2016b, ONU 2015). Estas pérdidas de cobertura son un indicador de que no ha existido manejo forestal sostenible en algunas zonas tropicales alrededor del mundo. De acuerdo con Wright (2010), la composición, estructura y dinámica de los bosques tropicales, está sufriendo cambios como respuesta a las actividades antropogénicas, y el cambio climático se convierte en la mayor amenaza.

Bawa y Seidler (1998); asimismo, reconocen la incertidumbre en torno a los efectos en la biodiversidad a cualquier nivel de explotación forestal, y que, para lograr conservar la biodiversidad, se depende de diferentes factores. Esto incluye la estructura inicial del bosque y la escala de la intensidad en las operaciones en tiempo y espacio. La toma de malas decisiones alrededor del manejo de los recursos puede traer efectos negativos duraderos o incluso irreversibles, lo cual afecta principalmente aquellas especies que alcanzan su madurez en decenios o siglos por ser entidades de larga vida, por lo que indicadores de los ciclos de vida de las especies y su dinámica como el peso específico y los gremios ecológico podrían mejorar la forma en la que se realiza el manejo forestal (Lindenmayer 2009, Chave et al. 2009, Chao et al. 2008, Baker et al. 2004, Slik et al. 2008).

En los objetivos de desarrollo sostenible de la ONU (2015) hace referencia a que solo se ha estudiado menos del 1% de las más de 80,000 especies forestales para conocer sus usos. Esto puede deberse a que el manejo forestal está enfocado principalmente a la producción de madera, el cual tiene mercados lucrativos más grandes (Sabogal et al. 2013). Conociendo a mayor profundidad las especies y sus características será posible dar nuevos usos como productos no maderables del bosque (Camacho 2008). También se debe considerar que la diversidad en estructura y composición de los bosques tropicales genera que las decisiones silviculturales resulten más complejas. Entender el comportamiento y las estrategias de las especies y su relación con el entorno se considera de interés general en la ecología (Swenson y Zembrano 2017).

Guariguata (2009) considera que, por el potencial de mantener y mejorar la capacidad de adaptación al cambio climático, las buenas prácticas forestales han recibido mayor atención política y científica; sin embargo, la atención y los recursos han sido enfocados a la identificación de los impactos del cambio climático sobre los bosques tropicales, esto deja de lado su capacidad de adaptación como sistemas productivos.

### **3.2. Manejo forestal en Costa Rica y la Península de Osa**

Al igual que en el contexto mundial, el crecimiento poblacional, el aumento de asentamientos humanos, la expansión de la agricultura y la ganadería son los principales causantes de la deforestación en Costa Rica desde los años 50 (Barquero y Hernández 2015). A nivel general, no existía en Costa Rica el manejo forestal sostenible y mucho menos con fundamentos científicos sólidos que favorecieran la toma de decisiones. Como consecuencia entre 1950 y 1997 la cobertura forestal pasó de 60% a 40% (Barquero y Hernández 2015, Sánchez-Azofeifa 2015).

La situación nacional no está muy alejada de la realidad que ha enfrentado la Península de Osa. Entre 1940 y 1995, la cobertura de bosque de la Península de Osa pasó de 81 % a 55 % (Rosero-Bixby et al. 2002). Mediante un informe de la década de los noventa, se exponen algunas deficiencias en 43 planes de manejo en la Península de Osa. El informe menciona que: los planes de manejo son los causantes directos de la deforestación y la fragmentación, los volúmenes cosechados son mayores a los recomendados, los claros ocasionados por los árboles aprovechados son de gran tamaño, los periodos entre cosechas deben ser mayores a 30 años y que el sistema de regencias forestales no funciona ya que las irregularidades y los errores son responsabilidad de los regentes a cargo (Barrantes et al. 1999, ONF 1999).

Con el panorama expuesto anteriormente, se creó una veda administrativa en la zona en el Área de Conservación Osa (ACOSA) que restringió el manejo forestal (Camacho, 2015), esto ha atentado contra la Ley Forestal N° 7575; pues en el artículo 1° se menciona, entre las funciones del Estado, administrar los bosques naturales, su aprovechamiento, la industrialización y el fomento de los recursos forestales (MINAE, 1996). Aunque esto acabó con la deforestación descontrolada, no ha solventado la necesidad de un manejo forestal sostenible basado en ciencia.

Por su parte, las medidas tomadas por Costa Rica llevaron a la conservación absoluta de los bosques, que dio como resultado un estancamiento del sector forestal. Tanto así que la madera proveniente de bosque natural hoy en día representa solamente un 3,72 % del total cosechado (Camacho 2015, Hernández et al. 2017). Así, en el futuro del manejo forestal para el país y la Península de Osa no se proyectan grandes cambios.

Barrantes-Rodríguez (2015) menciona como una alternativa para revertir la situación actual del sector forestal en Costa Rica, la incorporación al manejo sostenible de unas 21,150 ha de bosques primarios y secundarios de dominio privado, por año.



Aunque la realidad para el país es otra, el manejo forestal no ha sido masivo y la información colectada está enfocada principalmente al recurso madera (Salas- Garita y Jones-Román 2019). Las investigaciones han dado más énfasis a proyectos enfocados a la evaluación de tratamientos silviculturales, manejos policíclicos y estructura (Salas-Garita y Jones-Román 2019; Chaves-Sánchez, Castillo-Ugalde, M y Solano-Garro, G 2012; Lizano-López 2017).

Algunas instituciones y centros de investigación tales como el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), la Comisión de Desarrollo Forestal de San Carlos (CODEFORSA), la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), la cooperación internacional con proyectos como COSEFORMA han desarrollado proyectos de investigación, ejecución, capacitación y apoyo técnico en silvicultura y manejo de bosques (Abarca-Valverde et al. 2020). Sin embargo, estos proyectos han estado ubicados principalmente en la zona norte de Costa Rica.

Para el año 2017 (después de 17 años de no aprobarse ningún plan de manejo en el Área de Conservación Osa) se desarrollaron dos planes de manejo con respaldo de un proyecto de investigación del Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR) y el aval del SINAC (Chacón 2017). Entre los objetivos del proyecto de investigación liderado por el ITCR estaba aumentar la calidad y cantidad de asistencia técnica.

Más proyectos e investigaciones son necesarios para alcanzar una mejora constante y continuar la búsqueda de herramientas que faciliten el manejo forestal con técnicas basadas en la ecología de las especies (Aguirre-Calderón 2015 y Gadow, Sánchez y Aguirre 2016). Siendo el uso de rasgos funcionales y gremios ecológicos posibles herramientas viables. Los planes de manejo tendrán que considerar el paisaje con el propósito de mantener una diversidad de funciones de los ecosistemas; preservando la diversidad biológica, los hábitats, y posibilitar un apropiado funcionamiento de los ciclos de carbono e hidrológico (Aguirre-Calderón 2015).

La evolución del manejo forestal en Costa Rica es necesaria para eliminar las barreras que han desalentado esta actividad en el pasado con bases técnicas y científicas. Entre las principales barreras destacan la intensidad de corta, la verificación de umbrales de área basal, la cantidad de especies heliófitas, las vedas administrativas, restricciones de corta vía decreto e interpretaciones antojadizas de la normativa legal vigente, también se refiere a la falta de cultura en el manejo forestal que llega incluso a entidades estatales encargadas de regular esta actividad Camacho (2015).

### **3.3. Peso específico de la madera como rasgo funcional**

Las estrategias o las características que determinan la respuesta de las plantas a los factores ambientales se denominan rasgos funcionales, estos son los atributos morfológicos, fisiológicos y fenológicos capaces de afectar el desempeño ecológico, así como el ambiente en el cual se desarrolla cada individuo (Pérez-Harguideguy et al.2013). Liu et al. (2016) consideran que encontrar relaciones entre rasgos funcionales resulta esencial para comprender y predecir el desarrollo o dinámica de las comunidades. El uso de los rasgos funcionales ayudará a entender la dinámica de los bosques tropicales y dar un mejor uso a sus servicios. Una afectación en la diversidad funcional podría afectar corto tiempo la dinámica de los recursos del ecosistema y a largo tiempo la estabilidad del ecosistema (Aguirre et al. 2019).

La madera es el principal recurso utilizado de los bosques y para optimizar su aprovechamiento y evitar afectaciones en la diversidad funcional de los ecosistemas es necesario generar conocimientos sobre sus propiedades específicas (densidad, dureza, flexibilidad, higroscopicidad, etc.) acordes a cada especie, así como los rasgos funcionales que la componen. El peso específico de la madera se considera como una de las propiedades de la madera con mayor importancia por estar fuertemente correlacionada con el desempeño de la planta entera (Chave et al. 2009, Kraft et al. 2010, Niklas y Spatz 2010, Swenson y Enquist 2007,). Sin embargo, los avances para comprender las estrategias ecológicas de las plantas se han enfocado en los rasgos de las hojas y se presta poca atención a los rasgos de la madera (Chave et al. 2009).

Williamson y Wiemann (2010) lo definen como la densidad de madera relativa a la densidad del agua; por lo tanto, no tiene unidades. Además, mencionan las diferencias entre el peso específico básico, peso específico secado al aire y el peso específico secado al horno. Al final, es el peso específico básico el más vinculado a rasgos ecológicos por utilizar peso seco entre volumen húmedo. Se ha encontrado que tiene alta correlación con aspectos del rendimiento de la planta (tamaño de hojas, masa foliar por unidad de área, estequiometría foliar, intercambio de gases) y que es un rasgo clave para entender la variabilidad en las formas de las plantas, función y diversidad porque logra enlazar muchos rasgos funcionales (Swenson y Enquist 2007).

Se ha logrado determinar que el peso específico de la madera está estrechamente relacionado a las variaciones de diámetros. Las especies con maderas más densas tienen menores tasas de crecimiento; pues deben invertir más carbono en un volumen dado de tallo en comparación con especies de madera

más ligera (Aguirre et al. 2019, Chave et al. 2009, Kraft et al. 2010, King et al. 2006, King et al. 2005, Swenson y Enquist 2007).

Además de la razón anterior, Chave et al. (2009) considera que las diferencias en las tasas de crecimiento –debido al peso específico de la madera– se presentan por menor proporción de conductos en las maderas densas. De igual forma, se debe considerar que no siempre se cumple con este principio, puesto que hay muchos otros factores que podrían afectar el crecimiento en diámetro como iluminación de copa, capacidad fotosintética y la de soportar una copa extendida (King et al. 2006).

Algunos estudios demuestran que la mortalidad de los árboles está vinculada con bajo peso específico de la madera de las especies y que no necesariamente se relaciona con diámetros mayores o menores (Baker et al 2004, Chao et al. 2008, Kraft et al. 2010). El estudio de Chao et al. (2008) logró desarrollar modelos para predecir la mortalidad, los cuales se basaron en el peso específico de la madera, las tasas de crecimiento y el tamaño del árbol. Kraft et al (2010), también encontraron que, mediante la agrupación de especies por familia era posible encontrar una variación considerable en la relación entre la densidad de la madera y la mortalidad, con 10 de 27 familias demostrando una fuerte relación negativa. Además, mediante el peso específico es probable entender los factores en la descomposición de la madera para comprender si los bosques son sumideros netos o fuentes de carbono y con información básica de las propiedades de la madera obtener estimaciones fiables de las reservas de carbono en los principales biomas terrestres (Chave et al. 2009).

El peso específico de la madera tiene un papel fundamental en almacenamiento de carbono y es utilizado para estudios de las existencias y flujos de carbono forestal de forma que la masa de carbono contenida depende de la densidad y el volumen de madera, por lo tanto, maderas más densas requieren mayor carbono (Flores y Coomes 2010, Kraft 2010, Niklas y Spatz 2004, Phillips et al. 2019). Con la información del peso específico de las especies se podrá tener la estimación más exacta de la biomasa sobre el suelo; ya que las mediciones de la densidad de la madera a menudo están disponibles solo para un subconjunto de especies y los datos faltantes generalmente se estiman promediando las densidades de madera de otras especies dentro del mismo género o familia, utilizando los datos disponibles localmente (Flores y Coomes 2010). Se debe considerar que utilizar promedios por géneros y especies omite las variaciones que puedan existir entre especies.

Uno de los principales factores a considerar los cálculos de biomasa es la variación del peso específico de la madera entre especies. Lo cual supone un alto reto en zonas tropicales por su alta diversidad de flora. Según Phillips et al. (2019) la variación regula la cantidad de carbono que pueden almacenar

los bosques y lograron determinar que las diferencias locales en la composición pueden causar una variación en la biomasa forestal y la densidad de carbono del 20% entre tipos de bosques locales sutilmente diferentes, mientras que una variación florística adicional a gran escala conduce a una variación en la densidad de madera media del 10-30% en la Amazonia y los trópicos.

Otros estudios han utilizado el peso específico para entender la influencia en el comportamiento hidráulico y mecánico (módulo de ruptura, el módulo de elasticidad de Young, la máxima resistencia al corte, soporte mecánico, resistencia a la implosión o ruptura del conducto de xilema y la compresión) (León 2010; Niklas y Spatz 2010; Swenson y Zembrano, 2017). Es de resaltar la importancia ecológica funcional de la madera que se puede combinar con otros rasgos y tener múltiples aplicaciones.

### **3.4. Gremios ecológicos**

El manejo forestal podría mejorar la coexistencia de las especies y reducir la competencia entre individuos. Sin embargo, un manejo intenso y repetitivo podría afectar la composición y estructura del bosque. Así, entender la respuesta de las especies a los disturbios por dinámica forestal o sus patrones de regeneración puede contribuir a un mejor manejo forestal. Por lo tanto, comprender el comportamiento de las especies se considera de gran importancia para la ecología y la silvicultura. La diversidad de ecosistemas tropicales aumenta la dificultad en análisis ecológicos, Swaine y Withmore (1988) establecen que es posible simplificar estos análisis al definir grupos ecológicos de especies. Con la agrupación de las especies se puede entender las interrelaciones y las adaptaciones que tienen los organismos. Los grupos funcionales son catalogados por Córdoba-Tapia y Zambrano (2015) como uno de los métodos más utilizados para el estudio de la diversidad funcional por permitir agrupar especies basándose en la similitud de sus características biológicas y ecológicas.

La asignación de los gremios ecológicos ofrece una mejor respuesta del comportamiento de las especies a la disponibilidad de luz, considerada como una de las mayores limitantes en el crecimiento de los árboles. Por lo tanto, también ayuda a comprender su respuesta a cambios como la apertura de claros. Orians, Dirzo y Cushman (1990) mencionan que la apertura de claros y la regeneración depende de la abundancia relativa de los gremios ecológicos que afectan la distribución espacial y temporal de la luz. Con la agrupación de las especies se obtiene una mejor visión a nivel de paisaje y no a nivel de rodal, esto permite una mejor preservación de la diversidad y los hábitats.

A pesar de la importancia de los gremios ecológicos, no existe un consenso para definir los principales factores para realizar los agrupamientos. Entre los factores que comparten la mayoría de los autores,

concluyen que se debe tomar en cuenta el crecimiento en función de los requerimientos de luz y las condiciones micro ambientales (Guzmán 1997). Otros autores proponen que la agrupación debe tomar en cuenta procesos ecológicos y biológicos en los que se incluyen los requerimientos de las especies, factores abióticos, limitaciones de dispersión, la dinámica del hábitat, condiciones ambientales y la historia de vida (Finegan 1993, Raavel, Violle y Muñoz 2012).

Otra discrepancia que surge es la del número de grupos a utilizar. Swaine y Whitmore (1988) proponen dos grandes grupos de gremios ecológicos (pioneras-no pioneras), otros autores suelen proponer tres o más grupos (Budowski 1965; Finegan 1992); sin embargo, en el manual “Estándares de Sostenibilidad para Manejo Forestal Sostenible de Bosques Naturales” de Costa Rica, se aprecian tres gremios ecológicos (Heliófitas efímeras, Heliófitas durables y Esciófitas). Una solución sería utilizar agrupaciones según los rasgos funcionales de cada especie y así abarcar interacciones entre individuos y su relación con el medio ambiente en el que se desarrollan (de la Riva, 2016). Sin embargo, a pesar de la existencia de bases de datos sobre rasgos funcionales (Kattge et al. 2011), aún existe escasez de información sobre ciertos rasgos o zonas geográficas de interés.

Los gremios ecológicos permiten agrupar las especies según la forma en que explotan los recursos y sus estrategias de supervivencias. Así, se convierte en una útil herramienta para comparar especies distintas, incluyendo especies poco abundantes, pero que presentan características similares con otras especies. Comúnmente, suelen ser utilizados en comparación con el crecimiento y el peso específico de la madera. Las especies de crecimiento más lento presentan peso específico más alto (esciófitas); mientras las especies de crecimiento rápido tienen menor peso específico (pioneras) (Chave et al. 2009, Slik et al. 2008).

La presencia de especies heliófitas efímeras ha sido fuertemente relacionada a claros o sitios muy disturbados con alta luminosidad, estas especies son de rápido crecimiento e intolerantes a la sombra; mientras las heliófitas durables y esciófitas requieren condiciones de sombra para su germinación o establecimiento, según lo requiera la especie (Orians et al. 1990, Whitmore 1990). De ahí que una alta abundancia de heliófitas efímeras podría ayudar a determinar el grado de disturbio de un bosque. Agrupar las especies por gremios ecológicos y características biológicas reproductivas resulta ser uno de los principales requerimientos del manejo forestal sostenible en los trópicos (Jennings et al 2001). En la evaluación de planes de manejo entre 1997 y 1999 en la Península de Osa, Barrantes et al. (1999) evidenciaron que muchas de las deficiencias estaban centradas en la identificación de especies, de ahí que esto pueda también influir en la asignación de los gremios ecológicos.

### 3.5. Peso específico de la madera y gremios ecológicos como herramienta

El peso específico de la madera es una medida de la cantidad de materia estructural que una especie arbórea asigna para ofrecer soporte y fuerza a su estructura. Con el uso del peso específico de la madera, se facilita la determinación de los gremios ecológicos; pues junto con las tasas de crecimiento permite clasificar las especies según la forma en la que aprovechan los recursos. Además, Chao et al. (2008) relacionan la mortalidad con el peso específico de la madera, así que, de acuerdo con el ciclo de vida de las especies toma un papel de importancia en ese aspecto para determinar el gremio ecológico.

Una de las formas de utilizar el peso específico de la madera es considerando que las especies de rápido crecimiento y ciclos de vida corto producen fustes con menor madera y más espacio poroso, mientras las especies de crecimiento más lento y ciclos de vida más largos producen fustes con menos espacio poroso, esto resulta en mayor resistencia y longevidad (Williamson y Wieman, 2010).

Así, las especies con peso específico bajo clasificadas como suaves se podrían considerar dentro del grupo de las heliófitas efímeras, las semiduras entre heliófitas efímeras/heliófitas durables y las dura/fina como esciófitas. Sin embargo, esta clasificación depende de otros factores que también deben ser considerados como: requerimientos de luz, tasas de crecimiento, mecanismos de dispersión, entre otros. Entre las características de las especies demandantes de luz se encuentran; tallos de bajo peso específico de la madera, bajo costo de tallos y altas concentraciones de nutrientes en hojas asociadas con las proteínas involucradas en la fotosíntesis. Dichas características ofrecen a estas especies mayor oportunidad de aprovechar los recursos con la apertura de claros. Mientras las especies tolerantes a la sombra tienen tallos densos, son más resistentes a los daños y sus hojas son desagradables para la fauna con bajas concentraciones de nutrientes y más fibra y taninos. Estas características ofrecen mayores ventajas en cuanto a la supervivencia (Niinemets 2006).

Se puede utilizar listas de especies en inventario, el vínculo entre el bajo peso específico de la madera en especies demandantes de luz y la relación del peso específico de la madera con la diversidad de especies arbóreas para identificar lugares en etapa de sucesión temprana o los cuales han sido alterados por el humano (Slik et al. 2008). Como ejemplo, en Guyana algunas regiones asociadas con especies de bajo peso específico de la madera y con mayor abundancia de especies pioneras, han sido históricamente relacionadas con actividades humanas (Baker et al. 2004)

Asimismo, Zúñiga- Méndez (2016) clasifica el peso específico de la madera de las especies según la dureza de la madera en tres categorías: muy fina, dura y fina, semiduro y suave. Además, menciona

que ha existido una evolución en el mercado de la madera y esto ha logrado que se diversifique la oferta de maderas provenientes de bosque natural. Por lo tanto, muchas especies se dejaron de aprovechar y otras han encontrado un mercado que antes no tenían. También, se destaca que la última actualización del listado de especies forestales se realizó hace 17 años, por ello, el autor propone una actualización para el Área de Conservación Arenal-Huetar Norte (ACAHN) de Costa Rica. En otras zonas del país la información sobre especies forestales también es escasa. Si se enfoca en la Península de Osa (sitio con alta diversidad) existe literatura sobre el peso específico de la madera para algunas especies comerciales (Moya, Rodríguez y Olivares, 2014). Sin embargo, se centra en las especies maderables comerciales actualmente y no se consideran aquellas especies con potencial comercial.

Otra aplicación del peso específico y los gremios ecológicos es para determinar el desempeño de los organismos, el cual según Córdoba-Tapia y Zambrano (2015) se describe por tres rasgos: la biomasa vegetal, el potencial reproductivo y la supervivencia. Tanto la biomasa vegetal como la supervivencia están relacionados con el peso específico de la madera (Kraft et al. 2010, Chao et al. 2008, Chave et al. 2009, Baker et al. 2004); mientras el potencial reproductivo y la supervivencia son rasgos relacionados a los gremios ecológicos (Orians, Dirzo y Cushman 1990, Orians et al. 1990, Whitmore 1990).

## **4. Metodología**

### **4.1. Descripción del área de estudio**

El estudio se realizó en la Reserva Forestal Golfo Dulce (RFGD), en el sector de Agua Buena, Rincón, Península de Osa (Figura 1).

La reserva se creó mediante el Decreto Ejecutivo N° 8494-A, publicado el 28 de abril de 1978. Se encuentra entre las coordenadas geográficas: 8°23'37" a 8°49'45" latitud norte y 83°15'53" a 83°43'42" longitud oeste y ocupa una superficie de 577,97 km<sup>2</sup>. De acuerdo con mapas topográficos publicados por el Instituto Geográfico Nacional a escala 1:50 000, la reserva comprende las hojas topográficas Llorona, Sierpe, Rincón, Carate y Golfo Dulce (MINAE-SINAC 2008 citado por González 2011).

Debido a la extensión de la Reserva Forestal Golfo Dulce es posible encontrar varios tipos de suelos, sin embargo, la mayoría pertenece al orden de suelos Ultisoles e Inceptisoles caracterizados por alta acidez, poco drenaje y baja fertilidad; las lluvias constantes hacen que los suelos estén saturados la mayor parte del año (Maldonado 1997, Morales 2010).

Según Holdridge (1978), el sitio se encuentra dentro de la zona de vida bosque muy húmedo tropical. Este ecosistema se caracteriza por poseer bosques con una estructura de cuatro a cinco estratos perennifolios, bien diferenciados; un abundante sotobosque, dominado por diferentes especies de palmeras, con árboles emergentes que sobrepasan los 50 m de altura. Unas de las especies presentes en esta zona de vida son: ceiba (*Ceiba pentandra*), pilón (*Hyeronima alchornoides*), jabillo (*Hura crepitans*), chancho (*Vochysia guatemalensis*), entre otras (Quesada 2007).

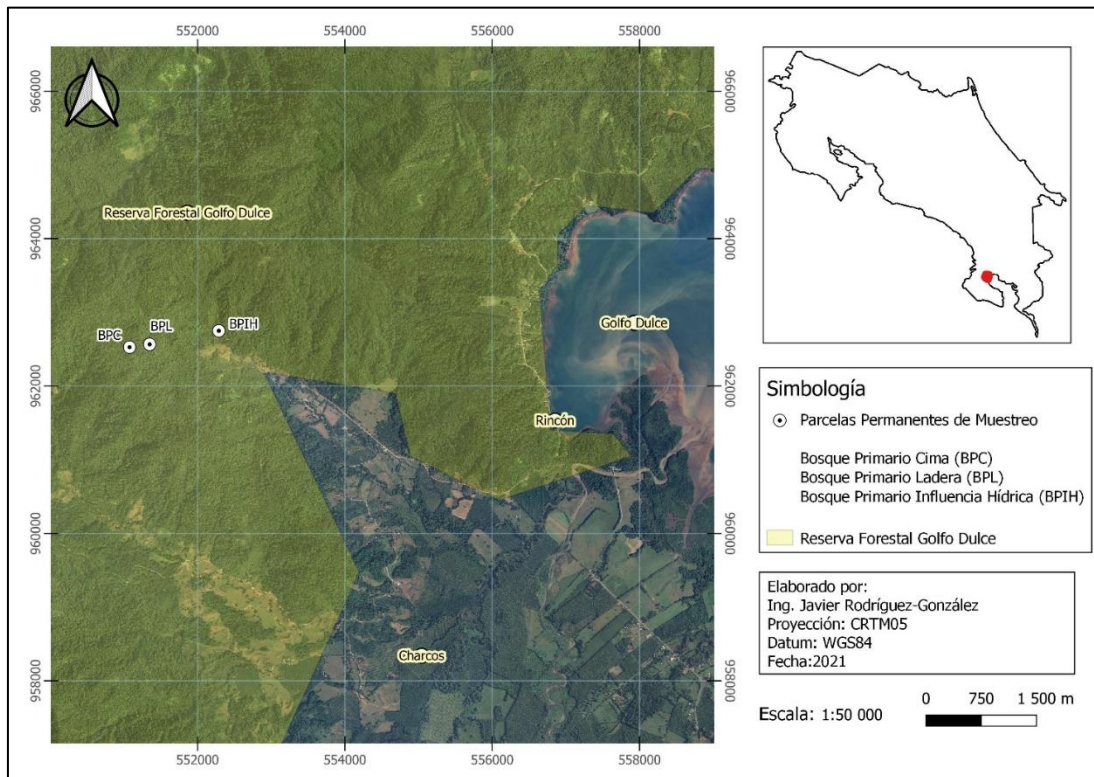


Figura 1. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo (PPM) en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Rincón, Península de Osa, 2020.

#### 4.2. Selección de formaciones vegetales

Las formaciones vegetales fueron seleccionadas según los criterios expuestos por Morera (2013), los cuales comprenden criterios de fisiografía, estado de madurez y accesibilidad. De esta manera, mediante una evaluación de la contribución espacial relativa de los diferentes tipos de microambientes en los sitios se determinaron las siguientes formaciones:

**Bosque primario de cima (BPC):** sitios con un bosque maduro y su fisiografía se asocia a los sitios más altos de la montaña, cordillera o punto de expresión máxima en cuanto a la altitud del terreno.



**Bosque primario de ladera (BPL):** sitios con un bosque maduro que presentan algún grado de pendiente y su extensión es a lo largo de la ladera de montaña.

**Bosque primario con influencia hídrica (BPIH):** bosques primarios que se extienden a lo largo de un río o quebrada e independientemente de su fisiografía. Si bien es cierto que la ley forestal en el capítulo IV sobre la protección forestal, en el artículo 33 comenta de una franja de diez metros en zonas rurales, a ambos lados de las riberas de los ríos, quebradas o arroyos para zonas planas y de hasta cincuenta metros horizontales en terrenos quebrados (MINAE, 1996), esta parcela se incluyó con el fin de obtener información de las especies y considerar todo el paisaje circundante, en ninguna circunstancia se pretende infringir este artículo.

#### **4.3. Parcelas permanentes de muestreo (PPM)**

Se trabajó en tres parcelas permanentes de muestreo establecidas en 2015 en tres diferentes formaciones vegetales de bosque primario. El área de las parcelas es 10, 000 m<sup>2</sup> (1 ha) de forma cuadrada o rectangular según la formación vegetal que se pretendiera abarcar. Cada parcela se dividió a su vez en 100 subparcelas de 10 m x 10 m (100 m<sup>2</sup>), con el fin de facilitar el registro y recopilación de los datos de cada individuo muestreado.

Dentro de cada parcela se remidieron con una cinta diamétrica una altura de 1.30 m todos aquellos individuos con diámetro  $\geq 10$  cm. Se repintó su número y marca del diámetro con pintura de aceite para asegurar su permanencia para próximas remediciones. Se reportaron los individuos muertos y la causa de su mortalidad.

Se incluyeron los nuevos ingresos caracterizados por ser individuos que en la medición anterior (2015) no alcanzaron el DAP mínimo (10 cm), pero en la remediación (2018) ya cumplían con este requisito. Se marcaron los individuos con placas de aluminio, la cual contiene el número de árbol y está dispuesta en la parte superior de la marca que se realiza con pintura de aceite a los 1.30 m. Se identificaron estas especies y se midió el diámetro a 1.30 m, con una cinta diamétrica. Asimismo, se midieron las alturas (comercial y total) de los individuos y para ello se utilizó un hipsómetro Vértex IV y Transponder de Haglof. A cada individuo se le asignaron coordenadas (X, Y) para su ubicación dentro de la parcela.

#### **4.4. Determinación del peso específico de la madera**

La asignación del peso específico de la madera a las especies estudiadas fue realizado a través de un método dividido en tres partes:

- 1) Revisión de literatura. Mediante una revisión exhaustiva de literatura de múltiples fuentes se recaba información del peso específico de la madera de las especies en estudio (4.4.1).
- 2) Asignación del peso específico de la madera mediante muestreo no destructivo (4.4.2), en este paso se seleccionaron especies con más de cinco individuos para los cuales no se encontró información de su peso específico de la madera en la literatura consultada del paso anterior.
- 3) Especies sin reporte del peso específico. Por último, se tienen las especies con menos de cinco individuos y sin información de su peso específico de la madera en la literatura consultada (4.4.4).

#### **4.4.1. Revisión de literatura sobre el peso específico**

Para identificar las especies con reporte de su peso específico se utilizaron cinco fuentes de información. En aquellos casos de especies reportadas en dos o más fuentes, se priorizó la información de las fuentes según su proximidad con el área de estudio.

La priorización se hizo según el siguiente orden: primeramente, las especies reportadas por Chacón-Madrigal, Wanek, Hietz, y S. Dullinger (2018) en la base de datos TRY de Kattge et al. (2011); segundo, las especies reportadas en el libro *Árboles maderables de la Península de Osa* (Moya et al. 2014); tercero, el libro *Maderas de Costa Rica* (Carpio y Ramírez 2003); cuarto, el libro *árboles del Trópico Húmedo* (Obando-Vargas y Flores-Vindas 2003) y, por último, la base de datos “Global Wood Density Database (GWD)” recopilada por Chave et al. (2009). Para los pesos específicos reportados por Chacón et al. 2018 y la base de datos “GWD” se utilizó un promedio por especie.

#### **4.4.2. Asignación mediante muestreo no destructivo**

La asignación del peso específico de la madera mediante el muestreo no destructivo consta de tres etapas: 1) La primera etapa consiste en el trabajo de oficina donde se seleccionan las especies e individuos por muestrear. 2) La segunda en el trabajo de campo que permite la obtención de las muestras de cada individuo seleccionado. 3) La tercera y última etapa se trata del trabajo de laboratorio, mediante la cual se determina el peso específico correspondiente de cada especie. A continuación, se detalla los componentes metodológicos de cada uno de estos puntos.

#### 4.4.2.1. Trabajo de oficina

Para el muestreo del peso específico de las especies, solo se tomó muestras de las especies que: en el apartado (4.4.1) no se encontró información (esto para evitar duplicidad de información) y al unificar la base de datos de todos los individuos reportados de las tres parcelas con formaciones vegetales distintas, tienen una abundancia igual o mayor a cinco individuos.

La cantidad mínima de cinco individuos muestreados por especie es lo propuesto por Cornelissen et al. (2013); quienes mencionan que el número de individuos depende de los objetivos de la investigación, la dificultad para tomar las muestras, el número de especies a considerar, entre otros.

Una vez conocidas las especies aptas para el muestreo, se procedió a seleccionar los individuos por especie. Siempre se considera que el peso específico de la madera varía durante la vida de la planta y entre individuos de una misma especie, la selección de individuos se hizo mediante el diámetro, esto por ser la variable que tiene mayor relación con la edad de los árboles (Chave 2006, Silva-Arredondo y Návar-Cháidez 2012). En casos de especies con baja abundancia, se trabaja con el número de individuos disponibles. La muestra a los cinco individuos por especie (M1-M2-M3-M4-M5) se hizo considerando sus diámetros (Figura 2).

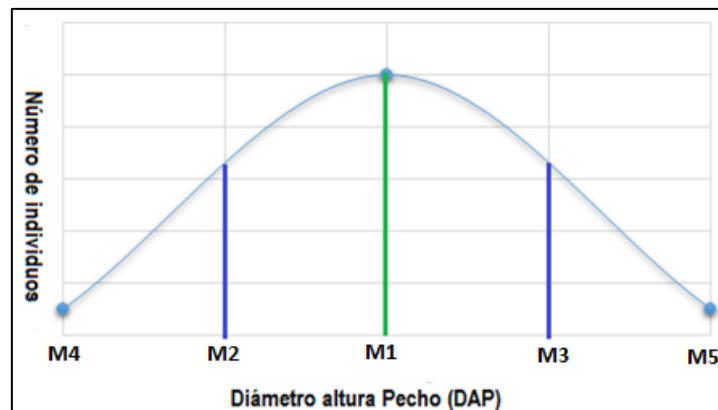


Figura 2. Diseño de muestreo para la selección de individuos (por especie) en la determinación de su peso específico.

Para tomar la primera muestra (M1) se tomó un promedio del diámetro por especies y se eligió el individuo con el diámetro más cercano al promedio total. La segunda muestra (M2) es el individuo más cercano al promedio resultante entre el diámetro mínimo y el diámetro promedio total. La tercera muestra (M3) es el individuo más cercano al promedio resultante entre el diámetro promedio total y el diámetro máximo. Las muestras (M4 y M5) serán el diámetro mínimo y máximo respectivamente. Las muestras se tomarán en individuos adultos, reproductivos y condición saludable.

Otro medio de selección de individuos es mediante su estado y forma de fuste, información que se obtiene mediante observaciones previas de campo. Además, existen otras características que dificultan el muestreo y solo son posibles de observar en campo. Para este muestreo se cambiaron individuos que: estaban huecos en el centro, tenían exceso de savia lechosa y pegajosa, lo cual imposibilitaba girar el barreno, o por la forma del fuste se podría incurrir en el error o era imposible tomar una muestra representativa desde la corteza hasta la médula (Figura 3). Se excluyeron las especies en que las condiciones mencionadas anteriormente eran constantes y su número de individuos era mínimo; por lo tanto, su peso específico no resultaba representativo.



Figura 3. Forma de fustes que imposibilitan tomar muestra de barreno desde la corteza hasta la médula, imagen con fines ilustrativos.

#### 4.4.2.2. El trabajo de campo

El peso específico de la madera se determinó mediante un método de muestreo no destructivo. Como base, se utilizaron cuatro metodologías para llegar a un consenso y unificar la información de campo y laboratorio.

Se utilizó la metodología estandarizada de caracteres funcionales propuesta por Pérez-Harguideguy et al. (2013); el “Manual de campo para la medición de densidad de madera en árboles tropicales” de Chave (2002); el “Manual para tomar virutas de madera con el barreno de Pressler en el Inventario Nacional Forestal y de Suelos” de Gutiérrez-García y Ricker (2014) y el artículo “*Measuring wood specific gravity... Correctly*” de Williamson y Wiemann (2010). En algunas de las metodologías no se tenía información sobre algún punto en específico, pero se logró complementar con información que aportaban otras especies.

Para el muestreo se utilizaron barrenos Pressler con un diámetro de 4.3 mm con longitud variada (8-12 y 20 pulgadas) según el diámetro del árbol a muestrear. En cada individuo seleccionado se tomó

una muestra del centro del tronco principal excluyendo la corteza; el barreno entra perpendicularmente al tronco, en todo momento. La extracción de la muestra se realizó 20 cm por debajo/encima (Figura 4) del diámetro a la altura de pecho (DAP) para no alterar el sitio de medición.

Normalmente, se recomienda barrenar a 1,30 metros sobre el suelo (Gutiérrez y Ricker 2014), pero por ser parcelas permanentes no es recomendable hacerlo en este punto para o afectar futuras mediciones. Se debe mantener la dirección de entrada del barreno lo más recto posible. Algunos autores recomiendan lubricar el barreno antes de iniciar; sin embargo, para esta investigación no se realizó esta práctica, debido a que se pretende que las muestras puedan ser utilizadas para otro tipo de análisis. En lugar de lubricar, se recomienda limpiar bien el barreno después de ser utilizado, en especial cuando se usó en especies con savia lechosa o pegajosa.



Figura 4. Muestreo del peso específico de la madera 20 cm debajo del DAP (línea amarilla).

La muestra se tomó radialmente, constante y de manera transversal al tallo desde la corteza hasta la médula para incluir todos los tejidos del tallo. La razón de incluir todos los tejidos (de la corteza a la médula) es que la muestra puede sufrir cambios abruptos, moderados o leves (Williamson y Wiemann, 2010). Si el árbol crece en una pendiente, la muestra se tomó de forma paralela de esta, para evitar la madera de reacción producida por el árbol (Gutiérrez y Ricker, 2014). En la extracción de la muestra se evitó hacerlo en zonas del fuste que presenten influencia de tensiones producto de gambas, nudos, malformaciones, entre otros.

Una vez colocado el barreno, se giró en dirección de las manecillas del reloj. En maderas muy duras, el inicio puede ser facilitado por un “iniciador (linga)” (Figura 5). Además, se recomienda un barreno con punta de rosca doble, pues tiene una mejor penetración en maderas duras.



Figura 5. Muestreo de peso específico de madera facilitado con un “iniciador o linga”.

El extractor puede servir como guía para tener una aproximación de cuánto se ha introducido el barreno en el árbol (Figura 6). Si el barreno gira muy fácilmente, significa que el árbol está hueco y se debe dejar de barrenar y extraer el barreno pues corre el riesgo de atorarse.



Figura 6. Uso del extractor para determinar cuánto se ha introducido el barreno en el árbol en el muestreo del peso específico.

Una vez introducido el barreno a la longitud deseada, se introduce el extractor de forma cóncava hasta el fondo. Se da una vuelta y media contra las manecillas del reloj y se retira el extractor. Luego de extraer la muestra, se almacena en una pajilla plástica con los extremos sellados para evitar la pérdida de agua. Se marca la pajilla según el código asignado a la especie y se almacena. Asimismo, se recomienda extraer en forma inmediata el barreno después de extraer la muestra para evitar que se atore.



### 4.4.3. Trabajo de Laboratorio

#### 4.4.3.1. Determinación del volumen por método del desplazamiento de agua

El método por desplazamiento permite mediciones sencillas y confiables de volúmenes de madera con forma irregular. Se utilizó una probeta de 100 ml capaz de almacenar la muestra. Se llenó de agua destilada y se colocó en una balanza de precisión de al menos 0.001 gramos. Una vez llena la probeta y colocada sobre la balanza, se tara la balanza (recoloca a cero) sin la muestra de madera. Luego, la muestra de madera se coloca en el agua, hasta estar sumergida por completo. No se debe llenar la probeta totalmente con agua, para sumergir la muestra. La muestra sumergida no debe tocar los extremos de la probeta ni el fondo y debe mantenerse sumergida con la ayuda de una pinza o aguja (Figura 7). El peso del agua desplazada es igual al volumen de la muestra (ya que el agua tiene una densidad de 1). La balanza electrónica debe ser tarada (eliminar peso del recipiente) después de cada medición. Este procedimiento es más exacto que el cálculo realizado con dimensiones (Williamson y Wieman, 2010) y es también utilizado por Chave (2002) y Cornelissen (2013)



Figura 7. Método de desplazamiento del agua para medir el volumen de muestras de madera. La lectura de la balanza digital es igual al volumen de la muestra (con la equivalencia de  $1\text{ g} = 1\text{ cm}^3$ ).

#### 4.4.3.2. Determinación de peso seco

Para obtener el peso seco y eliminar el agua atada de los tejidos, las muestras se secan al horno a 102°C por 72 horas hasta alcanzar el peso constante (Chave 2002, Cornelissen 2013, Williamson y Wieman 2010). Una vez secas las muestras se sacan del horno y se dejan enfriar para colocarlas en la balanza y determinar el peso seco.

#### 4.4.3.3. Determinación de peso específico

Para el presente estudio el peso específico se define como densidad de la madera en relación con la densidad del agua ( $\rho_{\text{agua}}$ ) que es 1,00 g/cm<sup>3</sup>; por lo tanto, el peso específico no tiene unidades. El peso específico depende de la proporción de celulosa, lignina, hemicelulosa, gas, agua (contenido de humedad), entre otros. Como el contenido de humedad es tan variable, se han estandarizado diferentes medidas para el peso específico de la madera. Una de las medidas utilizadas es el peso específico básico de la madera, que se encuentra más estrechamente relacionado a rasgos ecológicos; pues considera la biomasa seca en un volumen unitario de madera verde. Con la información del peso seco (masa) y volumen, se calcula el peso específico.

$$\rho = \frac{m}{\frac{V}{\rho_{\text{agua}}}}$$

Donde:

$\rho$  = peso específico de la madera

m= Masa de la madera (g)

V= Volumen de la madera (cm<sup>3</sup>)

$\rho_{\text{agua}}$  = peso específico del agua (1 g/cm<sup>3</sup>)

Una vez determinado el peso específico por individuo, se toman los datos reportados de cada una de las muestras de las especies y se asigna un promedio por especie.

#### 4.4.4. Especies sin reporte del peso específico y con menos de cinco individuos

Para las especies que no se encontró ningún reporte del peso específico, se utilizó un promedio por género o familia de “GWD”. En caso de no tener el dato para el género o familia, se usó el promedio de todos los datos reportados.



#### 4.5. Clasificación de la madera según su dureza

Las especies se clasificaron en tres categorías según su dureza: suave, semidura, dura/fina (Cuadro 1) Zúñiga (2016).

Cuadro 1. Clasificación de la madera según su peso específico

Peso específico	Clasificación
<0,20-0,40	Suaves
≥0,40-0,60	Semidura
≥0,60	Dura/fina

#### 4.6. Determinación de gremios ecológicos

Para realizar la clasificación de especies según sus “gremios ecológicos”, se utilizó la metodología desarrollada en el 2013 por el Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR) en colaboración con la Universidad de Costa Rica (UCR), Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR) y expertos en el tema. Esta metodología se fundamentó en una evaluación y un análisis de criterios de descripción y clasificación encontrados en la literatura. Solo se definieron los gremios ecológicos de las especies que no cuentan con esta información.

Se plantea el uso de tres gremios ecológicos según lo plantado en los “Estándares de Sostenibilidad para Manejo Forestal Sostenible de Bosques Naturales: Código de Prácticas” los cuales, según INISEFOR (2013) se definen como:

**Heliófitas efímeras:** son las que completan su ciclo de vida únicamente en los claros o ambientes de alta iluminación, se desarrollan en estos sitios desde semilla. Los más longevos puede que no sobrepasen los 50 años. Estas especies se integran a la población reciente con la germinación de las semillas en sitios de elevada intensidad lumínica, que pueden colonizar por medio de semillas de latencia prolongada o alta capacidad de dispersión. Caracterizadas también por una alta fecundidad, semillas pequeñas, altas tasas de crecimiento y alta mortalidad en la sombra.

**Heliófitas durables:** requieren luz para germinar, establecerse y reproducirse, pero son de larga vida (>50 años), mantienen su crecimiento a través de los estratos del bosque hasta que llegan a ocupar posiciones en la parte alta del dosel.

**Esciófitas:** son árboles de larga vida y completan su ciclo bajo sombra, se desarrollan en estos sitios desde semilla. Caracterizados por baja a moderada fecundidad, bajas tasas de crecimiento y generalmente presentan maderas duras.

Para obtener información de la ecología de las especies y las variables necesarias para discriminar entre los gremios ecológicos se utilizaron diferentes fuentes (libros, páginas web, consulta), así como información obtenida en las bases de datos (estructura vertical/horizontal) (Vozzo 2002, CATEC 2013, WFO 2019, MBG 2019, STRI 2019, Harmon 2003, NYBG 2019, Obando-Vargas y Flores-Vindas 2003, Ley y Chacón 2017).

#### 4.6.1. Selección de variables

Se seleccionaron aquellas variables que pudieran discriminar fácilmente entre los dos grandes gremios ecológicos (heliófitas y esciófitas). Se tomó un número limitado de variables para facilitar la calificación de los gremios.

Cada variable ofrece dos o tres opciones, cada opción con un valor único (Cuadro 2). La primera opción (con valor 1) es la característica típica de una especie heliófita efímera; mientras la última opción (con valor de 2 o 3, según el caso) será característica de una heliófita durable o esciófita. Para las variables con tres opciones la opción intermedia puede ser compartida entre heliófitas y esciófitas como grandes grupos.

Cuadro 2. Variables consideradas para la asignación de los gremios ecológicos en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Valores	Requerimiento de luz	Tasa de crecimiento diamétrico	Mecanismo de dispersión	Ciclo de vida
1	Requiere luz	Alta $\geq 1$ cm anual	Viento	Corto $< 50$ años
2	Tolera sombra	Moderado $0,5 \text{ cm} > \text{crecimiento} < 1 \text{ cm}$	Fauna	Medio $> 50$ años
3	Requiere sombra	Lento $\leq 0,5$ cm anuales	Otro	Largo $> 50$ años

#### 4.6.2. Otras consideraciones para las variables seleccionadas (Cuadro 2)

##### 4.6.2.1. Requerimiento de luz (R Luz)

El esciofitismo es una estrategia relacionada a la tolerancia de la sombra y el heliofitismo es la intolerancia. Esta variable es además discriminatoria entre heliófitas durables y esciófitas, se les denomina heliófitas durables a las que fueron calificadas con dos en cuanto a requerimiento de luz, y esciófitas las que fueron calificadas con tres en cuanto a requerimiento de luz.

#### 4.6.2.2. Tasa de crecimiento

Esta variable está relacionada con el peso específico de la madera. Así, el uso del peso específico también puede ayudar en la asignación del gremio ecológico.

- a. **Tasa de crecimiento alta:** generalmente relacionada con muy bajo peso específico de la madera.
- b. **Tasa de crecimiento moderada:** por lo general se vincula con un peso específico de madera variable.
- c. **Tasa de crecimiento lenta:** generalmente relacionada con maderas de alto peso específico de la madera.

#### 4.6.2.3. Mecanismo de dispersión

- a. **Viento:** para especies con frutos o semillas dispersadas por el viento. Se incluyen aquí frutos con dehiscencia explosiva.
- b. **Fauna:** para especies cuyos frutos o semillas pueden ser dispersados por la fauna.
- c. **Otros mecanismos:** para especies cuyos frutos o semillas son dispersados por mecanismos como la gravedad, ayudados por el agua (hidrocoria), o a través de otros mecanismos distintos al viento y la fauna.

#### 4.6.2.4. Ciclo de vida

Esta variable es además discriminatoria entre heliófitas efímeras y durables, se les denomina heliófitas efímeras a aquellas que se clasificaron como heliófitas y fueron calificadas con uno, en cuanto al ciclo de vida y heliófitas durables las que se clasificaron como heliófitas y fueron calificadas con dos (excepcionalmente 3) en cuanto a Ciclo de Vida.

#### 4.6.2.5. Aproximación al gremio ecológico

Dado que al escoger cada opción se asigna un valor a la variable, el gremio fue asignado de acuerdo con el rango en que se encuentre la sumatoria de las calificaciones de todas las variables.

Heliófitas efímeras/ Heliófitas durables:  $5 \leq \text{Sumatoria de Valores} \leq 9$

Heliófitas durables y Esciófitas:  $10 \leq \text{Sumatoria de Valores} \leq 15$

Para una mejor aproximación, la subdivisión de las heliófitas durables y esciófitas estará dada por: el ciclo de vida en comparación con las heliófitas efímeras, y el requerimiento de luz para las esciófitas.

Además, se puede utilizar la distribución horizontal por especie para facilitar la asignación de los gremios ecológicos.

### **Estructura horizontal como medio para determinar el gremio ecológico**

Louman et al. (2001) consideran que la estructura horizontal de las especies indica parte de su temperamento. Así, una especie con distribuciones consideradas erráticas, en cohortes o bimodales (dos o más picos), por lo general son especies exigentes de luz que necesitan claros, son consideradas heliófitas durables.

Por su parte, las heliófitas efímeras son especies poco abundantes con una distribución en forma de campana con los individuos agrupados en una a tres clases diamétricas. Las especies con una estructura horizontal en forma de “j invertida” indican que los individuos jóvenes están bajo la sombra de individuos de mayor tamaño y estos individuos se han adaptado a condiciones de menor iluminación, estas especies normalmente pertenecen al gremio de esciófitas.

#### **4.7. Análisis de datos**

A través de la información recopilada de las PPM se pretende mostrar el potencial de manejo existente en los bosques estudiados. Como herramienta de análisis de la información se utilizó el software para análisis estadístico InfoStat; además, las hojas de cálculos de Excel para almacenar datos y análisis de información. Para el análisis de la composición florística y gremios, se excluyeron las especies indeterminadas, o aquellos especímenes a nivel de género o familia que no aseguraban ser una especie distinta a las ya identificadas.

##### **4.7.1. Índice de valor de importancia**

Se calculó el índice de valor de importancia (IVI) sugerido por Zarco-Espinoza et al. (2010), para conocer las diez especies con mayor peso ecológico. Se calcula sumando la dominancia, frecuencia y abundancia en términos relativos (%).

$$IVI = \sum A\%_i + D\%_i + F\%_i$$

Donde:

**A%<sub>i</sub> (Abundancia relativa):** la abundancia absoluta se obtiene del total de individuos de una especie. La abundancia relativa (%) con respecto al total de individuos de todas las especies.

Abundancia absoluta:  $n_i$

Abundancia relativa:  $(n_i/N) * 100$

Donde:

$n_i$ : sumatoria del número de individuos de la especie  $i$

$N$ : número de individuos totales

**D%<sub>i</sub> (Dominancia relativa)**: la dominancia absoluta se calcula a través de la suma de las áreas basales por especies y es expresada en  $m^2$ . La dominancia relativa (%) se obtiene con respecto al área basal de todas las especies.

Para la dominancia absoluta se utiliza la siguiente fórmula

$$G: \pi/4*(DAP/100)^2$$

Donde:

$G$ : área basal

DAP: diámetro altura pecho

Dominancia relativa:

$$G_i / \sum G_t * 100$$

Donde:

$G_i$ : área basal de los individuos la especie  $i$

$G_t$ : área basal de todos los individuos ( $m^2$ )

DAP: diámetro a la altura del pecho (cm)

**F%<sub>i</sub> Frecuencia**: la frecuencia absoluta se calcula a través de las observaciones por especie. La frecuencia relativa (%) se obtiene con respecto a la frecuencia del total de especie en cada parcela permanente de 10x10 metros.

Frecuencia absoluta:  $f_i$

Frecuencia relativa:  $f_i/F_t*100$

Donde:

$f_i$ : número apariciones de la especie  $i$

$F_t$ : número de especies totales

#### **4.7.2. Estructura horizontal**

##### **4.7.2.1. Estimación de volumen**

Se realizó un análisis de los datos mediante la clasificación de los individuos por clases diamétricas de 10 cm. Se estimó el volumen total y comercial de la madera; así como el volumen comercial se estimó desde la base del tocón hasta la primera rama. Para el cálculo de volumen se utilizó la fórmula para bosques latifoliados propuesta por (Gutiérrez, Moreno y Villota 2013 y González y Cuadra 2004).

$$V_c = \pi/4 * (DAP/100)^2 * H_c * ff$$

Donde:

V<sub>c</sub>: volumen comercial (m<sup>3</sup>)

DAP: diámetro a la altura del pecho (m)

H<sub>c</sub>: altura comercial (m)

ff: factor de forma (0.7)

##### **4.7.2.2. Determinación del crecimiento dimétrico**

Se midió el crecimiento dimétrico anual mediante la siguiente ecuación, recomendada por Imaña y Encinas (2008):

$$C = (DAP_1 - DAP_0) / (T_1 - T_0)$$

Donde:

DAP<sub>1</sub>: es el diámetro en la última

DAP<sub>0</sub>: es el diámetro en la medición inicial

T<sub>1</sub>: tiempo inicial en años

T<sub>0</sub>: tiempo final en años

#### **4.7.3. Estructura vertical**

Se define como la distribución de los individuos en lo alto del perfil. Se evaluó el bosque según las clases altimétricas (alturas totales), según la metodología propuesta por Lamprecht (1990):

Piso superior: altura >2/3 de la altura superior del vuelo

Piso medio:  $<2/3$  y  $>1/3$  de la altura superior del vuelo

Piso inferior:  $<1/3$  de la altura superior del vuelo

#### 4.7.4. Evaluación del estado fitosociológico

A cada uno de los individuos censados se le realizó una evaluación para conocer el estado fitosociológico de cada bosque, en lo cual se valoró la forma del fuste, copa e iluminación (Cuadro 3). El estado de fuste ayudó a la selección de individuos a utilizar en el muestreo para determinar el peso específico de la madera. Mientras que la forma de copa e iluminación ayudó a la asignación de gremios ecológicos.

Cuadro 3. Clasificación de las variables silviculturales evaluadas según Synnott (1991) para conocer el estado fitosociológico en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Clase	Forma de Fuste	Forma de Copa	Iluminación
1	Árboles completamente rectos, con ausencia de defectos visibles en los primeros 4 m del fuste. Actualmente maderable.	Círculo perfecto: copas que presentan el mejor tamaño y forma, generalmente amplia, plana y simétrica.	Emergente (Iluminación total de la copa).
2	Árboles levemente torcidos o con presencia de algunos defectos o gambas. Potencialmente maderable.	Círculo irregular: copas que se acercan a lo ideal, pero con algún defecto leve de simetría o algún extremo de rama muerta.	Plena vertical (luz plena por arriba, pero no por los lados).
3	A los árboles deformados o con torceduras o defectos más severos, muy inclinados. Posee poco valor maderable.	Media copa, tolerante: asimétrica o rala.	Vertical parcial (poca luz por arriba y la mayor parte de forma lateral).
4	Árboles dañados o muy enfermos. Muy poco valor comercial o nulo.	Menor de media copa, pobre: presencia de muerte regresiva en forma extensa, fuertemente asimétrica.	Iluminación oblicua (Indirecta o difusa).
5	Aquellos árboles podridos, con un porcentaje bajo de sobrevivencia. Con ningún valor maderable.	Una o pocas ramas, muy pobre: degradada o suprimida, mucho daño.	Copa completamente cubierta (No recibe luz directa).

Fuente: Synnott (1991)

## 5. Resultados y discusión

### 5.1. Caracterización de la población

#### 5.1.1. Composición florística

En el estudio de las distintas formaciones vegetales (boque primario de cima, bosque primario de ladera, bosque primario con influencia hídrica) se logró determinar 266 especies distribuidas en 63 familias y 174 géneros. De los individuos encontrados 1586 son árboles (254 especies) grupo de interés para este estudio, 36 bejucos (8 especies) y 201 palmas (cuatro especies) para un total de 1823 individuos distribuidos en las tres parcelas.

En relación con la riqueza de especies por sitios, el bosque primario de cima (BPC) tiene mayor número de especies (154); seguido del bosque primario de ladera (BPL) (152) y el bosque primario con influencia hídrica (BPIH) (121) con menor riqueza. Al comparar la abundancia y las especies compartidas entre sitios (Figura 8), el BPL y BPC tienen la mayor similitud con 83 especies; el BPIH y BPC tienen la similitud más baja de especies; pues comparten 58 especies; BPL y BPIH comparten 63 especies; los tres sitios comparten 43 especies. Cabe destacar que algunas especies sólo están presentes en una de las formaciones vegetales.

Cabe resaltar que, aunque estas formaciones evaluadas y mencionadas en el párrafo anterior se encuentran relativamente cerca entre sí, aspectos ecológicos claves y condiciones propias de suelo y clima a nivel de sitio las hace desarrollar características propias en su ecosistema. La composición de las especies se puede ver afectada por distintos factores, Louman et al. (2001) menciona que los factores con mayor influencia son: clima, altitud, precipitación, viento, suelos y topografía.

La abundancia de individuos varía según las distintas formaciones vegetales consideradas en esta investigación, 638 individuos pertenecen a la parcela de bosque primario de cima (BPC), 591 a la parcela de bosque primario de ladera (BPL) y 594 a bosque primario con influencia hídrica (BPIH).

Para el periodo correspondiente a esta evaluación se reportaron 85 nuevos individuos que alcanzaron un DAP igual o mayor a 10 cm y una mortalidad de 104 individuos en el periodo comprendido entre 2015 y 2018. En cuanto a su identidad taxonómica, un 91,44 % de los individuos se determinó a nivel de género y especie; un 5,21 % a nivel de género pertenecientes a individuos de los géneros: *Pouteria*, *Inga*, *Protium*, *Lonchocarpus* y *Rinorea* respectivamente; un 1,75 % se identificó al rango de familia; un 1,59 % de las especies no se lograron determinar y quedaron a nivel de morfoespecie.



Las familias y sus correspondientes especies con más registros son: *Myristicaceae* en la que predominan las especies *Compsonera excelsa* y *Otoba novogranatensis*; seguidamente *Arecaceae* representada por cuatro especies de palma presentes en los sitios de estudio y en el que predomina la especie *Iriartea deltoidea*; *Moraceae* con predominio de las especies *Sorocea pubivena* y *Perebea hispidula*; *Fabaceae*, *Sapotaceae* que es una familia muy abundante en BPC y menos frecuente en BPIH; *Salicaceae* con predominio de la especie *Tetrathylacium macrophyllum*; *Clusiaceae* con predominio de *Symphonia globulifera*, *Rubiaceae*; *Euphorbiaceae* una familia muy abundante en BPC y BPIH y con solo un individuo en BPL, de esta familia predomina la especie *Cleidon castaneifolium*; otra familia abundante en la zona es *Burseraceae*.

Algunas de estas especies mencionadas también fueron reportadas por Morales-Salazar et al. (2013) en parcelas permanentes de bosque primario en el Corredor Biológico Osa, lo cual indica que son especies comunes en estos sitios, otro estudio realizado por Morera et al. 2019, reportan algunas de las especies pertenecientes a esta familia con un comportamiento dominante en la zona, clasificándolas como especies oligárquicas.

En cuanto a la conservación de las especies se encontraron dos especies de árboles vedadas (*Caryodaphnopsis burgeri* y *Copaifera camibar*) según Decreto Ejecutivo MINAE 25700 (MINAE 1996 y 1997).

De acuerdo con la abundancia el 50 % del total árboles en BPC está representado por el 13,7 % de las especies (36 spp), en BPL por el 15,55 % (41 spp) y en BPIH por el 15,10 % (40 spp), Lamprecht (1990) menciona que esta es una característica de los bosques tropicales a pesar de su alta diversidad de especies.

Existen once especies que son componentes constantes en los tres sitios y con una mayor frecuencia en comparación del resto de especies presentes; por lo tanto, se consideran especies con una distribución horizontal continua (Apéndice 1), estas son las que se caracterizan florísticamente en los bosques de la zona de estudio. Lamprecht (1990), menciona que el porcentaje de especies con distribución horizontal continua suelen representar entre un 5-15 % para los bosques tropicales, en el sitio estas especies representan el 4,7 %. Morales-Salazar et al. (2013) realizaron una comparación entre sitios y encontraron que aquellos más cercanos entre ellos, o dentro de una zona geográfica común, fueron más similares entre sí; sin embargo, a pesar de la cercanía de los bosques de este estudio, solo 36 % de sus especies son comunes en todos los sitios.

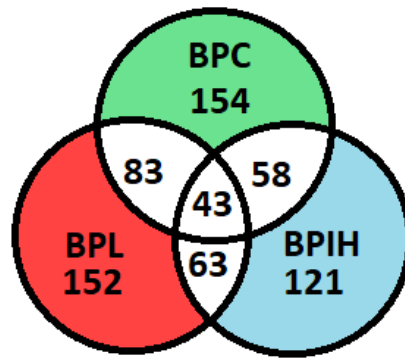


Figura 8. Comparación del número de especies de árboles encontradas en tres bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

### 5.1.2. Índice Valor de Importancia (IVI)

Mediante el IVI (Figura 9) se logró comparar el peso ecológico de las especies dentro de la comunidad vegetal. Para el sitio de estudio, las diez especies con mayor peso ecológico suman 29,46 %, *Iriartea deltoidea* es la especie con mayor peso ecológico representando un IVI absoluto de 20,56 y relativo de 6,86%. Además, pertenece a la familia *Arecaceae* una de las diez familias con mayor peso ecológico, principalmente debido a su abundancia. En el sitio, esta familia presenta cuatro especies: *Iriartea deltoidea* la única presente en las tres formaciones vegetales y representa el 97 % de abundancia de esta familia. Esta familia es abundante en bosques tropicales cumpliendo un papel ecológico importante dentro del bosque; suele encontrarse en la mayoría de los estratos y contribuyen con aspectos claves sobre la estructura y la composición del bosque (Barquero y Jiménez 2009). Esta palma se ubica principalmente en el subdosel con alturas entre 3 y 29 metros; es una especie muy abundante ( $65 \pm 22,34$  arb/ha) y frecuente en los sitios de estudio.

Según Cordero y Boshier (2003) la especie es buena indicadora ecológica, crece en bosques sin intervenciones fuertes y está presente con mayor frecuencia en las cercanías de ríos y cimas de montañas; además es una especie que no requiere altas concentraciones de luz, aunque su demanda aumenta al tener mayor tamaño. Condiciones similares en abundancia y frecuencia de la especie *I. deltoidea* han sido observados en zonas boscosas de la Amazonia noroccidental (González, 2012).

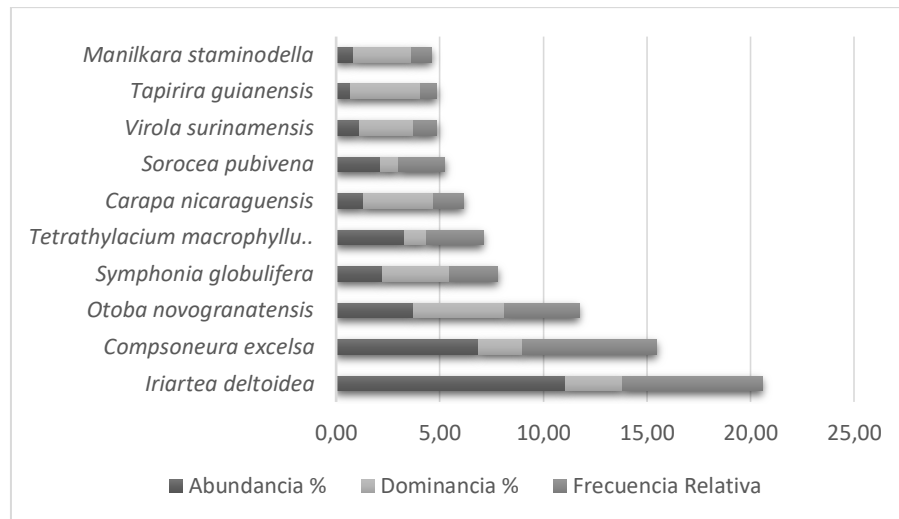
La segunda especie con mayor peso ecológico es *Compsonera excelsa* con 15,47 de IVI absoluto y 5,16% de IVI relativo, es una especie de la familia *Myristicaceae*. Esta familia a la que pertenece es muy abundante y dominante; además, comprende árboles ampliamente distribuidos en los trópicos y es una de las familias más diversas e importantes en ecosistemas amazónicos (Taylor y Devia 2000, Ureta 2010). La especie *C. excelsa* es de subdosel y alcanza hasta los 25 metros de altura, Morera-

Beita et al. (2019) mencionan que es una especie endémica compartida en los bosques muy húmedos de Costa Rica y Panamá; estos autores también la identifican como una especie oligárquica (muy frecuente y dominante en grandes escalas geográficas); de manera destacada en bosques de cima y ladera. Morales-Salazar (2010) la identifica como una de las principales especies asociadas a bosques primarios en los sectores de Piro, Matapalo, Los Mogos y Bahía Chal; además, el IVI de la especie tiende a aumentar con el estado sucesional del bosque, el porcentaje de IVI es mayor en bosques maduros y con condiciones más prístinas.

Tanto *Compsoeura excelsa* como *Iriartea deltoidea* presentan un alto peso ecológico, los valores de abundancia y frecuencia son los que más contribuyen a ese valor, se consideran estas especies con distribución continua. La distribución continua de estas especies favorece en su probabilidad de aparición dentro de la masa boscosa.

La tercer y cuarta especie con mayor peso ecológico son *Otoba novogranatensis* y *Symphonia globulifera* respectivamente y ambas con mayor constancia en los valores de abundancia, dominancia y frecuencia; por lo tanto, su peso ecológico no depende de solo uno de estos valores. La distribución geográfica de *O. novogranatensis* incluye bosques húmedos y muy húmedos de Costa Rica, Panamá y Colombia, en los cuales suele ser una especie abundante (Vozzo, 2002); esta es una especie frecuente en el sector de Piro en la Península de Osa y una de las principales especies en bosques con más de 30 años en el sector de los mogos en el corredor biológico Osa (López 2013, Morales-Salazar 2010). Por su parte, *Symphonia globulifera* se considera una especie oligárquica en bosques tropicales del sur Costa Rica (Morera-Beita et al. 2019); muy común en bosques primarios y secundarios maduros López (2013).

Especies como *Virola surinamensis*, *Tapirira guianensis*, *Manilkara staminodella* y *Carapa nicaraguensis* presentan alto peso ecológico debido a valores altos en dominancia; mientras *Tetrathylacium macrophyllum*, *Sorocea pubivena* principalmente por su frecuencia y abundancia. Algunas de estas especies también fueron encontradas por Morales-Salazar (2010) en el corredor biológico Osa.



Fuente: elaboración propia

Figura 9. Dominancia, Abundancia y Frecuencia para las diez especies con mayor peso ecológico en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

Entre las familias con mayor peso ecológico, se encuentran *Moraceae*, *Fabaceae*, *Myristicaceae*, *Sapotaceae*, *Clusiaceae* y *Arecaceae*. Salazar (2010) también encontró que los bosques primarios del corredor biológico Osa son dominados por estas familias, con especies principalmente esciófitas en las que su abundancia es mayor conforme aumenta el estado de sucesión.

Por su parte, López (2013) menciona que la familia *Moraceae* es sumamente exitosa, reflejado en la abundancia, diversidad y rango de distribución de sus especies, además menciona que la familia *Fabaceae* presenta la mayor diversidad en el mundo; en tanto que en términos de abundancia y diversidad son uno de los grupos con mayor importancia.

Si se considera como referencia la información tomada por Jiménez-Fonseca y Céspedes-Arias (2012) en la que realizan la composición florística de un bosque secundario en el sector de Rincón de Agua Buena, resulta posible comparar los índices de valor de importancia (IVI), gremios ecológicos y clasificación de la dureza para bosque primario y secundario en el sitio (Cuadro 4). Cabe resaltar que el IVI ofrece valores altos a especies con mayor abundancia, frecuencia o dominancia; por lo tanto, las diez especies con mayor IVI son una buena representación de las principales especies en cada sitio.

Cuadro 4. Comparación del Índice de Valor de Importancia (IVI) para bosque secundario de Jiménez-Fonseca y Céspedes-Arias (2012) y bosque primario de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

Bosque Secundario			Bosque Primario		
Especie	Gremio Ecológico	Clasificación dureza	Especie	Gremio Ecológico	Clasificación dureza
1 <i>Terminalia amazonia</i>	H. durable	Semiduro	<i>Iriartea deltoidea</i> (palma)	<b>Esciófita</b>	Suave
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	H. durable	Dura/fina	<i>Compsonera excelsa</i>	<b>Esciófita</b>	Semiduro
3 <i>Platymiscium curuense</i>	H. durable	Dura/fina	<i>Otoba novogranatensis</i>	H. durable	Semiduro
4 <i>Cecropia insignis</i>	<b>H. efímero</b>	Suave	<i>Symphonia globulifera</i>	H. durable	Semiduro
5 <i>Zanthoxylum ekmanii</i>	H. durable	Semiduro	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	H. durable	Duro/fino
6 <i>Terminalia oblonga</i>	H. durable	Semiduro	<i>Carapa nicaraguensis</i>	H. durable	Semiduro
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	H. durable	Dura/fina	<i>Sorocea pubivena</i>	H. durable	Duro/fino
8 <i>Ceiba pentandra</i>	H. durable	Suave	<i>Virola surinamensis</i>	H. durable	Semiduro
9 <i>Poulsenia armata</i>	H. durable	Suave	<i>Tapirira guianensis</i>	H. durable	Semiduro
10 <i>Tabebuia sp.</i>	H. durable	Dura/fina	<i>Manilkara staminodella</i>	H. durable	Duro/fino

Fuente: elaboración propia

A pesar de que en ambos tipos de bosque entre las diez especies con mayor IVI predominan las heliófitas durables, también se notan algunas diferencias. Una de las diferencias entre sitios es la presencia de la especie *Cecropia insignis* como una de las de mayor peso ecológico en el bosque secundario. *C. insignis* está considerada como heliófitas efímera y suele estar vinculada a lugares más disturbados o con presencia de claros, por su parte, en bosques primarios las heliófitas efímeras son poco abundantes y frecuentes (Goodale et al. 2012). En el IVI de este estudio en las diez principales especies de bosque primario ninguna especie se considera heliófita efímera.

Otra diferencia entre sitios es que dos de las especies con mayor peso ecológico en bosque primario se consideran esciófitas y en bosque secundario ninguna especie de este gremio entra en esta lista. Además, tanto *Iriartea deltoidea* (palma) como *Compsonera excelsa* (las de mayor IVI en bosque primario) se ubican principalmente en el sotobosque o el estrato inferior por debajo de los 20 metros de altura, donde hay menor acceso a la luz. La ubicación en el estrato vertical de las especies mencionadas podría ofrecer una explicación de su ausencia entre las especies de mayor IVI en bosques secundarios; pues son especies que se adaptan a condiciones de sombra bajo el dosel y la vuelve en buenas competidoras.

Al analizar las especies con mayor IVI respecto a su clasificación de la dureza, también se pueden encontrar diferencias; en bosque secundario 30 % de las especies se consideran suaves, mientras en bosque primario solo 10 % y corresponde a *Iriartea deltoidea* (palma).

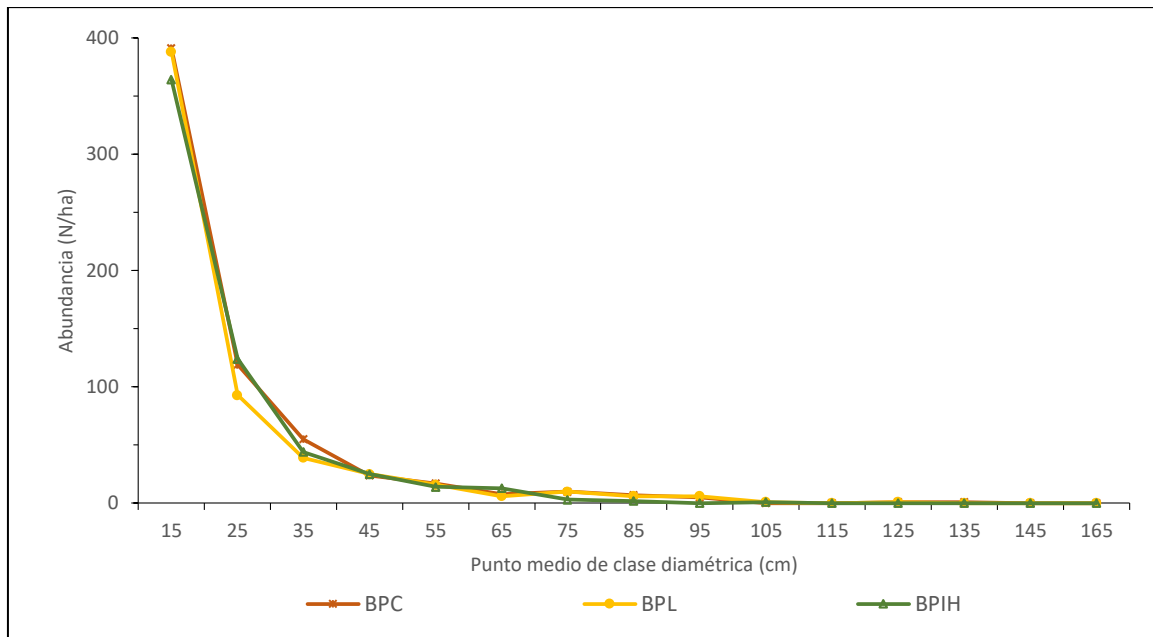
La presencia de árboles con madera suave y pertenecientes al gremio heliófitas efímeras entre las diez especies con mayor IVI en el bosque secundario y su ausencia en bosque primario; así como especies esciófitas como las de mayor IVI en bosque primario, podría ser un indicador del estado sucesional de los sitios con los cuales se podría diferenciar entre un bosque primario y un bosque secundario de manera conjunta con otras variables que se utilizan actualmente asociado a su estructura.

Estas comparaciones ayudan a ver diferencias entre distintos estados sucesionales en los que una mayor presencia de especies heliofitas efímeras o esciófitas podría facilitar la clasificación de un bosque primario o secundario, así como los niveles de intervención que tiene un sitio (Swaine y Withmore 1988). Cabe resaltar que los planes de manejo para bosque secundarios son distintos que para bosque primario y que un bosque primario altamente intervenido no podría ser sujeto a manejo. Utilizar estas comparaciones y/o herramientas con otro tipo de información podría ayudar en la clasificación de bosque y su manejo.

### **5.1.3. Estructura**

#### **5.1.3.1. Estructura horizontal**

La estructura horizontal mediante la distribución del número de árboles por clase diamétrica indica la presencia de un bosque disetáneo o irregular (Figura 10), ya que los individuos se distribuyen en diferentes clases diamétricas, lo cual se denomina en forma de “j” invertida. Tello Flores (2010) menciona que esta relación se explica por la ley de Malthus, donde la natalidad y la mortalidad son constantes y la población crece o decrece a una proporción exponencial. Esta tendencia no se mantiene al hacer este análisis por especie (Pérez, 2002); pues cada una presenta patrones de distribución según sus condiciones particulares.



Fuente: elaboración propia

Figura 10. Distribución diamétrica de la abundancia de los individuos con DAP  $\geq 10$  cm en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

En el (

Cuadro 5) se observa una mayor concentración de individuos en las clases diamétricas inferiores; lo cual permite tener una base de individuos de clases menores que, con el tiempo y por la dinámica natural y acción de la mortalidad natural del bosque o ya sea con la implementación de acciones de manejo y los individuos cosechados, estos sean rápidamente reemplazados por otros de las clases inferiores, fundamental para promover programas de manejo de bosques naturales basados en la regeneración natural.

Cuadro 5. Abundancia por clase diamétrica y gremios ecológicos de los árboles en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

Gremio ecológico	Clase diamétrica									
	10--20	20--30	30--40	40--50	50--60	60--70	70--80	80--90	90--+	
Esciófito	127,67±37,6	34,00±11,5	11,00±6	5,00±1	3,00±1,7	2,33±1,5	1,00±1	0,67±1,15	0,67±0,5	
H. Durable	146,33±16,4	62,33±15,0	27,00±8	16,67±0,5	11,33±1,1	5,00±1	6,67±3,2	2,67±2,0	3,67±2,3	
H. Efímero	7,00±1	3,33±0,5	2,33±3,2	1,33±1,1	0,33±0,5	0	0	1,33±2,3	1,00±1	
Indeterminado	22,67±1,1	12,00±6,2	3,33±2,0	4,00±1,7	1,00±1	1,67±1,1	0	0,33±0,5	0	
<b>Total</b>	<b>303,67</b>	<b>111,66</b>	<b>43,66</b>	<b>27,00</b>	<b>15,66</b>	<b>9,00</b>	<b>7,67</b>	<b>5,00</b>	<b>5,34</b>	

Fuente: elaboración propia

El 50 % de la dominancia para estos bosques primarios se agrupa en un número reducido de especies, aproximadamente entre el 8 % y el 12 % de las especies. En ese sentido, Lamprecht (1990) menciona que esta es una característica de los bosques tropicales, a pesar de su alta diversidad de especies.

De las once especies con una distribución horizontal continua (Apéndice 1), siete pertenecen al gremio de heliófitas durables y cuatro al de esciófitas; cinco se consideran comerciales en la actualidad. A pesar de ser las especies con mayor frecuencia y abundancia, una de las cinco especies no cumple con el diámetro mínimo de corta; dos apenas cumplen con un individuo lo que limitaría su comercialización y solo dos tienen más de un individuo sobre el diámetro mínimo de corta; con esto se justificaría que para algunas especies en el sitio se pueda disminuir el diámetro mínimo de corta, como lo menciona la ley forestal N°7575 (1996); pues no todas las especies tienen las condiciones de alcanzar esos diámetros debido a la alta competencia en el sitio o propiamente a las condiciones propias de crecimiento diamétrico de la especie.

Las heliófitas durables presentan una mayor abundancia en clases diamétricas menores, Acosta-Vargas (2012) explica esta abundancia haciendo referencia a que las especies de este gremio están suprimidas a la espera de la apertura de claros y, en caso de no presentarse en un periodo dado, mueren. Además, que están presentes en todas las clases diamétricas.

Una mayor abundancia de esciófitas por hectárea entre las clases diamétricas de 10-20 cm se debe a que en esta clase diamétrica alcanzan su madurez y, generalmente, no alcanzan diámetros mayores. Asimismo, se ofrece como ejemplo la especie *Compsonaura excelsa* una de las más abundantes en los bosques de Agua Buena (Acosta-Vargas 2012) y se mantiene con individuos que no superan los 31 cm de Diámetro.

Cabe identificar aquellas especies heliófitas durables comerciales que no presentan individuos en las clases diamétricas menores; pues su regeneración es menor debido a que la luz es más escasa y requieren de luz para germinar o desarrollarse. Las heliófitas durables requieren un tratamiento diferenciado, el cual permita su regeneración. De acuerdo con lo anterior, Loumam et al. (2001) caracterizan estas especies con una distribución diamétrica discontinua: existencia de árboles grandes, pero comúnmente ninguno o pocos árboles pequeños.

### **5.1.3.2. Estructura vertical**

La estructura vertical se caracteriza por las especies que la componen y las condiciones microambientales en cada estrato. Es una forma de comprender las demandas lumínicas de las especies



por la forma en la que se ordenan en cada piso. La capa superior es donde recibe la luz directa y hay mayor fijación de energía mediante fotosíntesis, aquí se posicionan las especies más demandantes de luz y hay una influencia directa en los estratos inferiores. Si se presenta el ingreso de una cantidad de luz considerable y hay cantidades suficientes de agua y nutrientes, se formará un sotobosque. Si no hay ingreso de luz el desarrollo del sotobosque no será el óptimo.

Por lo anterior descrito, la iluminación es uno de los factores mayormente utilizados para la asignación de los gremios ecológicos o para entender su comportamiento (Orians, Dirzo y Cushman 1990, Guzmán 1997). Para los sitios una de las variables tomadas y que considera las condiciones de iluminación de cada individuo es el estado fitosociológico, específicamente su posición de la copa con respecto al sol. Se puede observar de qué manera ingresa mayormente la iluminación en cada sitio (Cuadro 6); tan solo al mirar la abundancia de individuos por piso altimétrico y las condiciones de luz que abundan en cada uno.

En el piso superior el 88,89 % de los individuos tiene iluminación total de la copa o luz plena vertical (clases 1-2); mientras en el estrato medio el porcentaje de individuos con iluminación total disminuye y la mayor parte de la luz ingresa de forma lateral (clase 3) e indirecta o difusa (clase 4); en el piso inferior el 76,06 % recibe luz lateral, indirecta o difusa o no recibe luz directa; por lo tanto, la mayoría de los individuos tienen menor acceso a la luz.

Cuadro 6. Porcentaje de individuos por piso altimétrico según la categoría de iluminación en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

Piso	Categoría de iluminación				
	1	2	3	4	5
<b>Superior</b>	46,67	42,22	11,11	-	-
<b>Medio</b>	12,62	38,79	45,33	3,27	-
<b>Inferior</b>	5,32	18,61	57,46	18,40	0,20

Fuente: elaboración propia

En el (Cuadro 7) se efectuó un análisis de la distribución de los gremios ecológicos por estrato vertical; además, se prestó atención a algunas especies que suelen dominar los estratos que mejor satisfacen sus necesidades. Las especies más frecuentes en el piso superior son: *Hymenaea courbaril*, *Schizolobium parahyba* y *Virola surinamensis*, estas son de gran tamaño y comunes en el dosel (Cordero y Boshier, 2003, Harmon 2003, Ley 2013); en el piso medio *Symphonia globulifera*, *Otoba novogranatensis*, *Carapa nicaraguensis*; y para el piso inferior: *Componeura excelsa* que no alcanza

más de 25 metros de altura, *Tetrathylacium macrophyllum*, *Otoba novogranatensis* y *Sorocea pubivena*.

Cuadro 7. Porcentaje de la abundancia por gremios ecológicos y clases altimétricas del total de especies en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

<b>Gremios Ecológicos</b>	<b>&lt;20</b>	<b>≥20&lt;40</b>	<b>≥ 40</b>	<b>Total general</b>
Esciófita	26,86	7,82	0,38	35,06
Heliófita durable	33,17	18,03	2,08	53,28
Heliófita efímera	1,64	1,13	0,38	3,15
Indeterminado	5,04	3,34	0,13	8,51
<b>Total general</b>	<b>66,71</b>	<b>30,33</b>	<b>2,96</b>	<b>100,00</b>

Fuente: elaboración propia

Al analizar el bosque por medio de sus estratos, el primero recibe mayor luminosidad y se halla sobre los 40 metros de altura, aquí se ubica el 2,96 % de total de los individuos, estos se consideran árboles emergentes; pues tienen iluminación total de la copa; la zona intermedia, entre los 20 y 40 metros se ubica el piso medio, aquí se localiza el 30,33 % de los individuos; la parte que comprende las alturas inferiores a los 20 metros representa el 66,71 % de los individuos. El mayor número de árboles/especies se hallan en el piso inferior o medio y el menor en el piso superior, esto es lo esperado para bosques tropicales según Lamprecht (1990). Además, Orians et al. (1990) también mencionan que los árboles de gran tamaño que alcanzan el piso superior son menos frecuentes y son los encargados de crear los claros más grandes al caer y, por ende, con mayor ingreso de luz, lo cual podría afectar a especies tolerantes a la sombra que se encuentran en el piso inferior.

Las especies heliófitas durables son las más abundantes (53,28 %) y predominan en los tres estratos, lo cual resulta un indicador de que estas especies solo esperan la apertura de dosel para optimizar su desarrollo. Se encontró que donde representan mayor abundancia respecto a los otros gremios es en el piso superior, donde se encuentra el 2,96 % de especies heliófitas durables las cuales representan el 70,21 % del total de individuos presentes en este estrato; en el piso medio está el 30,33 % de heliófitas durables las cuales representan el 59,41 % de los individuos presentes en este estrato y en el piso inferior se encuentra el 66,71 % de heliófitas durables representando el 49,71 % de los individuos de este estrato. La dominancia de heliófitas durables en el piso superior concuerda con sus demandas lumínicas; pues también se encontró que este piso tiene los individuos con mejores condiciones de luz. Según Guardia-Vaca 2004 y Lamprecht 1990, es común que la mayoría de las

especies heliófitas durables sean dominantes del dosel superior, además que en su mayoría son árboles gruesos.

En el estrato intermedio las especies heliófitas durables son las más frecuentes y las especies dominantes varían según el sitio (BPC-BPL-BPIH); solamente *Otoba novogranatensis* (Heliófita Durable) y *Symphonia globulifera* (Heliófita Durable) se comparten en los tres sitios como especies dominantes. En BPC también son especies dominantes del estrato medio *Carapa nicaraguensis* (Heliófita durable), *Manilkara staminodella* (Heliófita durable), *Brosimum guianense* (Esciófito) y *Garcinia madruno* (Esciófito); en BPL *Carapa nicaraguensis* (Heliófita durable) y *Virola surinamensis* (Heliófita durable); en BPIH *Pseudolmedia glabrata* (Heliófita durable), *Goethalsia meiantha* (Heliófita durable) e *Hieronyma alchorneoides*. La mayoría de esas especies son comerciales; por lo tanto, su presencia en el estrato medio es un buen indicador, estos individuos llegarían a ocupar el estrato superior, por ello, en eventuales propuestas de tratamientos silviculturales que se realicen deberían ir en función de mejorar sus condiciones para favorecer su crecimiento.

La mayoría de las especies dominantes en el estrato medio son heliófitas durables, en este estrato todavía existen buenas condiciones de luz para la mayoría de los individuos; sin embargo, también es posible encontrar algunas esciófitas que son especies que se adaptan mejor a condiciones de sombra. Los individuos del piso medio se encuentran principalmente entre 20-50 cm de DAP; además este estrato presenta individuos en todas las clases diamétricas.

El 76,61 % de las especies esciófitas se ubican en el piso medio por debajo de los 20 metros de altura, aquí se posiciona *Componeura excelsa* (una de las más frecuentes y abundantes), *Perebea hispidula*, *Chimarrhis parviflora* y *Cleidion castaneifolium*. La presencia de las especies mencionadas anteriormente disminuye al aumentar el piso altimétrico, en el estrato inferior se ubican los individuos con menor acceso a la luz y las esciófitas son especies de sombra.

Esta información resulta importante al asignar gremios ecológicos; pues si las mediciones indican que las especies esciófitas se hallan principalmente en el piso inferior y las características de una especie determinada también concuerdan con este gremio ecológico, resulta más sencilla su asignación. Las únicas cuatro especies esciófitas que superan los 40 metros de altura son: *Couratari guianensis*, *Eschweilera collinsii*, *Guarea guidonia*, *Micropholis meliloniana*. Por debajo de los 20 metros la competencia por el acceso a luz es mayor en esta zona, la disponibilidad de luz disminuye puesto que los individuos en los estratos más altos captan la mayor cantidad de luz disponible; la mayoría de estas

especies son tolerantes a la sombra y sus copas no alcanzan el dosel superior, su competencia es con árboles jóvenes que sí alcanzan el dosel superior (Orians et al .1990).

Las especies heliófitas efímeras se ubican principalmente por debajo de los 40 metros, solamente dos especies llegan al piso superior. Lamprecht (1990) define a estas especies que requieren alta insolación y se encuentran en el piso superior como “pioneras longevas”; la especie *Schizolobium parahyba* es considerada una pionera longeva y alcanza los 48 metros de altura. Por otro lado, *Castilla tunu*, *Cecropia insignis*, son las más frecuentes del gremio; mientras que *Cecropia obtusifolia* y *Vachellia allenii* no superan los 20 metros de altura. La especie *Castilla tunu* es la única heliófita efímera por debajo de los 40 metros que se considera comercial hoy. La presencia de heliófitas efímeras comerciales, hace que sea mayor el potencial de manejo en estos bosques. De acuerdo con lo anterior, cabe resaltar que esta especie debería ser considerada una heliófita durable, ya que, por sus características presentadas en este estudio, están más asociadas a este gremio ecológico.

La presencia de especies demandantes de luz en el dosel, especies esciófitas en el estrato medio e inferior y heliófitas efímeras que no alcanzan clases diamétricas superiores son indicadores de bosque primario, se encuentra un mayor número y abundancia de especies esciófitas y palmas como la principal causa de las diferencias florísticas entre bosques primarios y secundarios (Acosta-Vargas 2012 y Morales-Salazar et al. 2013). Así, a mayor cantidad de especies con su respectivo gremio ecológico, se podría diferenciar más fácilmente entre bosques primarios o secundarios, esto ayudaría a dar otro sustento técnico a los profesionales forestales, los gremios ecológicos se convertirían en una herramienta de importancia.

Hay 18 especies de distribución vertical continua (*Apéndice 6*) o que se repiten en los tres pisos y representan el 7,09 % de las especies de árboles. Lamprecht (1990) indica que las especies con distribución vertical continua representan aproximadamente el 21 % de las especies. Para el presente estudio, estas representan un menor porcentaje, lo cual puede estar influenciado por la mayor presencia de especies. De este grupo, solo una especie pertenece al grupo de esciófitas (*Micropholis meliloniana*), las demás pertenecen a las heliófitas durables y las más abundantes son: *Otoba novogranatensis* (66), *Tetrathylacium macrophyllum* (58), *Symphonia globulifera* (39), *Carapa nicaraguensis* (23), *Virola surinamensis* (20); que las especies con distribución vertical continua sean principalmente heliófitas durables da una muestra de lo competitivo que puede ser este gremio respecto a los otros.

#### 5.1.4. Estado de gremios

En total se encontraron 254 especies de árboles distribuidas en las tres parcelas. A las especies encontradas se les asignó su respectivo gremio ecológico, según las listas oficiales existentes de SIREFOR, INISEFOR y FUNDECOR (Cuadro 8). Para la lista oficial de SIREFOR, se hallaron 140 especies con el gremio definido y 114 indeterminadas. En la lista de FUNDECOR se encontraron 104 especies determinadas. En la lista del INISEFOR se hallaron 55 especies determinadas, de las cuales 34 se redefinieron (por considerar cuatro gremios: heliófito efímero/ durable y esciófito parcial/total) para diferenciar entre esciófito parcial y total.

Con la asignación de los gremios ecológicos se logró evidenciar el vacío de información existente respecto al gremio ecológico de las especies y la necesidad de resolver esta situación, esta es una de las limitantes en cuanto a la posibilidad de gestionar permisos de manejo forestal de bosques; pues entre más desconocimiento se tenga sobre el gremio ecológico, menos oportunidades tendrá el bosque de proponer acciones de aprovechamiento. Con las tres listas existentes se lograron definir 171 especies en total, pero se cuenta con 83 especies que no tienen asignación de gremio.

Cuadro 8. Número de gremios definidos según la lista de especies existentes, 2021.

<b>Lista de gremios</b>	<b>Gremio definido</b>	<b>Indeterminadas</b>	<b>Redefinido</b>
SIREFOR (2010)	140	114	-
INISEFOR (2013)	21	-	34
FUNDECOR	104	-	-
Total de especies definidas	171	-	-

Con ayuda de la información colectada sobre la ecología de cada especie “indeterminadas” se definieron un total de 83 especies, según su respectivo gremio ecológico (Apéndice 2). Las especies definidas en esta investigación representan un 24,52 % del total de individuos (14,31 % pertenecen al gremio de esciófitas y 10,21 % a heliófitas durables); si se toma en consideración que actualmente las especies “indeterminadas” se asignan como heliófitas efímeras (como principio precautorio) la asignación de gremio ecológico de estas especies facilitaría la toma de decisiones en el manejo forestal.

Este estudio reveló la necesidad de validar las listas existentes (SIREFOR-INISEFOR-FUNDECOR). El uso de metodologías para la asignación de gremios ecológicos ayuda a dar una mejor agrupación de las especies. Para reflejar casos específicos que se dan en las listas existentes, se hace referencia a

3 especies (*Sorocea Pubivena*, *Hymenaea courbaril* y *Vachellia allenii*) que requieren cambiar su gremio asignado.

La especie *Sorocea pubivena* es una de la más abundantes en los tres sitios y está determinada en la lista de Sistema de Información de los Recursos Forestales de Costa Rica (SIREFOR) (2010) y Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR) como una especie heliófita durable. Junto con la información recolectada, el análisis de individuos y su estructura se considera que es una esciófita. La especie no sobrepasa los veinte metros de altura y su altura promedio es de doce metros. El DAP promedio es de 15,7 cm y el máximo de 49 cm, aspectos relevantes que unido a su comportamiento ecológico representa una especie característica del gremio de las esciófitas

La especie *Hymenaea courbaril* está determinada en la lista de INISEFOR (2013) como una heliófita efímera; con el conocimiento de su ecología, estructura e información adicional se considera que esta debería estar determinada como heliófita durable. La especie tiene un ciclo de vida largo y este es el principal diferenciador entre heliófitas efímeras y esciófitas/heliófitas durables. Además, es de las especies con mayor altura promedio (48,3 metros) y DAP promedio (99,4) en los sitios. Es una especie de lento crecimiento y su germinación se puede dar tanto en condiciones de luz como de sombra (Vozzo, 2002).

La especie *Vachellia allenii* está determinada como heliófita efímera en la lista de INISEFOR (2013). Janzen (1974), detalla que esta especie al igual que *V. melanoceras* (especies similar y estrechamente relacionadas), tienen dificultades ecológicas para colonizar áreas disturbadas; que su distribución se limita a bosques húmedos no disturbados, y tienen mejor crecimiento en áreas sin perturbaciones; ese comportamiento es diferente a otras especies del mismo género. Además, sus plántulas solo se encontraron con presencia de sombra completa y su madurez la alcanza bajo el dosel o roturas irregulares del dosel, pero casi nunca por completo insolado. Además, Janzen (1974) la clasifica como una especie tolerante a la sombra. Con el análisis de las características de las especies, se considera que es una especie esciófita.

#### **5.1.5. Estado del peso específico**

De las 254 especies (1586 árboles), en la bibliografía consultada existe reporte del peso específico de 111 (43,7 %). Por medio de la base de datos de Chacón-Madrigal et al. (2018) se asignó el peso específico a trece especies; trece especies fueron reportadas por Moya et al. (2014); ocho especies por

Carpio y Ramírez (2003); 31 especies por Obando-Vargas y Flores-Vindas (2003) y 46 con la Base de datos “Global Wood Density”, quedando 143 especies que se desconoce su peso específico.

De las 143 especies sin peso específico reportado, se seleccionaron 29 para determinar el peso específico de la madera mediante el muestreo en campo de sus individuos y el análisis del laboratorio (*Apéndice 5*); mientras las 114 especies restantes se les asignó un promedio del peso específico de acuerdo con lo propuesto en la metodología, la cual prioriza entre género y familia de las especies reportadas en la base de datos “*global wood density*”. Las especies seleccionadas para asignar el peso específico mediante un muestreo representan el 11,42 % del total de especies y el 28,50 % del total de individuos; mientras las asignadas con promedios del género y familia representan 44,88 % del total de las especies determinadas y el 27,43 % del total de individuos. De las especies que se mantienen sin reporte el 37,93 % tienen menos de tres individuos.

Aunque el número de especies que se les asignó el peso específico de la madera solo representa el 11,42 % del total, con su asignación se reduce de 55,93 % a 27,43 % el porcentaje total de individuos sin información. Lo anterior se debe a que todas las especies seleccionadas tienen más de cinco individuos y, en algunos casos, con una alta abundancia, tanto así que tres especies presentan distribución horizontal continua (*Compsooneura excelsa*, *Perebea hispidula*, *Sorocea pubivena*), estas especies son muy abundantes y frecuentes; por lo tanto, es de suma importancia tener un valor de referencia disponible para análisis futuros y sirvan de base para otros estudios.

Aunque se tiene un 43,30 % de especies reportadas en literatura, tal como menciona Williamson y Wiemann (2010) uno de los errores comunes en las publicaciones es que no se diferencia entre peso específico de la madera y densidad de la madera. Para estudios posteriores se podrá determinar el peso específico de la madera en las especies que no se hace diferencia entre uno u otro.

## **5.2. Estado de la población según criterios para el manejo forestal sostenible**

### **5.2.1. Valor de referencia mínimo**

Louman et al. (2001), consideran el área basal como la medida más importante de la organización horizontal desde el punto de vista silvicultural; pues se puede utilizar como índice de grado de desarrollo e indicador de competencia. En el (

Cuadro 9) se presenta el área basal por clase diamétrica; en promedio para el sitio en estudio es de 35,55 m<sup>2</sup>/ha. Orozco y Brumér (2002) mencionan que, a mayor área basal, mejor calidad de sitios y en Centroamérica puede llegar a variar entre 10 y 35 m<sup>2</sup>/ha.

Aunque el área basal entre 10-20 cm (4,83 m<sup>2</sup>/ha) y 20-30 cm (5,16 m<sup>2</sup>/ha) es más alta que en otras clases, se debe considerar que también se encuentra el mayor número de individuos; las alturas en estas clases son menores a los 20 metros de altura; por lo tanto, en esta zona la competencia es mayor. El área basal sobre los 60 cm DAP (13,69 m<sup>2</sup>/ha, 38,5%) se concentra en un menor número de individuos; además, estos alcanzan alturas superiores a los 30 metros por lo que tienen menor competencia.

En las clases diamétricas entre 80 y 90 cm se ubican individuos con mayores diámetros, pero con una baja abundancia en comparación con las clases diamétricas inferiores, aunque este fenómeno es parte de la forma natural en que se distribuye la competencia, por medio de los diferentes estratos y entre los diferentes tamaños de individuos. Según Pérez (2002), este tipo de acumulaciones de área basal en clases diamétricas mayores son un indicador de un bosque no intervenido. Por otro lado, Louman et al. (2002) también mencionan que en los bosques no intervenidos generalmente se muestra una acumulación de área basal en la última clase diamétrica. Según las formaciones vegetales, se observó que el bosque con influencia hídrica tiene valores similares de área basal al bosque primario de ladera hasta las clases diamétricas entre 60 y 70 cm. Este fenómeno debe ser corroborado para determinar si es una situación normal para los bosques riparios en la zona o si se debe a que este sitio ha sido anteriormente intervenido.

En Costa Rica para evitar la sobreexplotación de los bosques primarios, se estableció un valor de referencia y un diámetro mínimo de corta. El criterio 2.2 de los estándares de sostenibilidad para el manejo de bosque natural incluye el Valor de Referencia Mínimo (VRM) de área basal por tipo de bosque, que considera los individuos con un DAP  $\geq$  30 cm (comerciales (C) y no comerciales en la actualidad (NCA)); para la Península de Osa se utiliza el valor de 11 m<sup>2</sup>/ha; pues este es un valor general para el país (MINAE, 2008).

En el (



Cuadro 9) se aprecia que el promedio para las tres formaciones vegetales está sobre este valor de referencia mínimo con 25,54 m<sup>2</sup>/ha. Si se realiza el análisis para las tres formaciones vegetales, se determina que las tres están sobre el VRM; en BPC es de 30,03 m<sup>2</sup>; en BPL de 27,65 m<sup>2</sup> y el BPIH es de 18,97 m<sup>2</sup>; por lo tanto, cumplen con este requisito y podrían ser sujetos a aprovechamiento. Sin embargo, el valor de BPIH está muy por debajo del área basal encontrada en los otros sitios y se debe a que hay pocos individuos con DAP superior a los 70 cm. Pacheco-Pineda (2013) menciona una posible relación de altos valores en área basal con un mayor estado de conservación y mayor posibilidad de que sean sujetos a manejo.

Cuadro 9. Distribución por clase diamétrica del área basal por hectárea en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

Clase diamétrica (cm)	Área Basal (m <sup>2</sup> /ha)
10 - 20	4,8 ± 0,3
20 - 30	5,1 ± 0,7
30 - 40	3,9 ± 0,5
40 - 50	4,1 ± 0,1
50 - 60	3,6 ± 0,3
60 - 70	2,9 ± 1,3
70 - 80	3,3 ± 1,8
80 - 90	2,8 ± 1,6
90+	4,4 ± 3,1
<b>Total</b>	<b>35,5 ± 5,91</b>

Fuente: elaboración propia

El 61,47 % del área basal sobre la clase diamétrica de 30-40 pertenece a especies con valor comercial y el 38,53 % restante son no comerciales actualmente, esto evidencia el potencial comercial de los sitios. Las clases diamétricas superiores a 30 cm de DAP son de importancia; pues en esta se hallan los individuos que se aprovecharán y los individuos para segundas cosechas (remanentes comerciales). Si el área basal en las clases mayores de determinada especie es mucho mayor a la clase menor, significa que hay muchos árboles sobremaduros; esto genera mayor competencia y reduce la producción de madera (Louman et al. 2001).

### 5.2.2. Diámetro Mínimo de Corta (DMC)

Se debe considerar que el diámetro mínimo de corta (DMC) en el país está definido en 60 cm y las especies con una abundancia menor o igual a 0,33 árboles por hectárea con DAP mayor o igual a 30 cm se consideran como “poco abundantes” y no pueden ser aprovechadas (MINAE, 2008). El manual de Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales incluye algunas excepciones para el DMC, de las cuales solo *Calophyllum brasiliense* se encuentra en los sitios bajo estudio; para esta especie el DMC es de 50 cm.

De acuerdo con lo anterior indicado, las especies con al menos un individuo sobre el diámetro mínimo de corta y una abundancia mayor a 0,33 árboles por hectárea con un DAP  $\geq 30$  cm se encontraron en promedio 33,33 árboles por hectárea distribuidos en 17 especies y dos árboles clasificados como morfoespecies. De las 17 especies, once son comerciales y seis no comerciales actualmente.

La especie *Caryocar costaricense* presenta una abundancia superior a 0,33 arb/ha y tiene individuos sobre el DMC; sin embargo, no puede ser aprovechada por encontrarse en la lista de especies vedadas según Decreto Ejecutivo MINAE 25700 (MINAE 1996 y 1997).

Se tiene la presencia de seis especies (tres comerciales y tres no comerciales) que alcanzan el diámetro mínimo de corta, pero presentan menos de 0,33 árboles por hectárea con un DAP  $\geq 30$  cm. En esta categoría las especies comerciales son: *Vantanea barbourii*, *Guarea guidonia*, y *Bursera simaruba*; mientras las no comerciales actualmente son: *Prunus subcorymbosa*, *Sloanea sulcata*, *Tetrathylacium macrophyllum*. Es importante recalcar que estos valores podrían variar en virtud de la evaluación que se realice por medio del inventario forestal que se debe ejecutar en la unidad de manejo de bosque.

Hay especies comerciales que son muy abundantes entre las clases diamétricas 30-60 cm; sin embargo, sobre el Diámetro Mínimo de Corta ( $\geq 60$  cm) su abundancia disminuye, lo cual podría disminuir el volumen aprovechable para estas especies, tal es el caso de *Virola surinamensis*, *Symphonia globulifera*, *Carapa nicaraguensis* y *Otoba novogranatensis*. Esta singularidad es más evidente en *Otoba novogranatensis* que tiene 7,33 arb/ha con dap  $\geq 30$  y  $< 60$  cm, pero de acuerdo con la normativa requiere una presencia de 0,33 arb/ha con dap  $\geq 60$  cm necesarios para que sea susceptible al aprovechamiento; también en *Symphonia globulifera* que presenta 5 arb/ha con dap  $\geq 30$  cm y  $< 60$  cm.

Según Orozco y Brumer (2002) expresan que, si se tiene certeza de que la falta de individuos grandes no se debe a un aprovechamiento anterior, entonces se podría bajar el DMC. También se podría proponer tratamientos silviculturales que favorezcan el desarrollo de estas especies en casos en los que se quieran aprovechar y se presenten estas condiciones.

Si se consideran las especies que presentan al menos un individuo con más de 60 cm de DAP y si se incluyen aquellas con abundancias  $\leq 30$  cm DAP, se encontró que nueve especies son consideradas esciófitas, de las cuales cinco son comerciales y cuatro no comerciales actualmente (NCA); 27 son heliófitas durables, de las cuales 21 son consideradas comerciales y seis NCA; y las dos especies heliófitas efímeras son comerciales. La presencia de heliófitas durables puede ser un indicador del potencial productivo de los ecosistemas forestales; pues en este grupo se halla la mayoría de las especies comerciales y de rápido crecimiento (Sánchez et al. 2007). Según el potencial productivo, cabe destacar que se asignó el gremio ecológico a tres especies comerciales que estaban sobre el DMC: *Carapa nicaraguensis*, *Caryocar costaricense* y *Chaunochiton kappleri*; sin embargo *C. costaricense* es una especie vedada.

En caso de que se limite el diámetro mínimo de corta para todas las especies (60 cm) e intensidades de corta altas podrían causar afectaciones en un grupo reducido de especies en las que se enfocaría el manejo forestal por no hacerlo de forma diversificada. Hacer uso de diferentes especies, según sus características específicas dentro de los ecosistemas por manejar, traerían un mejor manejo de las masas boscosas. Vega (2002) menciona que, de seguir con la práctica de cortar el 50 % de los individuos con DAP>60 cm, pone en riesgo de reducir las poblaciones de especies raras. De acuerdo con Morera et al. (2019), existe una abundancia de individuos que se concentra en pocas especies consideradas oligárquicas por efecto de su abundancia y frecuencia. Lo anterior puede representar una base importante en la toma de decisiones para la autorización de especies con acciones de manejo forestal, en el cual el aprovechamiento puede concentrarse sobre este grupo más representado y dejar espacio para que aquellas especies poco abundantes y consideradas raras se mantengan en el ecosistema.

### **5.2.3. Valor de Referencia Máximo (VRMx)**

Según el Criterio 2.2 de los estándares de sostenibilidad para el manejo de bosque el Valor de Referencia Máximo (VRMx) la abundancia especies heliófitas efímeras no debe superar el 15 % del total de árboles arriba de 10 cm (MINAE, 2008). Las especies están registradas en la lista estandarizada de especies del Sistema de Información de los Recursos Forestales de Costa Rica (SIREFOR, 2010) según su gremio. En el (

Cuadro 10) se presentan los porcentajes de abundancia por cada gremio ecológico, de acuerdo con las listas existentes, así como su valor en conjunto.

Si se toma como referencia la lista oficial de Sistema de Información de Recursos Forestales de Costa Rica (SIREFOR,2010), el valor de heliófitas efímeras sería de 1,70 % por hectárea en promedio, con lo cual, de someterse a manejo, sería posible aprobarlo siguiendo las especificaciones sugeridas en el manual de estándares de sostenibilidad para el manejo de bosque. Sin embargo, el porcentaje de abundancia de especies sin gremio asignado o “indeterminadas” llega a presentar (en promedio) más del 50 % por hectárea. Si se considera lo estipulado en los estándares de sostenibilidad, estas especies se deben asumir como heliófitas efímeras, con esto se imposibilitaría el manejo forestal, ya que el valor en promedio de su abundancia sería de 56,11 %.

La lista de la Fundación para el desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR) presenta valores muy similares a la lista oficial (SIREFOR) por compartir la mayoría de las especies. La similitud de información disponible en ambas listas hace que el porcentaje de abundancia de

indeterminadas sea igualmente alto. Por su parte, la lista de INISEFOR (2013), sí considera especies distintas a las listas mencionadas anteriormente, pero clasifica un menor número cuando muestra que su porcentaje de indeterminadas sea mayor. Así, el valor de referencia máximo sería superado por las tres listas y no se podría hacer manejo forestal, lo cual resalta la importancia de que se defina con una mayor claridad el gremio ecológico a que pertenecen las especies; además de incluir una correcta y clara determinación taxonómica. Lo anterior resalta la importancia de invertir en generar aquella información que contribuya a clarificar estas limitaciones; para que el aprovechamiento de bosque no se vea limitado por falta de conocimiento.

Con la finalidad de tener una lista unificada y mejorar el panorama del estado actual por gremio ecológico, se unificaron las tres listas existentes (SIREFOR-FUNDECOR-INISEFOR). Los datos unificados muestran una mayor abundancia de heliófitas durables (42,75 %); seguido de esciófitas (21,06 %) y un aumento en las heliófitas efímeras, (3,15 %) que sigue estando muy por debajo del 15 % establecido. El porcentaje de indeterminadas bajó a 33,04 %, que, sumado al porcentaje de heliófitas efímeras, es 36,19 %. Por lo tanto, aún no se logra cumplir con el VRMx establecido

El alto porcentaje de heliofitas efímeras es debido a la ausencia de información de las especies y no por condiciones del sitio. Dejar la asignación de estas especies a criterio de los encargados del manejo resultaría subjetivo. Con una lista oficial que integre la mayor cantidad de especies posibles facilita la toma de decisiones tanto a los regentes forestales como a la Administración Forestal del Estado.

Cuadro 10. Porcentaje de la abundancia de individuos por gremios ecológicos en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

Gremio	SIREFOR (%)	INISEFOR (%)	FUNDECOR (%)	SIREFOR + INISEFOR + FUNDECOR (%)
Esciófita	13,8	6,7	14	21
Heliófita durable	30	13	25,5	42,7
Heliófita efímero	1,7	1,4	1,4	3,1
Indeterminado	54,4	78,7	59	33

Fuente: elaboración propia

Con el total de especies identificadas, según su gremio ecológico (Cuadro 11), la mayor abundancia 53,28 % (82±2,65 esp./ha) es de heliófitas durables. Según Guardia-Vaca (2004), a mayor madurez de los bosques secundarios, aumenta el número de heliófitas durables comerciales. Además, menciona que este gremio se concentra en las categorías diamétricas superiores. Por otro lado, Sánchez, Islebe y Valdez-Hernández (2007) también definieron que las heliófitas durables son las especies más

abundantes en bosques tropicales de México. El gremio de heliófitas durables es el más abundante debido a que son especies que se adaptan tanto a condiciones de luz como de sombra y solo esperan la apertura del dosel para desarrollarse (Orians et al. 1990 y Withmore 1990).

Las esciófitas representan un 35,06 % ( $49,67 \pm 15,37$  esp./ha) del total de individuos en promedio. El valor promedio se ve afectado por una baja abundancia de este gremio en BPIH en comparación con los resultados obtenidos para BPC y BPL. La disminución según la formación vegetal también se aprecia en el número de especies por sitios, BPC presenta 57 especies/ha; BPL 60 especies/ha y BPIH 32 especies/ha de ahí que la desviación estándar sea mayor. Morales-Salazar et al. (2013) y Pacheco-Pineda (2013) resaltan que una mayor presencia de especies esciófitas o tolerantes a la sombra en los bosques primarios marca una de las mayores diferencias respecto a los bosques secundarios.

La abundancia de heliófitas efímeras es de 3,15 % ( $6 \pm 1,00$  esp./ha), el porcentaje de individuos por hectárea y número de especies es menor que los otros gremios, esto se debe a que su abundancia disminuye conforme evoluciona y maduran los bosques (Acosta-Vargas, 2012). Las heliófitas efímeras son más comunes y abundantes en áreas abiertas, como potreros o estadios de sucesión temprana (dos a diez años) (Guardia-Vaca, 2004). Sin embargo, aquí solo se consideran aquellas especies heliófitas efímeras que se tiene claridad en la asignación del gremio y se excluyen las que no fue posible asignarle el respectivo gremio ecológico.

Con los valores unificados de las especies heliófitas efímeras, en conjunto con las especies sin asignación de gremio ecológico, se obtiene un 11,67 %. Este valor es inferior al valor de referencia máximo (VRMx) de 15%; por lo tanto, este estudio demuestra que una investigación que permita revisar la asignación de gremios ecológicos por medio de diferentes herramientas, las posibilidades de manejo para un bosque cambian sustancialmente.

EL VRMx por parcela también disminuye significativamente en los tres sitios después de asignar el respectivo gremio al total de especies. Con la suma del porcentaje de indeterminadas y heliófitas efímeras tanto BPC (9,34 %) como BPL (10,02 %) están por debajo del 15 % que solicita la legislación. Sin embargo, el BPIH está sobre el valor de referencia máximo (15,32 %), en forma principal a un alto valor de especies indeterminadas (11,39 %) para el sitio.

Cuadro 11. Porcentaje de individuos por gremio ecológico en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

Gremios	Abundancia (%)
Esciófitas	35
Heliófita durable	53,2
Heliófita efímero	3,1
Indeterminado	8,5

Fuente: elaboración propia

Es importante reconocer y entender que no todas las especies presentan la misma resiliencia a cambios y las especies que pueden sufrir de forma más severa efectos negativos o irreversibles, son las que alcanzan su madurez en decenios o siglos, por ser entidades de larga vida (Lindenmayer 2009) y una de las variables diferenciadoras para determinar el gremio ecológico es el ciclo de vida. Así, conocer el número de especies esciófitas en un sitio ayudará a disminuir los efectos negativos en futuras intervenciones de bosque favoreciendo la diversidad funcional de los ecosistemas.

#### 5.2.4. Volumen comercial según criterios de manejo

La ley forestal N° 7575 (1996) indica que el aprovechamiento no puede superar el 20 % de los individuos o área basal por especie cuando no se cuenta con registros confiables; si se tiene registros confiables, la intensidad de la cosecha por especie está determinado por el incremento; sin embargo, no puede exceder el 30 % de los individuos. En caso de especies que en el pasado eran consideradas no comerciales o no se aprovecharon por diferentes razones, pero se desean aprovechar, se puede hacer una justificación técnica y cortar el 60 % de los individuos mayores al DMC. Como principio precautorio se consideró que se podría aprovechar menos del 20 % del volumen sobre el DMC.

Después de seleccionar las especies comerciales que alcanzan el DMC (*Apéndice 7*) y excluir las especies poco abundantes (con 0,33arb/ha o menos a partir de 30 cm de DAP) y especies vedadas (*Apéndice 8*), se hallaron 24 especies candidatas a ser aprovechadas con un total de 133,6 m<sup>3</sup>. El volumen máximo aprovechable es de 26,72 m<sup>3</sup>/ha correspondientes 20 % del volumen total. Este valor es similar a los reportados por Vega (2002) para ecosistemas boscosos en el Área de Conservación Osa; al sector de Rincón de Agua Buena, le correspondería la categoría bosque denso basal que presenta un promedio de 24,10 m<sup>3</sup>. Lamprecht (1990) menciona que el volumen utilizable está entre 0 - 20 m<sup>3</sup>. Los volúmenes aprovechados para la zona norte del país se encuentran entre los 14,4 m<sup>3</sup> y los 18,69 m<sup>3</sup> (Abarca-Valverde et al. 2020, Monge et al. 2012, Quirós 1998)

De las especies candidatas para el aprovechamiento un 37,51 % se consideran dura/fina; 54,16 % semiduras y 8,33% suaves, esto es un posible indicador de que estos bosques no han sido intervenidos, ya que Vega (2002) menciona que un bosque que no ha tenido aprovechamientos nunca suele presentar altos porcentajes de maderas finas, mientras que en bosques intervenidos su porcentaje aprovechable es más bajo, llegando a ser hasta valores cercanos al 0 %. De este grupo de especies, el 79.16 % pertenecen al gremio Heliófito durable afirmando lo mencionado por Louman et al. (2001) que la mayoría de las especies comerciales “tradicionales” pertenecen a este gremio; 12,5% de las especies se consideran esciófitas y 4,16% heliófitas efímeras. La única especie considerada con potencial comercial perteneciente al gremio Heliófito efímera es *Schizolobium parahyba* y se clasifica como dura/fina con un peso específico promedio de 0,67.

La Oficina Nacional Forestal (ONF) (2019) reporta un precio promedio aserrado de \$208.3 para las maderas suaves; \$296.5 para semiduras y \$661 para maderas duras/finas, lo que representa valor de referencia para este estudio (Cuadro 12). A partir de los precios de madera aserrada (ONF, 2019), se estimaron los ingresos que se obtendrían por la venta de la madera aserrada considerando que sólo se aprovecha un 20% del volumen por especie.

Cuadro 12. Ingreso por hectárea (dólares/ha) según la clasificación por dureza de la madera

	<b>Precio \$/m<sup>3</sup></b>	<b>20% Volumen m<sup>3</sup></b>	<b>Total \$/ha</b>
Dura/fina	661,0	11,0	7 290,8
Semiduras	296,5	14,6	4 352,6
Suaves	208,3	0,51	1 06,2
<b>total</b>		<b>26,22</b>	<b>11 749,0</b>

Fuente: elaboración propia

Considerando los valores referencia en cuanto al precio y el potencial de volumen aprovechable por hectárea y basándose en la clasificación de la dureza de la madera realizada en este estudio se podría generar \$11749 por hectárea (sin considerar gastos de extracción, transporte, aserrío, etc.), lo cual vendría a beneficiar a muchos dueños de bosque.

### **5.3. Especies según su clasificación por dureza de la madera**

En el decreto N° 27693-MINAE-H (1999) y la actualización posterior realizada por Zúñiga-Méndez (2016) está centrada en el Área de Conservación Arenal-Huetar Norte (ACAHN), si bien algunas



especies se comparten con la Península de Osa, otras quedan sin clasificación; además, Zúñiga-Méndez (2016) no considera especies sin valor comercial en la actualidad.

En total se encontró un total de 102 especies con valor comercial actualmente, distribuidos en 82 géneros y 35 familias; y 152 especies sin valor comercial hoy, distribuidas en 101 géneros y 51 familias. Según la clasificación de dureza alrededor de un 42,16 % de las especies comerciales se caracterizan por ser especies semiduras; un 45,10 % se caracterizan por ser maderas duras y finas y un 12,74 % suaves; mientras de las no comerciales en la actualidad un 32,89 % se clasifican como semiduras, 61,18 % como finas/duras y un 5,93 % como suaves.

El interés por las especies comerciales ha ayudado a generar más información disponible sobre sus características, manejo, entre otros. Según el decreto N° 27693-MINAE-H y Oficina Nacional Forestal (2019), se considera que las especies con mayor valor en el mercado son las que se clasifican como finas/duras. Sin embargo, existen 97 especies que tienen la clasificación de finas/duras y no se consideran comerciales actualmente. Las especies no comerciales hoy podrían llegar a convertirse en nuevas especies comerciales según lo indique el mercado. De acuerdo con variedad de especies, se evita la aglomeración en unas pocas y se logra tener manejos más diversificados.

Se encontró que un 37,64 % de los individuos se clasifican en comerciales (60,33 especies/ha) y el 62,36 % no comerciales actualmente (96,67 especies/ha). En ese sentido, Orozco y Brumér (2002) como uno de los primeros pasos recomiendan agrupar las especies según su importancia comercial o aceptabilidad en el mercado, también mencionan que el mercado puede variar en forma constante, por consiguiente, especies que no se consideran comerciales hoy, podrían serlo en el futuro.

Al realizar una clasificación del número de especies según su tipo (comercial y no comercial en la actualidad) y su respectivo gremio ecológico (Cuadro 13), se encontró que las especies comerciales pertenecen principalmente a heliófitas durables y la mitad de las especies de este gremio no se consideran comerciales hoy, existe un mayor interés comercial en este grupo debido a que tienen mayores tasas de crecimiento, presentan mayores alturas comerciales, pesos específicos de madera más adaptables al uso final (el peso específico de la madera es considerado el atributo más importante de la calidad de la madera), entre otros.

Hay un alto número de especies esciófitas sin valor comercial, muchas suelen ser especies abundantes en el sotobosque; por lo tanto, se podrían buscar otros usos diferentes a la producción de madera de

aserrío; pues esta es la mayor limitante relacionada en muchos casos al diámetro máximo que pueden desarrollar estas especies.

Cuadro 13. Número de especies por su clasificación de dureza (comercial y no comercial actualmente (NCA) y gremio ecológico en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

Gremio	Especies	
	Comerciales	No comerciales actualmente
Esciófitas	16,3±4,7	52,6±22,1
Heliófitas durables	41,3±3,0	40,6±1,5
Heliófitas efímeras	2,6±0,5	3,3±0,5

Fuente: elaboración propia

De la importancia de la clasificación por dureza de la madera, se tiene que, a partir de esta, se asigna la base del impuesto del 3 % de acuerdo con el precio promedio por troza en el mercado y debe ser determinado por la administración forestal del estado (AFE) según la ley forestal N°757 (1996). Por medio de la clasificación por dureza de la madera, también resulta posible encontrar un precio promedio para las especies en el mercado popular, aunque este sea cambiante. Zúñiga-Méndez (2016) menciona que el mercado popular fluctúa según las demandas, y maderas de una categoría se podrían llegar a vender al precio de otra. Así, la clasificación por la dureza de la madera es uno de los puntos de partida principales en la asignación de valor de la madera en el mercado.

#### **5.4. Potencial del uso del bosque de acuerdo con la clasificación de gremios y peso específico de la madera**

Los bosques tropicales son ecosistemas reconocidos por la diversidad de especies que contienen. En los sitios de estudio dicha diversidad se refleja en las 266 especies encontradas. Phillips et al. (2019) mencionan que, debido a la diversidad de los bosques tropicales, su medición y monitoreo con precisión resultan mucho más complejos; y esta complejidad implica una necesidad de generar información de sus propiedades biofísicas.

Toda información que se genera de las especies tiene alta relevancia para el estudio de los bosques tropicales; con mucha más razón si las variables se utilizan en conjunto para describir características y dinámica de los ecosistemas. Según mencionan Phillips et al. (2019) un solo valor no podrá describir con precisión todos los datos necesarios para estudios específicos, así entre más información se genere, más fácil será comprender la complejidad de los bosques tropicales.

Con información del peso específico de la madera y los gremios ecológicos de las especies es posible conocer el grado de intervención de un bosque. Utilizando la información de forma complementaria con otros parámetros como: distribuciones diamétricas, estratos, cobertura de copa, entre otros, la determinación del grado de intervención mejora y se hace menos subjetiva. Para algunos parámetros específicos, se ha logrado determinar algún tipo de relación; como la existente entre el peso específico y los gremios ecológicos (Ávalos, 2019, Finegan 1993). La relación entre los dos rasgos se cumple en los sitios estudiados ya que el promedio de las esciófitas (0,66) presenta maderas más densas; heliófitas durables presenta un valor intermedio (0,59) y las heliófitas efímeras tiene un peso específico más bajo (0,55) (Cuadro 14).

Cuadro 14. Promedio de peso específico por gremio ecológico en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021.

<b>Gremio</b>	<b>Peso específico</b>
Esciófita	0,66 ± 0,01
Heliófita durable	0,59 ± 0,01
Heliófita efímera	0,55 ± 0,06

Lo mencionado anteriormente no es una regla que se cumple al 100%, por ese motivo, se pueden encontrar esciófitas con bajo peso específico y heliófitas efímeras con peso específico alto; como es el caso de las únicas especies heliófitas efímeras que alcanzan el piso superior y se catalogan como especies muy finas.

*Schizolobium parahyba* (heliófita efímera) tienen reportado un peso específico de la madera de 0,67 y una altura de  $45,80 \pm 2,16$ ; mientras que *Hymenaea courbaril* tiene un peso específico de la madera de 0,79 y en el piso superior alcanza una altura de  $52,07 \pm 7,77$ . Sin embargo, como se mencionó anteriormente, se recomienda verificar el gremio ecológico de *H. courbaril*, ya que su mala asignación genera un sesgo en el valor promedio de las especies heliofitas efímeras. La actualización en los pesos específicos de la madera y los gremios ecológicos asignados, abren la posibilidad a nuevos y futuros análisis con información local y más completa.

Para comprender mejor la recuperación de los bosques tropicales después de la perturbación, es fundamental evaluar directamente los cambios en los rasgos específicos que subyacen en las funciones clave del ecosistema y cuyo deterioro puede tener un impacto profundo en la provisión futura de servicios ecosistémicos críticos (Asner et al. 2017). Berenguer et al. 2018 encontraron diferencias significativas en el promedio de la densidad de madera en bosques del Amazonas, resultando que, los

bosques no disturbados presentaban promedios de densidades más altas, seguido de bosques primarios manejados y bosques secundarios. Se debe considerar que la densidad de madera cumple un papel fundamental en la fijación de carbono, por lo que la disminución de especies con mayores densidades traerá como resultado una menor fijación a futuro. A mayor número de especies heliofitas efímeras y bajo peso específico de la madera, mayor será el grado de intervención que presente un área boscosa (Berenguer 2018, Swaine y Withmore 1988, Slik et al. 2008). Los sitios muestreados presentan un porcentaje de 3% en especies heliofitas efímeras, evidenciando la poca intervención humana en estos sitios.

Gardener (2010) menciona que una comprensión adecuada de las perturbaciones y sus relaciones con la diversidad de los ecosistemas es fundamental para la conservación de la biodiversidad forestal y será necesario un manejo adaptativo razonado para asegurar la conservación de la biodiversidad y minimizar los impactos humanos a las estructuras, conjunto de especies y procesos ecológicos del bosque.

Otro aspecto importante para resaltar es que se logra evidenciar la diversidad existente en estos sitios y la importancia de alcanzar información sobre sus especies. Con la información de los gremios y peso específico de la madera resulta posible ampliar las especies forestales con uso comercial, esto disminuiría la presión sobre un grupo reducido de especies. Aunque cabe destacar que el peso específico de la madera no es el único indicador de la calidad o el buen uso que se le pueda dar a la madera. Sin embargo, es considerado uno de los rasgos más importantes porque ayuda a predecir el uso final por ofrecer información anticipada de la resistencia, rigidez, dureza, poder calorífico, maquinabilidad, rendimiento de pulpa y calidad de fabricación de papel (Jozsa y Middleton 1999).

Ampliar las especies forestales con uso comercial no implica que sólo se deban utilizar especies maderables. Conociendo las especies y sus características es posible darle nuevos usos como productos no maderables del bosque (Camacho, 2008). Se logra dar una mayor valoración de los recursos disponibles para beneficio de las comunidades mediante el manejo forestal sostenible jugando un rol importante en su conservación y protección ambiental al tiempo que mejora las condiciones de vida de las comunidades locales (Gardener 2010, Royo 2012, Schmink et al. 2008). En ese sentido, es una forma de utilizar los recursos del bosque para obtener múltiples bienes y servicios sin socavar el bosque (Fujimori, 2001, Graham y Jain, 1998).

## 6. Conclusiones

- La asignación de los gremios ecológicos permite tener una mejor comprensión de las especies en la Península de Osa, abriendo posibilidades de promover actividades de manejo de bosques. Algunas de las especies asignadas son heliófitas durables y estas (en su mayoría comerciales) suelen ser relacionadas al rápido crecimiento. Además, con los gremios ecológicos se puede hacer diferenciación entre bosques primarios y secundarios; ya que una mayor abundancia de especies esciófitas (tolerantes a sombra) se vincula a bosques maduros.
- Mediante la lista generada de especies con su respectivo gremio ecológico asignado a través de criterios ecológicos, se podrán evitar muchas de las irregularidades que se acarrean del pasado en los que no se respetaban los valores de referencia máximo. Los gremios ecológicos son un insumo necesario para un mejor manejo forestal, por su capacidad de demostrar perturbaciones en el ecosistema. Son una herramienta tanto para la administración forestal del estado (AFE) como para los regentes forestales para determinar la posibilidad de manejo de bosque. De ahí la importancia de reducir de 36,1% a 11,6% el umbral de referencia máximo.
- La aplicación de los gremios ecológicos y densidad de madera en la determinación del estado sucesional de los bosques, podrán ser utilizados como herramienta para diferenciar entre bosque primario y bosque secundario siempre y cuando se utilicen con otros indicadores. Esto también ayudará a diferenciar entre las metodologías de manejo para los diferentes tipos de bosque (primario-secundario) lo cual es un beneficio.
- En los trópicos, de manera usual, se desconoce el peso específico de la madera debido a la alta diversidad de especies y la limitante de metodologías que se adapten a sus condiciones. Los estudios se han centrado solo en algunas especies (por su valor comercial). Con la información suministrada aún existe un alto número de especies o individuos sin su peso específico. Para este estudio no fueron consideradas aquellas especies poco abundantes y las cuales presentan menos de 5 ind/ha, aún existe un 45,28 % de especies y 28,69 % de individuos en los que se debe utilizar un promedio del peso específico por su género o familia.
- Una vez que se tengan bases ecológicas sobre el conocimiento de las especies forestales, así como su dinámica de crecimiento e interacciones, se podrá planificar las cosechas de una manera más acertada de acuerdo con las posibilidades propias del bosque, lo cual se podría beneficiar al propietario y permitir observar el manejo forestal como dinamizadores de la economía local.

- Con un mayor número de especies con su respectivo peso específico se podrán efectuar mediciones más detalladas de los contenidos de carbono de cada bosque y así conocer su potencial en cuanto el carbono almacenado en estos ecosistemas. Con esta investigación se logró reducir de un 55,93% a 27,43% el porcentaje de individuos sin información.
- Existe evidencia de alta diversidad y diferencias en la composición entre sitios, si bien esto resulta en mayor complejidad al realizar manejo forestal en la zona, también abre la posibilidad de diversificar los productos obtenidos del bosque tanto así, que se lograron encontrar 97 especies la clasificación de finas/duras y no se consideran comerciales actualmente. La diversidad de los bosques estudiados permite que, en caso de aprovechar una especie, otra especie pueda cumplir con las mismas funciones ecológicas si causar daño en el equilibrio del ecosistema.

## **7. Recomendaciones**

- El manejo forestal debe considerar los rasgos funcionales como medida de conservación de la diversidad funcional del bosque. La recuperación del bosque debe ser monitoreada por rasgos funcionales específicos que cumplen funciones claves en el bosque, como el caso de la densidad de la madera, que cumple un papel fundamental en la fijación de carbono.
- Se debe validar los gremios ecológicos asignados en la lista oficial de Sistema de Información de Recursos Forestales de Costa Rica (SIREFOR) e Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR) de forma que se utilice una metodología como la propuesta en esta investigación para evitar subjetividad. Con la correcta asignación se podrá tener una mejor comprensión del comportamiento de las especies y de la dinámica de los bosques.
- Realizar estudios similares en otros estados de sucesión para establecer relaciones y comparaciones entre sitios, con lo que se podrá mejorar el uso y aplicación del peso específico de la madera en la conservación y manejo de los recursos forestales. Así se podrán encontrar diferencias o similitudes en las proporciones de los gremios ecológicos y peso específico de la madera.
- Establecer un mayor control en las causas de mortalidad de los individuos para que con un número suficiente de repeticiones se pueda verificar o denegar su relación con el peso específico de la madera en el sitio. Esto serviría como herramienta para determinar ciclos de vida de las especies y sus posibles turnos de corta para una mejor planificación.

- Generando y documentando la información de las especies forestales se pueda dar un manejo según las características de cada especie y sus funciones dentro del ecosistema. Así, por ejemplo, se podrá determinar el diámetro mínimo de corta por especie ya que con el valor mínimo actual (60 cm) se excluyen algunas especies comerciales que no alcanzan este diámetro.
- Con un mayor número de especies con su respectivo peso específico se podrán efectuar mediciones más detalladas de los contenidos de carbono de cada bosque y así conocer su potencial en cuanto el carbono almacenado en estos ecosistemas.

## 8. Referencias bibliográficas

- Abarca-Valverde, Pablo, Meza-Picado, Víctor, & Gamboa, Jhonny Méndez-. (2020). Evaluación de tratamientos silviculturales en la sostenibilidad de bosques tropicales en la Región Huetar Norte, Costa Rica. *Revista de Ciencias Ambientales*, 54(1), 140-166. <https://dx.doi.org/10.15359/rca.54-1.8>
- Acosta-Vargas, L.G. (2012). Análisis silvigénico de los bosques húmedos tropicales del Parque Nacional La Cangreja, pacífico central de Costa Rica. (Tesis de licenciatura, Instituto Tecnológico de Costa Rica). Recuperado de [https://repositoriotec.tec.ac.cr/bitstream/handle/2238/3250/silvig%C3%A9nico\\_bosques\\_humedos.pdf?sequence=1&isAllowed=y](https://repositoriotec.tec.ac.cr/bitstream/handle/2238/3250/silvig%C3%A9nico_bosques_humedos.pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- Acosta-Vargas, L.G. (2012). Análisis silvigénico de los bosques húmedos tropicales del Parque Nacional La Cangreja, pacífico central de Costa Rica. (Tesis de licenciatura, Instituto Tecnológico de Costa Rica). Recuperado de [https://repositoriotec.tec.ac.cr/bitstream/handle/2238/3250/silvig%C3%A9nico\\_bosques\\_humedos.pdf?sequence=1&isAllowed=y](https://repositoriotec.tec.ac.cr/bitstream/handle/2238/3250/silvig%C3%A9nico_bosques_humedos.pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- Aguilar, V., y Jiménez, F. (2009). Diversidad y distribución de palmas (Arecaceae) en tres fragmentos de bosque muy húmedo en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57(Suppl. 1), 83-92. Recuperado de [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S003477442009000500008&lng=en&tlng=es](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S003477442009000500008&lng=en&tlng=es).
- Aguirre Escalante C., Santillán Oliva E., Díaz Quintana E. 2019. Rasgos funcionales de los árboles de bosque de montaña favorecen la estrategia de conservación de las especies a los riesgos ambientales, Tingo María-Peru . *bol.redipe*, 8(7):99-112. doi <https://doi.org/10.36260/rbr.v8i7.781>

- Aguirre-Calderón, O. A. (2015). Manejo Forestal en el Siglo XXI. *Madera y bosques*, 21(spe), 17-28. Recuperado en 22 de mayo de 2021, de [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1405-04712015000400002&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-04712015000400002&lng=es&tlng=es)
- Aguirre-Calderón. (2015). Manejo forestal en el siglo XXI. *Maderas y Bosques*, 21:17-28. Recuperado de [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1405-04712015000400002](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-04712015000400002)
- Ávalos, G. (2019). Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rain forests. *Revista de Biología Tropical*, 67(2):53-77. <https://dx.doi.org/doi10.15517/rbt.v67i2supl.37206>
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., di Fiore, A., Martínez, R. V. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5):545-562. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x
- Barquero, A.I., Hernández, G. (2015). Bosques y Pago de Servicios Ambientales en Costa Rica. *Ambienco*, 253(2):12-16
- Barrantes, G., Jiménez, Q., Lobo, J., Maldonado, T., Quesada, M., y Quesada, R. (1999). Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el período 1997-1999 en la Península de Osa. Cumplimiento de normas técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural. Informe para Fundación Cecropia.
- Barrantes-Rodríguez, A. (2015). Los grandes retos del sector forestal. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 12(29), 01. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v12i29.2249>
- Bawa, K. S., y Seidler, R. (1998). Natural Forest Management and Conservation of Biodiversity in Tropical Forests. *Conservation Biology*, 12(1):46-55. doi:10.1046/j.1523-1739.1998.96480.x
- Berenguer, E., Gardner, T. A., Ferreira, J., Aragão, L. E. O. C., Mac Nally, R., Thomson, J. R., ... Barlow, J. (2018). Seeing the woods through the saplings: Using wood density to assess the recovery of human-modified Amazonian forests. *Journal of Ecology*. doi:10.1111/1365-2745.12991
- Budowski, G. (1965). Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15:40-42
- Camacho, M. (2015). Diagnóstico corto sobre las barreras que desalientan el manejo de bosques naturales en Costa Rica y propuestas de solución. Consultoría “Fomento del manejo sostenible de los bosques naturales (MFS) para la mejora y conservación de las reservas de carbono”. Fondo Nacional de



Financiamiento Forestal. Recuperado de <https://onfcr.org/media/uploads/documents/diagnostico-corto-mfs-bosques-en-cr.pdf>

- Camacho, R. L. (2008). Productos Forestales no Maderables: Importancia e Impacto de su Aprovechamiento. *Colombia Forestal*, 11 .
- Cantillo, E., Gracia, M. (2013). Diversidad y caracterización florística de la vegetación natural en tres sitios de los cerros orientales de Bogotá D. C. *Colombia forestal*, 16(2):228-256. doi:<https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2013.2.a08>.
- Carpio, M.I., Ramírez, A. (2003). *Maderas de Costa Rica: 150 especies forestales*. San José, Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- CATEC (Centro de Ecología Tropical Aplicada y Conservación). (2013). *Flora Virtual*. Estación Biológica El Verde (en línea, sitio web). Consultado enero 2019. Disponible en <http://floraelverde.catec.upr.edu/index.php>
- Chacón-Madrigal, E., Wanek, W., Hietz, P., & S. Dullinger. (2018). Traits indicating a conservative resource strategy are weakly related to narrow range size in a group of neotropical trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution, and Systematics*, <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.01.003>
- Chave, J. (2002). Medición de densidad de madera en árboles tropicales. *Manual de campo*. PAN-AMAZONIA. 7 p.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1):87-99. doi:10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., y Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4):351-366. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Chaverri, A. (1996). Bases ecológicas para el manejo forestal sostenible. *Uniciencia*, 13(1):73-79
- Chaves-Sánchez, P., Castillo-Ugalde, M., & Solano-Garro, G. (2012). Análisis del proceso de manejo forestal policíclico: estudio de caso Tecnoforest del Norte S.A., Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 4(10), pág. 42–53. Recuperado a partir de <https://revistas.tec.ac.cr/index.php/kuru/article/view/499>

- Cordero, J., y Boshier, D.H. (2003). *Árboles de Centroamérica: Un manual para extensionistas* Oxford, Reino Unido: Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza -CATIE.
- Córdova-Tapia, F., Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24(3):78-87. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.10
- de la Riva, E.G. 2016. Composición y diversidad funcional de plantas leñosas mediterráneas: desde la hoja a la comunidad. *Ecosistemas* 25(2): 101-105. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-2.13
- Decreto Ejecutivo N° 25700. (1996). Veda de 18 especies forestales. Diario Oficial La Gaceta. Costa Rica. 15 nov.
- Decreto Ejecutivo N° 34559. (2009). Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales: Principios, Criterios e Indicadores, Código de Prácticas y Manual de Procedimientos). Diario Oficial La Gaceta. Costa Rica. 30 mar.
- Decreto Ejecutivo N° 8494-A. (1978). Creación de la Reserva Forestal de Golfo Dulce. Diario Oficial La Gaceta. 28 de abr 1978.
- FAO. (2016a). El Estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra. Roma, Italia. Recuperado de <http://www.fao.org/3/a-i5850s.pdf>.
- FAO. (2016b). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. ¿Cómo están cambiando los bosques del mundo? Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. Recuperado de <http://www.fao.org/3/a-i4793s.pdf>
- FAO. (2018). El estado de los bosques del mundo - Las vías forestales hacia el desarrollo sostenible. Roma, Italia. Recuperado de <http://www.fao.org/3/I9535ES/i9535es.pdf>
- Finegan, B. (1992). The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 47:295–321.
- Finegan, B. (1993). Bases ecológicas para la silvicultura. Los Gremios de especies. CATIE.
- Flores, O., Coomes, D. A. 2010. Estimating the wood density of species for carbon stock assessments. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 214–220. doi:10.1111/j.2041-210x.2010.00068.x
- Fujimori, T. (2001). *Ecological and silvicultural strategies for sustainable forest management*. Amsterdam, London, New York, Tokyo: Elsevier.

- Gadow, Klaus., Sánchez, Sofía., y Aguirre, O. A. (2016). Manejo forestal con bases científicas. *Madera y Bosques*, 10:3-16. doi:10.21829/myb.2004.1021271.
- García-Fernández, C., Ruiz-Perez, M., y Wunder S. (2008). Is multiple-use forest management widely implementable in the tropics?. *Forest Ecology and Management*, 256:1468–1476. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.029>
- Gardner, T. (2010). *Monitoring forest biodiversity: Improving conservation through ecologically-responsible management*. London, UK: Earthscan.
- González Mantilla, 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 (CATIE)). Recuperado de <http://orton.catie.ac.cr/reprodoc/A8948E/A8948E.PDF>
- Gonzalez, P., Neilson, R. P., Lenihan, J. M., y Drapek, R. J. (2010). Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Global Ecology & Biogeography*, 19(6):755-768. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00558.x
- González, Y., Cuadra, M. (2004). Estandarización de unidades de medidas y cálculo de volúmenes de madera. (En línea). NI. Consultado 20 oct. 2016. Recuperado de [http://www.inafor.gob.ni:8080/documentos\\_tecnicos/pdf/Manuales%20T%C3%A9cnicos/ESTANDARIZACION%20DE%20UNIDADES%20DE%20MEDIDA%20Y%20CALCULOS%20DE%20VOLUMENES%20DE%20MADERA.pdf](http://www.inafor.gob.ni:8080/documentos_tecnicos/pdf/Manuales%20T%C3%A9cnicos/ESTANDARIZACION%20DE%20UNIDADES%20DE%20MEDIDA%20Y%20CALCULOS%20DE%20VOLUMENES%20DE%20MADERA.pdf)
- González-M, R., Parrado-Rosselli, A., & López-Camacho, R. (2012). Estructura poblacional de la palma *Iriartea deltoidea*, en un bosque de tierra firme de la Amazonia Colombiana. *Caldasia*, 34(1):187-204. Recuperado el 18 de Julio, 2018 de [http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S036652322012000100013&lng=en&tlng=es](http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S036652322012000100013&lng=en&tlng=es).
- Goodale, U.M., Ashton, M. S., Berlyn, G.P., Gregoire, T.G. (2012). Disturbance and tropical pioneer species: Patterns of association across life history stages. *Forest Ecology Management*, 277(2012), 54-66. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.04.020>
- Graham, R. T., Jain, T. B. (1998). Silviculture's role in managing boreal forests. *Conservation Ecology*, 2. Recuperado de: [https://www.fs.fed.us/rm/pubs\\_journals/1998/rmrs\\_1998\\_graham\\_r001.pdf](https://www.fs.fed.us/rm/pubs_journals/1998/rmrs_1998_graham_r001.pdf)

- Guardia-Vaca. (2004). Dinámica y efectos de un tratamiento silvicultural en el bosque secundario "Florencia", San Carlos, Costa Rica. (tesis de Maestría, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)). Recuperado de <http://www.sidalc.net/repdoc/A0276e/A0276e.pdf>
- Guariguata, M. R. (2009). El manejo forestal en el contexto de la adaptación al cambio climático. *Tropical Forest Management and Climate Change Adaptation*, (32): 98–113. ISSN: 0123-885X.
- Gutiérrez, E., Moreno, R.D., y Villota, N. (2013). Guía de cubicación de madera. (en línea). Consultado el 14 oct del 2019. Pereira, Colombia: Gráfica Budas. Recuperado de: [http://www.rivasdaniel.com/pdf/GUIA\\_DE\\_CUBICACION\\_MADERA.pdf](http://www.rivasdaniel.com/pdf/GUIA_DE_CUBICACION_MADERA.pdf)
- Gutiérrez-García, G., y Ricker, M. (2014). Manual para tomar virutas de madera con el barreno de Pressler en el Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Reporte Técnico. México D.F, México: Universidad Nacional Autónoma de México. Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/261876928\\_Manual\\_para\\_tomar\\_virutas\\_de\\_madera\\_con\\_el\\_barreno\\_de\\_Pressler\\_en\\_el\\_Inventario\\_Nacional\\_Forestal\\_y\\_de\\_Suelos](https://www.researchgate.net/publication/261876928_Manual_para_tomar_virutas_de_madera_con_el_barreno_de_Pressler_en_el_Inventario_Nacional_Forestal_y_de_Suelos)
- Guzmán, A. (1997). Consideraciones Teóricas y Metodologías Prácticas para la Asignación de Gremios Ecológicos para las Especies Forestales de Bosques Húmedos Tropicales. (en línea). Santa Cruz, Bolivia. Informe. Consultado 4 jul. 2017. Recuperado de [http://pdf.usaid.gov/pdf\\_docs/pnacd116.pdf](http://pdf.usaid.gov/pdf_docs/pnacd116.pdf)
- Harmon, P. (2003). Árboles del Parque Nacional Manuel Antonio. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad INBio.
- Hernández, G., Barquero, A., Hernández, W., Méndez, A., y Sánchez, A. (2017). Gestión de los recursos forestales en Costa Rica. Informe estado de la nación en desarrollo humano sostenible. San José. Recuperado de [https://estadonacion.or.cr/files/biblioteca\\_virtual/023/Ambientales/Hernandez\\_G\\_et\\_al\\_2017.pdf](https://estadonacion.or.cr/files/biblioteca_virtual/023/Ambientales/Hernandez_G_et_al_2017.pdf)
- Holdridge, L. R. (1978). Ecología basada en las zonas de vida. San José, CR. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 216 p.
- Imaña, J., Encinas, O. (2008). Epidometría Forestal. Brasilia, Brazil: Universidad de Brasilia.
- INISEFOR. (2013). Propuesta Metodológica para la Clasificación de Especies por Gremio Ecológico. Maldonado, G; Montero, W; y Hernández, G. Aproximación al Gremio Ecológico de Especies Forestales Presentes en Parcelas Permanentes de Muestreo. Santa Lucía de Barva, Costa Rica.

- Janzen, D. H. (1974). Swollen-thorn acacias of Central America. *Smithsonian Contribution to Botany*, (13):1-131.
- Jennings, S.B., Brown, N.D., Boshier, D.H., Whitmore, T.C., y Lopes C.A. (2001). Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainable managed tropical rain forest. *Forest Ecology Management*, 154:1-10. Recuperado de [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00637-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00637-X)
- Jozsa, L., Middleton, G.R. (1999). *A Discussion of Wood Quality Attributes and Their Practical Implications*.
- Kattge, J., Díaz, S. Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., Atkin, O. (2011). TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9):2905-2935. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x
- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S y Noor, N. S. MD. (2006), The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94:670–680. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x
- King, D.A., Davies, S.J., Nur Supardi, M.N. y Tan, S. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology*, 19, 445 – 453.
- Kraft, N. J. B., Metz, M. R., Condit, R. S., y Chave, J. (2010). The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytologist*, 188(4), 1124–1136. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03444.x
- Lamprecht, H. (1990). *Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas - posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido*. Eschborn, Alemania. León,
- León, W. (2010). Anatomía y densidad o peso específico de la madera. *Revista Forestal Venezolana*, 54(1):67-76.
- Ley Forestal N° 7575. Art. 1. Diario Oficial La Gaceta. Costa Rica. 13 feb. 1996
- Ley Forestal N° 7575. Art. 33. Diario Oficial La Gaceta. Costa Rica. 13 feb. 1996
- Ley, J. M., y Chacón, E. (2017). *Las plántulas de árboles de la península de Osa*. San José, Costa Rica: Litografía e Imprenta LIL.

- Lida, Y., Poorter, L., Sterck, F. J., Kassim, A. R., Kubo, T., Potts, M. D. and Kohyama, T. S. (2012). Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology*, 26:274–282. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01921.x
- Lindenmayer, D. B. (2009). Forest Wildlife Management and Conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162(1): 284–310. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04148.x
- Liu, X., Swenson, N. G., Lin, D., Mi, X., Umaña, M. N., Schmid, B. & Ma, K. (2016), Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest. *Ecology*, 97:2396–2405. doi:10.1002/ecy.1445
- Lizano-López, M. V. (2017). Estructura horizontal de seis especies de árboles maderables en bosques intervenidos de la Zona Norte de Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 15(36), 02–08. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v15i36.3429>
- López, J. M. (2013). Los árboles de la península de Osa sector Piro: Una guía para su identificación. Osa Conservation, Costa Rica. Recuperado el 24 de mayo, 2019 de [https://www.academia.edu/29533399/LOS\\_%C3%81RBOLES\\_DE\\_LA\\_PEN%C3%8DNSULA\\_DE\\_OSA\\_SECTOR\\_PIRO\\_Una\\_gu%C3%ADa\\_para\\_su\\_identificaci%C3%B3n?auto=download](https://www.academia.edu/29533399/LOS_%C3%81RBOLES_DE_LA_PEN%C3%8DNSULA_DE_OSA_SECTOR_PIRO_Una_gu%C3%ADa_para_su_identificaci%C3%B3n?auto=download)
- Louman, B., Quirós, D., Nilsson, M. (2001). Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Turrialba, CR, CATIE. (Serie técnica. Manual técnico/ CATIE; no. 46)
- Maldonado, Tirso (1997). Uso de la tierra y fragmentación de bosques. Algunas áreas críticas en el Area de Conservación Osa, Costa Rica. Fundación Neotrópica, Centro de Estudios Ambientales y Políticas. Manuscrito no publicado. San José, C.R.
- MBG (Missouri Botanical Garden, USA). (2019). Tropicos Database (en línea). Consultado enero 2019. Disponible en [www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)
- Menzies, N. (2008). Our Forest, Your Ecosystem, Their Timber: Communities, Conservation, and the State in Community-Based Forest Management. *Human Ecology* 36:449–451. <https://doi.org/10.1007/s10745-007-9157-y>
- MINAE (Ministerio del Ambiente y Energía, CR). (1997). Decreto Ejecutivo N° 25700 MINAE. La Gaceta. Diario Oficial (CR). ene. 16:9-10. 119(11). Veda de 18 especies forestales).

- MINAE (Ministerio del Ambiente y Energía, CR). 2008. Decreto Ejecutivo N° 34559-MINAE. La Gaceta. Diario Oficial (CR). jun. (N°115. Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales: Principios, Criterios e Indicadores, Código de Prácticas y Manual de Procedimientos).
- MINAE-H (Ministerio de Ambiente y Energía y Ministerio de Hacienda, CR). (1999). Decreto N° 27693 MINAE-H. La Gaceta: Diario Oficial. San José, CR
- Ministerio de Planificación Nacional y Política Económica (MIDEPLAN). (2017). Índice de desarrollo social 2017. San José. Recuperado de: [https://documentos.mideplan.go.cr/share/s/BXb\\_ILDRwqVI\\_zHV3NadQ](https://documentos.mideplan.go.cr/share/s/BXb_ILDRwqVI_zHV3NadQ)
- Montgomery, R. A., y Chazdon, R. L. (2001). Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology*, 82(10):2707–2718. doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2707:FSCAAL]2.0.CO;2
- Morales-Salazar, M. (2010). Composición florística, estructura, muestreo diagnóstico y estado de conservación de una cronosecuencia de bosques tropicales del corredor biológico Osa, Costa Rica. (Tesis de grado, Instituto Tecnológico de Costa Rica). Recuperado de <https://repositoriotec.tec.ac.cr/handle/2238/5741>
- Morales-Salazar, M., Vélchez-Alvarado, B., Chazdon, R., Ortega-Gutiérrez, M., Ortiz-Malavassi, E., 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
- Morales-Salazar, M., Vélchez-Alvarado, B., Chazdon, R., Ortega-Gutiérrez, M., Ortiz-Malavassi, E., Guevara-Bonilla, M. (2013). Estructura, composición y diversidad vegetal en bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 10(24):19-28
- Morera, A. (2013). Proyecto de investigación “Evaluación de la heterogeneidad de hábitats en dos sitios de bosque muy húmedo tropical en el Suroeste de Costa Rica”. Documento interno. Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada, Heredia, CR, UNA. s.p.
- Morera-Beita, A., Sánchez, D., Wanek, W., Hofhansl, F., Werner, H., Chacón-Madrigal, E., Montero-Muñoz, J.L., Silla, F. (2019). Beta diversity and oligarchic dominance in the tropical forests of Southern Costa Rica. *Biotropica*. 51:117– 128. doi.org/10.1111/btp.12638
- Moya, R., Rodríguez, A., y Olivares, C. (2014). Árboles maderables de la península de Osa: Madera y corteza. Cartago, Costa Rica: Editorial Instituto Tecnológico de Costa Rica.

- Niinemets Ü. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *J. Ecol.* 94(2):464-470 Crossref, Google Scholar.
- Niklas, K., y Spatz, H. (2010). Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density. *American Journal of Botany*, 97(10):1587-1594. doi: 10.3732/ajb.1000150
- NYBG (New York Botanical Garden). (2019). World Flora Online (en línea, sitio web). Consultado en enero 2019. Disponible en <http://sweetgum.nybg.org/science/world-flora/>
- Obando-Vargas, G., y Flores-Vindas, E. (2003). Árboles del trópico húmedo: importancia socioeconómica. Cartago, Costa Rica: Editorial Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Oficina Nacional Forestal(ONF). (2019). Precios de la madera para las especies comercializadas. Heredia, Costa Rica. Recuperado de <https://www.onfcr.org/media/uploads/documents/precios-de-la-madera-2019.pdf>
- ONF. (1999). Respuesta de la Oficina Nacional Forestal al informe de resultados de investigación (contratada por Fundación Cecropia y divulgadas semanas atrás). *Ambientico*, 76:13-14.
- ONU. (2015). Objetivo 15: Bosques, desertificación y diversidad biológica. Recuperado el 01 de abril de 2017 de <http://www.un.org/sustainabledevelopment/es/biodiversity/>
- Orians, G. H., Dirzo, R., y Cushman, H. J.(Eds). (1990). Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests. New York, USA: Springer.
- Orozco, L., Brumér, C. (eds). (2002). Inventarios forestales para bosques latifoliados en América Central. Turrialba, CR. CATIE.264 p. (Serie técnica. Manual Técnico: no.50)
- Pacheco-Pineda, E. A. (2013). Identificación y caracterización de tipos de bosque y determinación de impactos del aprovechamiento forestal en bosques próximos a segundas cosechas en Costa Rica. (Tesis de Maestría, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)). Recuperado de [http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/2321/Identificacion\\_y\\_caracterizacion\\_de\\_tipos\\_de\\_bosque.pdf;jsessionid=D5423A951A44F5145B6EE8C10EC1623B?sequence=1](http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/2321/Identificacion_y_caracterizacion_de_tipos_de_bosque.pdf;jsessionid=D5423A951A44F5145B6EE8C10EC1623B?sequence=1)
- Pandey, H.P., Pokhrel, S. (2021). Stocking Density and DBH Distribution of Community Forests in Nepal. Small-scale. *Forestry*, 20:145–159. <https://doi.org/10.1007>



- Pérez, C., Locatelli, B., Vignola, R., Imbach, P. (2015). Importancia de los bosques tropicales en las políticas de adaptación al cambio climático. *Recursos Naturales y Ambiente*, 51-52:4-11. Recuperado de <http://www.sidalc.net/repdoc/A2152e/A2152e.pdf>
- Pérez, R. (2002). Evaluación del impacto del aprovechamiento forestal en cinco especies forestales, Los Mogos, Península de Osa, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P. Cornelissen, J.H.C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61:167–234.
- Phillips, O.L., Sullivan, M.J.P., Baker, T.R. et al. (2019). Species Matter: Wood Density Influences Tropical Forest Biomass at Multiple Scales. *Surv Geophys* 40:913–935. <https://doi.org/10.1007/s10712-019-09540-0>
- Phillips, O.L., Sullivan, M.J.P., Baker, T.R. et al. 2019. Species Matter: Wood Density Influences Tropical Forest Biomass at Multiple Scales. *Surv Geophys* 40, 913–935. <https://doi.org/10.1007/s10712-019-09540-0>
- Quesada, R. (2007). Los Bosques de Costa Rica. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR).
- Quirós, D. 1998. Manejo sustentable de un bosque primario intervenido en la zona Atlántica Norte de Costa Rica: Análisis financiero. Turrialba, CR:CATIE
- Raevel, V., Violle, C., y Muñoz, F. (2012). Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos*, 121(11):1761-1770. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x
- Rodríguez, Y., y Calderón, F. (1996). Evaluación de planes de manejo forestal en las tres áreas piloto del proyecto REFORMA (Baja Talamanca, La Coruña y Península de Osa. (Tesis de Licenciatura). Cartago, C.R.: Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Rosero-Bixby, L., Maldonado-Ulloa, T y Bonilla-Carrion,R. (2002). Bosque y población en la Península de Osa, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 50(2):585-598. Recuperado de [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442002000200018](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442002000200018)

- Royo, A.A. Gardner T. (2012). Monitoring Forest Biodiversity: Improving Conservation Through Ecologically-Responsible Management. *Landscape Ecol*: 27:51–152. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9660-9>
- Sabogal, C. (2008). Manejo forestal comunitario en América Latina: experiencias, lecciones aprendidas y retos para el futuro. Bogor: CIFOR.
- Sabogal, C., Guariguata, M., Broadhead, J., Lescuyer, G., Savilaakso, S., Essoungou, J., y Sist, P. (2013). Manejo forestal de uso múltiple en el trópico húmedo; oportunidades y desafíos para el manejo forestal sostenible. Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (ONU). No. 173.
- Salas-Garita, C., & 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://doi.org/10.18845/rfmk.v16i39.4408>
- Salas-Garita, Cynthia, & Jones-Román, Gabriela. (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://dx.doi.org/10.18845/rfmk.v16i39.4408>
- Sánchez, O; Islebe, G; Valdez-Hernández, M. (2007). Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana*, 9(2):17-26.
- Sánchez-Azofeifa. (2015). Análisis de la cobertura forestal de Costa Rica entre 1960 y 2013. *Ambientico*, 253:4-11.
- Shannon, C.E. y Weaver, W. (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. University Illinois. Press, Urbana, IL.
- Silva-Arredondo, F.M., y Návar-Cháidez, J.J. (2012). Estimación de la densidad de madera en árboles de comunidades forestales templadas del norte del estado de Durango, México. *Madera y bosques*, 18(1):77-88. Recuperado en 04 de marzo de 2019, de [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1405-04712012000100006&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-04712012000100006&lng=es&tlng=es).
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of Diversity. *Nature*, 163:688.

- SIREFOR (Sistema de Información de Recursos Forestales de Costa Rica). (2010). Lista estandarizada de especies (pp. 1 – 20). San José, Costa Rica.
- Slik, J. F., Bernard, C. S., Breman, F. C., Van Beek, M., Salim, A., y Sheil, D. (2008). Wood Density as a Conservation Tool: Quantification of Disturbance and Identification of Conservation-Priority Areas in Tropical Forests. *Conservation Biology*, 22(5):1299-1308. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.00986.x
- Slik, J., Aiba, S., Brearley, F., Cannon, C. H., Forshed, O., Kitayama, K., van Valkenburg, J. H. (2010). Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology & Biogeography*, 19(1):50-60. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00489.x
- STRI (Smithsonian Tropical Research Institute). (2019). Plants of Panamá Database (en línea) Consultado enero 2019. Disponible en <http://stricollections.org/portal/index.php>
- Swaine, M. D., y Whitmore, T.C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75:81-86.
- Swenson, N. G., Enquist, B. J. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3), 451–459. doi:10.3732/ajb.94.3.451
- Swenson, N. G., y Zambrano, J. (2017), Why wood density varies across communities. *Journal of Vegetation Science*, 28:4–6. doi:10.1111/jvs.12510
- Swenson, NG. 2012. The functional ecology and diversity of tropical tree assemblages through space and time: from local to regional and from traits to transcriptomes. *ISRN Forestry 2012: 743617*.
- Synnott, TJ. 1991. Manual de procedimientos de parcelas permanentes para Bosque Húmedo Tropical. Trad. J Valerio. ITCR.
- Taylor, M; Devia, W. (2000). La Familia de Árboles Tropicales Myristicaceae en el Departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 1(1):106 – 108. Recuperado de <http://www.redalyc.org/pdf/491/49110105.pdf>
- Tenorio, C., Solano, J., y Castillo, M. (2008). Metodología para la valoración comercial de un bosque en San Carlos, Alajuela, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 5(13): 1-9

- Veda forestal en Osa. (20 de agosto de 1997). La Nación. Recuperado de <https://www.nacion.com/archivo/veda-forestal-en-osa/BQIHIFHV5ZB6VNC53EYOXOQ3CU/story/>
- Vega, M. (2002). Determinación del rendimiento forestal en el Área de conservación Osa. Informe 2 del Proyecto Bioindicadores (INBIO, NIVA, NINA, IPS y Australian Museum). Recuperado de [http://reddcr.go.cr/sites/default/files/centro-de-documentacion/informe\\_03-013-rendimiento\\_forestalips.pdf](http://reddcr.go.cr/sites/default/files/centro-de-documentacion/informe_03-013-rendimiento_forestalips.pdf)
- Vozzo, J.A. ed. (2002). Tropical tree seed manual. Washington DC: USDA Forest Service, Agriculture Handbook 721. Recuperado de <https://rngr.net/publications/ttsm/species>
- Walters, M. B., y Reich, P. B. (1996). Are Shade Tolerance, Survival, and Growth Linked? Low Light and Nitrogen Effects on Hardwood Seedlings. *Ecology*, 77(3):841–853. doi:10.2307/2265505
- WFO (World Flora Online). (2019). World Flora Online Database (en línea). Consultado enero 2019. Disponible en <http://www.worldfloraonline.org/>
- Whitmore, T. C. (1990). An introduction to tropical rainforest. New York, USA: Oxford University Press.
- Williamson G.B., y Wiemann M.C. (2010). Measuring wood specific gravity... Correctly. *American Journal of Botany*, 97(3): 519–524. doi:10.3732/ajb.0900243.
- Wright, S. J. (2010). The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1):1–27. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x
- Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J., Ángeles-Pérez, G., y Castillo-Acosta, O. (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y ciencia*, 26(1):1-17. Recuperado de [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S018629792010000100001&lng=es&lng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S018629792010000100001&lng=es&lng=es).
- 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. San José, Costa Rica: Oficina Nacional Forestal.

## 9. Apéndices

Apéndice 1. Especies con una distribución horizontal continua en tres bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

<b>Especie</b>	<b>Gremio</b>
<i>Carapa guianense</i>	Esciófito
<i>Carapa nicaraguensis</i>	Heliófito Durable
<i>Componeura excelsa</i>	Esciófito
<i>Iriartea deltoidea</i>	Esciófito
<i>Otoba novogranatensis</i>	Heliófito Durable
<i>Perebea hispidula</i>	Esciófito
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Heliófito Durable
<i>Sorocea pubivena</i>	Heliófito Durable
<i>Symphonia globulifera</i>	Heliófito Durable
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	Heliófito Durable
<i>Virola surinamensis</i>	Heliófito Durable

Apéndice 2. Gremios asignados por especie en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021

<b>Especie</b>	<b>Gremio asignado</b>
1 <i>Alseis costaricensis</i>	Heliófito Durable
2 <i>Annona papilionella</i>	Heliófito Durable
3 <i>Annona pittieri</i>	Heliófito Durable
4 <i>Ardisia dodgei</i>	Esciófito
5 <i>Ardisia furfuracea</i>	Esciófito
6 <i>Ardisia purpurascens</i>	Esciófito
7 <i>Bourreria rinconensis</i>	Esciófito
8 <i>Bunchosia ursana</i>	Esciófito
9 <i>Calophyllum longifolium</i>	Heliófito Durable
10 <i>Calyptranthes chytraculia</i>	Esciófito
11 <i>Calyptranthes longicalyptrata</i>	Esciófito
12 <i>Capparidastrum discolor</i>	Heliófito Durable
13 <i>Carapa nicaraguensis</i>	Heliófito Durable
14 <i>Caryocar costaricense</i>	Heliófito Durable
15 <i>Casearia hirsuta</i>	Heliófito Durable
16 <i>Chaunochiton kappleri</i>	Heliófito Durable
17 <i>Cheiloclinium cognatum</i>	Esciófito
18 <i>Chomelia panamensis</i>	Esciófito
19 <i>Chrysochlamys grandifolia</i>	Esciófito
20 <i>Chrysophyllum moralesianum</i>	Heliófito Durable
21 <i>Clarisia racemosa</i>	Heliófito Durable
22 <i>Coccoloba padiformis</i>	Esciófito
23 <i>Componeura excelsa</i>	Esciófito

24	<i>Conostegia cinnamomea</i>	Esciófito
25	<i>Coussarea paniculata</i>	Esciófito
26	<i>Croton tenuicaudatus</i>	Heliófito Durable
27	<i>Dialium guianense</i>	Esciófito
28	<i>Endlicheria formosa</i>	Esciófito
29	<i>Eschweilera biflava</i>	Esciófito
30	<i>Eschweilera collinsii</i>	Esciófito
31	<i>Eugenia gomezii</i>	Esciófito
32	<i>Eugenia hammelii</i>	Esciófito
33	<i>Eugenia oerstediana</i>	Esciófito
34	<i>Eugenia widgreniana</i>	Esciófito
35	<i>Fairchildia panamensis</i>	Heliófito Durable
36	<i>Faramea eurycarpa</i>	Esciófito
37	<i>Faramea suerrensis</i>	Esciófito
38	<i>Galipea dasysperma</i>	Esciófito
39	<i>Garcinia aguilarii</i>	Esciófito
40	<i>Guatteria lucens</i>	Heliófito Durable
41	<i>Guatteria pudica</i>	Esciófito
42	<i>Guettarda sanblasensis</i>	Heliófito Durable
43	<i>Heisteria acuminata</i>	Esciófito
44	<i>Hirtella papillata</i>	Esciófito
45	<i>Licania operculipetala</i>	Heliófito Durable
46	<i>Licaria pergamentacea</i>	Heliófito Durable
47	<i>Maclura tinctoria</i>	Heliófito Durable
48	<i>Macrocnemum roseum</i>	Esciófito
49	<i>Meliosma grandiflora</i>	Esciófito
50	<i>Mortoni dendron cauliflorum</i>	Heliófito Durable
51	<i>Naucleopsis ulei</i>	Esciófito
52	<i>Ocotea helicterifolia</i>	Heliófito Durable
53	<i>Oecopetalum greenmanii</i>	Heliófito Durable
54	<i>Ormosia panamensis</i>	Heliófito Durable
55	<i>Oxandra venezuelana</i>	Heliófito Durable
56	<i>Palicourea psychotrioides</i>	Esciófito
57	<i>Panopsis suaveolens</i>	Esciófito
58	<i>Parathesis acostensis</i>	Heliófito Durable
59	<i>Perebea hispidula</i>	Esciófito
60	<i>Pittoniotis trichantha</i>	Esciófito
61	<i>Plinia puriscalensis</i>	Esciófito
62	<i>Pouteria foveolata</i>	Esciófito
63	<i>Pouteria juruana</i>	Heliófito Durable
64	<i>Pouteria subrotata</i>	Heliófito Durable
65	<i>Protium pecuniosum</i>	Heliófito Durable
66	<i>Prunus subcorymbosa</i>	Esciófito
67	<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Heliófito Durable

68	<i>Quiina cruegeriana</i>	Esciófito
69	<i>Quiina macrophylla</i>	Esciófito
70	<i>Rinorea lindeniana</i>	Esciófito
71	<i>Rinorea paniculata</i>	Esciófito
72	<i>Simaba polyphylla</i>	Heliófito Durable
73	<i>Sloanea petenensis</i>	Heliófito Durable
74	<i>Sloanea rugosa</i>	Heliófito Durable
75	<i>Sloanea sulcata</i>	Heliófito Durable
76	<i>Sorocea affinis</i>	Heliófito Durable
77	<i>Sterculia allenii</i>	Heliófito Durable
78	<i>Swartzia zeledonensis</i>	Heliófito Durable
79	<i>Tabernamontana donnell-smithii</i>	Esciófito
80	<i>Trichilia pallida</i>	Esciófito
81	<i>Virola macrocarpa</i>	Heliófito Durable
82	<i>Xylosma oligandra</i>	Esciófito
83	<i>Ziziphus chloroxylon</i>	Heliófito Durable

Apéndice 3. Peso específico por especie según fuentes consultadas

<b>Especie</b>	<b>Moya et al.2014</b>	<b>Obando-Vargas y Flores - Vindas (2003)</b>	<b>Carpio y Ramírez (2003)</b>	<b>Chacón et al. 2018</b>	<b>Chave et al. (2009)</b>	<b>Clasificación de dureza</b>
<i>Alchornea costaricensis</i>					0,30	suave
<i>Andira inermis</i>		0,64				Dura/fina
<i>Apeiba membranacea</i>		0,26				Suave
<i>Apeiba tibourbou</i>			0,27			Suave
<i>Brosimum costaricanum</i>		0,70				Dura/fina
<i>Brosimum guianense</i>		0,96				Dura/fina
<i>Brosimum lactescens</i>	0,81					Dura/fina
<i>Brosimum utile</i>					0,51	Semidura
<i>Bursera simaruba</i>		0,32				Suave
<i>Calatola costaricensis</i>		0,62				Dura/fina
<i>Calophyllum brasiliense</i>		0,51				Semidura
<i>Calophyllum longifolium</i>		0,51				Semidura
<i>Carapa nicaraguensis</i>		0,48				Semidura
<i>Caryocar costaricense</i>	0,72					Dura/fina
<i>Caryodaphnopsis burgeri</i>	0,78					Dura/fina
<i>Casearia arborea</i>					0,57	Semidura
<i>Cecropia insignis</i>					0,32	suave
<i>Cecropia obtusifolia</i>					0,31	suave
<i>Cedrela odorata</i>		0,51				Semidura
<i>Ceiba pentandra</i>		0,34				Suave
<i>Chaenochiton kappleri</i>					0,52	Semidura
<i>Chimarrhis latifolia</i>		0,61				Dura/fina
<i>Chrysochlamys grandifolia</i>				0,57		Semidura

<i>Chrysophyllum argenteum</i>			0,78	Dura/fina
<i>Clarisia biflora</i>			0,50	Semidura
<i>Clarisia racemosa</i>			0,59	Semidura
<i>Coccoloba padiformis</i>		0,8		Dura/fina
<i>Copaifera camibar</i>	0,68			Dura/fina
<i>Cordia cymosa</i>			0,26	Suave
<i>Couratari guianensis</i>	0,69			Dura/fina
<i>Dendrobangia boliviana</i>			0,65	Dura/fina
<i>Dendropanax arboreus</i>			0,43	Semidura
<i>Dialium guianense</i>		0,83		Dura/fina
<i>Discophora guianensis</i>			0,56	Semidura
<i>Drypetes standleyi</i>			0,68	Dura/fina
<i>Dussia macrophyllata</i>	0,59			Semidura
<i>Endlicheria formosa</i>			0,42	Semidura
<i>Erblichia odorata</i>			0,61	Dura/fina
<i>Erythroxyllum macrophyllum</i>			0,71	Dura/fina
<i>Fairchildia panamensis</i>	0,75			Dura/fina
<i>Faramea occidentalis</i>			0,63	Dura/fina
<i>Garcinia aguilarii</i>			0,79	Dura/fina
<i>Garcinia madruno</i>			0,73	Dura/fina
<i>Genipa americana</i>		0,69		Dura/fina
<i>Goethalsia meiantha</i>		0,31		Suave
<i>Guarea pterorhachis</i>			0,77	Dura/fina
<i>Guatteria amplifolia</i>			0,42	Semidura
<i>Guatteria pudica</i>			0,53	Semidura
<i>Heisteria concinna</i>			0,64	Dura/fina
<i>Hieronyma alchorneoides</i>		0,63		Dura/fina
<i>Hirtella triandra</i>			0,79	Dura/fina
<i>Inga alba</i>			0,59	Semidura
<i>Inga pezizifera</i>			0,61	Dura/fina
<i>Inga umbellifera</i>			0,72	Dura/fina
<i>Inga pezizifera</i>			0,72	Dura/fina
<i>Lacistema aggregatum</i>			0,51	Semidura
<i>Lacmellea panamensis</i>			0,47	Semidura
<i>Laetia procera</i>			0,65	Dura/fina
<i>Laetia thamnina</i>			0,66	Dura/fina
<i>Lecointea amazonica</i>		0,85		Dura/fina
<i>Luehea seemannii</i>		0,49		Semidura
<i>Maclura tinctoria</i>			0,72	Dura/fina
<i>Macrocnemum roseum</i>			0,45	Semidura
<i>Maquira guianensis</i>			0,77	Dura/fina
<i>Maranthes panamensis</i>		0,98		Dura/fina
<i>Micropholis meliloniana</i>			0,53	Semidura
<i>Micropholis venulosa</i>			0,67	Dura/fina
<i>Minquartia guianensis</i>		0,89		Dura/fina
<i>Naucleopsis ulei</i>			0,67	Dura/fina
<i>Ocotea cernua</i>			0,45	Semidura
<i>Otoba novogranatensis</i>		0,41		Semidura



<i>Pachira aquatica</i>			0,38	suave
<i>Pausandra trianae</i>			0,59	Semidura
<i>Peltogyne purpurea</i>		0,83		Dura/fina
<i>Persea americana</i>			0,55	Semidura
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>			0,68	Dura/fina
<i>Plinia puriscalensis</i>			0,35	suave
<i>Poulsenia armata</i>		0,35		Suave
<i>Pourouma bicolor</i>		0,40		Suave
<i>Pouteria filipes</i>			0,96	Dura/fina
<i>Pouteria laevigata</i>	0,65			Dura/fina
<i>Pouteria subrotata</i>			0,77	Dura/fina
<i>Pouteria torta</i>			0,86	Dura/fina
<i>Prioria copaifera</i>	0,48			Semidura
<i>Protium arachouchini</i>			0,49	Semidura
<i>Protium panamense</i>			0,49	Semidura
<i>Protium pecuniosum</i>			0,53	Semidura
<i>Protium ravenii</i>			0,53	Semidura
<i>Pseudolmedia glabrata</i>			0,68	Dura/fina
<i>Pseudolmedia spuria</i>			0,75	Dura/fina
<i>Qualea paraensis</i>			0,69	Dura/fina
<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>	0,42			Semidura
<i>Schizolobium parahyba</i>		0,67		Dura/fina
<i>Simira maxonii</i>		0,67		Dura/fina
<i>Sloanea laurifolia</i>			0,82	Dura/fina
<i>Spondias mombin</i>		0,36		Suave
<i>Spondias radlkoferi</i>		0,37		Suave
<i>Symphonia globulifera</i>		0,58		Semidura
<i>Tetragastris panamensis</i>		0,71		Dura/fina
<i>Tetragastris panamensis</i>		0,71		Dura/fina
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>			0,62	Dura/fina
<i>Trichilia pallida</i>			0,70	Dura/fina
<i>Unonopsis pittieri</i>			0,34	suave
<i>Vantanea barbourii</i>	0,91			Dura/fina
<i>Virola koschnyi</i>		0,42		Semidura
<i>Virola sebifera</i>		0,42		Semidura
<i>Virola surinamensis</i>		0,42		Semidura
<i>Vitex cooperi</i>		0,39		Suave
<i>Vochysia ferruginea</i>		0,40		Suave
<i>Xylopiya macrantha</i>			0,87	Dura/fina
<i>Xylopiya sericophylla</i>			0,54	Semidura

## Apéndice 4. Especies a las que se le asignó el promedio del peso específico por género o familia

	Promedio por familia	Promedio por Género	Clasificación de Dureza
<i>Alseis costaricensis</i>		0,64	Dura/fina
<i>Ampelocera macrocarpa</i>		0,71	Dura/fina
<i>Amphitecna kennedyae</i>		0,46	Semidura
<i>Annona amazonica</i>		0,51	Semidura
<i>Annona pittieri</i>		0,51	Semidura
<i>Ardisia dodgei</i>		0,60	Dura/fina
<i>Ardisia furfuracea</i>		0,60	Dura/fina
<i>Ardisia purpurascens</i>		0,60	Dura/fina
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>		0,75	Dura/fina
<i>Aspidosperma spruceanum</i>		0,75	Dura/fina
<i>Batocarpus costaricensis</i>		0,53	Semidura
<i>Beilschmiedia brenesii</i>		0,57	Semidura
<i>Bourreria rinconensis</i>		0,73	Dura/fina
<i>Bunchosia ursana</i>		0,70	Dura/fina
<i>Calyptranthes chytraculia</i>		0,78	Dura/fina
<i>Calyptranthes longicalyptrata</i>		0,78	Dura/fina
<i>Capparidastrum discolor</i>		0,60	Dura/fina
<i>Casearia arguta</i>		0,63	Dura/fina
<i>Casearia hirsuta</i>		0,63	Dura/fina
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	0,66		Dura/fina
<i>Chimarrhis parviflora</i>		0,71	Dura/fina
<i>Chionanthus panamensis</i>		0,71	Dura/fina
<i>Chomelia panamensis</i>		0,56	Semidura
<i>Chrysophyllum moralesianum</i>		0,62	Dura/fina
<i>Conostegia cinnamomea</i>	0,61		Dura/fina
<i>Cordia lucidula</i>		0,62	Dura/fina
<i>Coussarea paniculata</i>		0,62	Dura/fina
<i>Croton tenuicaudatus</i>		0,52	Semidura
<i>Cymbopetalum costaricense</i>		0,54	Semidura
<i>Dendropanax caucanus</i>		0,42	Semidura
<i>Duguetia confusa</i>		0,72	Dura/fina
<i>Eschweilera biflora</i>		0,83	Dura/fina
<i>Eschweilera collinsii</i>		0,83	Dura/fina
<i>Eschweilera integrifolia</i>		0,83	Dura/fina
<i>Eugenia gomezii</i>		0,62	Dura/fina
<i>Eugenia hammelii</i>		0,62	Dura/fina
<i>Eugenia oerstediana</i>		0,62	Dura/fina
<i>Eugenia widgreniana</i>		0,62	Dura/fina
<i>Faramea eurycarpa</i>		0,58	Semidura
<i>Faramea suerrensii</i>		0,58	Semidura
<i>Ficus tonduzii</i>		0,41	Semidura
<i>Galipea dasysperma</i>		1,00	Dura/fina
<i>Garcinia magnifolia</i>		0,74	Dura/fina
<i>Guarea grandiflora</i>		0,56	Semidura

<i>Guarea guidonia</i>	0,57	Semidura
<i>Guarea williamsii</i>	0,56	Semidura
<i>Gutteria diospyroides</i>	0,63	Dura/fina
<i>Guettarda sanblasensis</i>	0,74	Dura/fina
<i>Gustavia brachycarpa</i>	0,64	Dura/fina
<i>Heisteria acuminata</i>	0,50	Semidura
<i>Hirtella papillata</i>	0,62	Dura/fina
<i>Hirtella tubiflora</i>	0,62	Dura/fina
<i>Hymenaea courbaril</i>	0,79	Dura/fina
<i>Licania operculipetala</i>	0,81	Dura/fina
<i>Licaria misantlae</i>	0,81	Dura/fina
<i>Manilkara staminodella</i>	0,89	Dura/fina
<i>Maquira costaricana</i>	0,56	Semidura
<i>Meliosma allenii</i>	0,51	Semidura
<i>Meliosma glabrata</i>	0,51	Semidura
<i>Meliosma grandiflora</i>	0,51	Semidura
<i>Miconia doniana</i>	0,62	Dura/fina
<i>Miconia multispicata</i>	0,62	Dura/fina
<i>Mortoniendron anisophyllum</i>	0,51	Semidura
<i>Mortoniendron cauliflorum</i>	0,51	Semidura
<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	0,55	Semidura
<i>Nectandra hypoleuca</i>	0,58	Semidura
<i>Nectandra umbrosa</i>	0,58	Semidura
<i>Ocotea helicterifolia</i>	0,52	Semidura
<i>Ocotea insularis</i>	0,52	Semidura
<i>Ocotea laetevirens</i>	0,52	Semidura
<i>Ormosia panamensis</i>	0,61	Dura/fina
<i>Oxandra venezuelana</i>	0,70	Dura/fina
<i>Palicourea psychotrioides</i>	0,55	Semidura
<i>Panopsis suaveolens</i>	0,51	Semidura
<i>Parathesis acostensis</i>	0,62	Dura/fina
<i>Phyllanthus skutchii</i>	0,62	Dura/fina
<i>Pittoniotis trichantha</i>	0,63	Dura/fina
<i>Platymiscium curuense</i>	0,78	Dura/fina
<i>Pouteria foveolata</i>	0,71	Dura/fina
<i>Pouteria glomerata</i>	0,71	Dura/fina
<i>Pouteria laevigata</i>	0,71	Dura/fina
<i>Prunus subcorymbosa</i>	0,58	Semidura
<i>Pterocarpus violaceus</i>	0,59	Semidura
<i>Quiina cruegeriana</i>	0,86	Dura/fina
<i>Quiina macrophylla</i>	0,86	Dura/fina
<i>Rinorea paniculata</i>	0,67	Dura/fina
<i>Rinorea sylvatica</i>	0,67	Dura/fina
<i>Saurauia yasicae</i>	0,40	Semidura
<i>Simaba polyphylla</i>	0,42	Semidura
<i>Siparuna guianensis</i>	0,66	Dura/fina
<i>Sloanea obtusifolia</i>	0,62	Dura/fina
<i>Sloanea petenensis</i>	0,67	Dura/fina

<i>Sloanea picapica</i>		0,82	Dura/fina
<i>Sloanea rugosa</i>		0,82	Dura/fina
<i>Sloanea sulcata</i>		0,82	Dura/fina
<i>Sorocea trophoides</i>		0,61	Dura/fina
<i>Sterculia allenii</i>		0,43	Semidura
<i>Sterculia recordiana</i>		0,43	Semidura
<i>Swartzia zeledonensis</i>		0,84	Dura/fina
<i>Tabernamontana donnell-smithii</i>		0,53	Semidura
<i>Talauma gloriensis</i>	0,48		Semidura
<i>Talisia allenii</i>		0,85	Dura/fina
<i>Talisia nervosa</i>		0,85	Dura/fina
<i>Terminalia bucidoides</i>		0,56	Semidura
<i>Tovomita longifolia</i>		0,68	Dura/fina
<i>Trattinnickia aspera</i>		0,42	Semidura
<i>Trichilia septentrionalis</i>		0,63	Dura/fina
<i>Trichospermum galeottii</i>		0,63	Dura/fina
<i>Virola macrocarpa</i>		0,44	Semidura
<i>Williamodendron glaucophyllum</i>	0,55		Semidura
<i>Xylosma oligandra</i>		0,66	Dura/fina
<i>Ziziphus chloroxylon</i>		0,78	Dura/fina

Apéndice 5. Pesos específicos asignados por especie en bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Península de Osa, 2021

Especie	PE y EE	Clasificación de	
		Dureza	Gremios
1 <i>Amphitecna isthmica</i>	0,73±0,19	Dura/fina	Esciófíto
2 <i>Annona papilionella</i>	0,38±0,1	Suave	H.Durable
3 <i>Cassipourea elliptica</i>	0,65±0,04	Dura/fina	H.Durable
4 <i>Castilla tunu</i>	0,36±0,02	Suave	H.Efímero
5 <i>Chione venosa</i>	0,67±0,03	Dura/fina	Esciófíto
6 <i>Cleidion castaneifolium</i>	0,62±0,07	Dura/fina	Esciófíto
7 <i>Compsonera excelsa</i>	0,49±0,05	Semidura	Esciófíto
8 <i>Coussarea psychotriodes</i>	0,53±0,02	Semidura	H.Durable
9 <i>Gloeospermum diversipetalum</i>	0,63±0,03	Dura/fina	H.Durable
10 <i>Guatteria lucens</i>	0,47±0,04	Semidura	H.Durable
11 <i>Licania glabriflora</i>	0,83±0,01	Dura/fina	Esciófíto
12 <i>Licaria pergamentacea</i>	0,64±0,03	Dura/fina	H.Durable
13 <i>Mabea occidentalis</i>	0,82±0,15	Dura/fina	H.Durable
14 <i>Marila pluricostata</i>	0,72±0,01	Dura/fina	H.Durable
15 <i>Oecopetalum greenmanii</i>	0,55±0,03	Semidura	H.Durable
16 <i>Perebea hispidula</i>	0,68±0,03	Dura/fina	Esciófíto
17 <i>Pouteria durlandii</i>	0,73±0,07	Dura/fina	Esciófíto
18 <i>Protium glabrum</i>	0,58±0,04	Semidura	H.Durable
19 <i>Rinorea hummelii</i>	0,71±0,02	Dura/fina	H.Durable
20 <i>Rinorea lindeniana</i>	0,87±0,15	Dura/fina	Esciófíto
21 <i>Sapium laurifolium</i>	0,4±0,01	Semidura	H.Durable

22	<i>Sorocea affinis</i>	0,74±0,02	Dura/fina	H.Durable
23	<i>Sorocea pubivena</i>	0,66±0,01	Dura/fina	H.Durable
24	<i>Stephanopodium costaricensis</i>	0,57±0,01	Semidura	Esciófito
25	<i>Swartzia ochracea</i>	0,76±0,07	Dura/fina	H.Durable
26	<i>Tapirira guianensis</i>	0,46±0,02	Semidura	H.Durable
27	<i>Vachellia allenii</i>	0,65±0,04	Dura/fina	H.Efímero
28	<i>Vochysia megallophylla</i>	0,48±0,05	Semidura	H.Durable
29	<i>Zanthoxylum ekmanii</i>	0,49±0,05	Semidura	H.Durable

Apéndice 6. Especies con distribución vertical continua

Espece	Gremio Ecológico
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Heliófito durable
<i>Carapa nicaraguensis</i>	Heliófito durable
<i>Caryocar costaricense</i>	Heliófito durable
<i>Manilkara staminodella</i>	Heliófito durable
<i>Micropholis meliloniana</i>	Esciófito
<i>Otoba novogranatensis</i>	Heliófito durable
<i>Poulsenia armata</i>	Heliófito durable
<i>Pouteria juruana</i>	Heliófito durable
<i>Prioria copaifera</i>	Heliófito durable
<i>Qualea paraensis</i>	Heliófito durable
<i>Sterculia allenii</i>	Heliófito durable
<i>Symphonia globulifera</i>	Heliófito durable
<i>Tapirira guianensis</i>	Heliófito durable
<i>Terminalia bucidoides</i>	Heliófito durable
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	Heliófito durable
<i>Virola surinamensis</i>	Heliófito durable
<i>Vochysia megallophylla</i>	Heliófito durable
<i>Williamodendron glaucophyllum</i>	Heliófito durable

Apéndice 7. Abundancia (ind/ha), Volumen (m<sup>3</sup>) y Peso específico (PE) de la lista de especies comerciales candidatas a ser aprovechadas, con más de 0,33arb/ha con DAP mayor a 30 cm y con al menos un individuo sobre el DMC.

Espece	arb/ha	arb/ha >30	arb/ha >DMC	V m3/ha	20% V m3/ha	PE	Clasificación	Gremios
<i>Apeiba membranacea</i>	2,00	1,00	0,33	1,07	0,21	0,26	Suave	H.Durable
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>	2,33	1,00	0,33	0,22	0,04	0,75	Dura/fina	H.Durable
<i>Brosimum costaricanum</i>	2,33	1,33	0,33	0,74	0,15	0,7	Dura/fina	Esciófito
<i>Brosimum utile</i>	1,33	1,33	1,00	7,85	1,57	0,51	Semiduro	H.Durable
<i>Calophyllum brasiliense</i>	1,33	1,00	1,00	15,26	3,05	0,51	Semiduro	H.Durable
<i>Carapa nicaraguensis</i>	7,67	5,00	1,33	6,92	1,38	0,48	Semiduro	H.Durable
<i>Chaunochiton kappleri</i>	1,33	1,33	0,33	3,26	0,65	0,52	Semiduro	H.Durable

<i>Couratari guianensis</i>	0,67	1,00	0,67	7,61	1,52	0,69	Dura/fina	Esciófito
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	2,33	1,00	0,33	0,82	0,16	0,63	Dura/fina	H.Durable H.
<i>Hymenaea courbaril</i>	1,33	1,33	1,33	18,64	3,73	0,79	Dura/fina	Efímero
<i>Inga alba</i>	1,00	0,67	0,33	2,54	0,51	0,58	Semiduro	H.Durable
<i>Manilkara staminodella</i>	5,00	2,33	1,33	8,21	1,64	0,88	Dura/fina	H.Durable
<i>Micropholis meliloniana</i>	2,33	1,00	0,33	1,56	0,31	0,53	Semiduro	Esciófito
<i>Otoba novogranatensis</i>	22,00	7,33	0,33	2,16	0,43	0,415	Semiduro	H.Durable
<i>Peltogyne purpurea</i>	1,00	0,67	0,33	1,31	0,26	0,83	Dura/fina	H.Durable
<i>Poulsenia armata</i>	2,00	1,00	0,67	4,02	0,80	0,35	Suave	H.Durable
<i>Prioria copaifera</i>	4,33	1,00	0,67	4,43	0,89	0,48	Semiduro	H.Durable
<i>Qualea paraensis</i>	2,33	1,33	1,00	8,71	1,74	0,68	Dura/fina	H.Durable
<i>Schizolobium parahyba</i>	1,33	1,33	1,00	8,86	1,77	0,67	Dura/fina	Efímero
<i>Symphonia globulifera</i>	13,00	5,00	0,33	1,89	0,38	0,58	Semiduro	H.Durable
<i>Tapirira guianensis</i>	4,00	3,00	2,33	13,38	2,68	0,458	Semiduro	H.Durable
<i>Terminalia bucidoides</i>	2,00	0,67	0,33	3,85	0,77	0,55	Semiduro	H.Durable
<i>Virola surinamensis</i>	6,67	4,33	1,33	8,12	1,62	0,415	Semiduro	H.Durable
<i>Williamodendron glaucophyllum</i>	1,67	0,67	0,33	2,17	0,43	0,559	Semiduro	H.Durable
<b>Total</b>	<b>91,33</b>	<b>45,67</b>	<b>17,67</b>	<b>133,6</b>	<b>26,72</b>			

Apéndice 8. Abundancia (ind/ha), Volumen (m<sup>3</sup>) y Peso específico (PE) de la lista de especies comerciales poco abundantes, con menos de 0,33arb/ha con DAP mayor a 30 cm y con al menos un individuo sobre el DMC; y especies con algún tipo de veda que impiden su aprovechamiento.

Especie	arb/ha	arb/ha >30	arb/ha >DMC	V m <sup>3</sup> /ha	20% V m <sup>3</sup> /ha	PE	Clasificación	Gremios
1 <i>Bursera simaruba</i>	3,00	0,33	0,33	0,80	0,16	0,32	Suave	H. Durable
2 <i>Guarea guidonia</i>	0,33	0,33	0,33	1,42	0,28	0,56	Semiduro	Esciófito
3 <i>Vantanea barbourii</i>	0,67	0,33	0,33	3,35	0,67	0,91	Dura/fina	H. Durable
<i>Caryocar</i>								H.
4 <i>costaricense</i>	2,33	1,67	0,33	3,49	0,70	0,72	Dura/fina	Durable
<b>Total</b>	<b>6,33</b>	<b>2,67</b>	<b>1,33</b>	<b>9,05</b>	<b>1,81</b>			

Apéndice 9. Especies que representan el 50% Área Basal según las diferentes formaciones vegetales consideradas este estudio.

Formación Vegetal con Influencia Hídrica			
	Especie	Área Basal m <sup>2</sup>	Porcentaje
1	<i>Otoba novogranatensis</i>	1,94	6,67
2	<i>Poulsenia armata</i>	1,62	5,56
3	<i>Pseudolmedia glabrata</i>	1,00	3,44
4	<i>Brosimum costaricanum</i>	0,84	2,88
5	<i>Aspidosperma myristicifolium</i>	0,83	2,86

6	<i>Hieronyma alchorneoides</i>	0,82	2,82
7	<i>Symphonia globulifera</i>	0,75	2,58
8	<i>Cecropia insignis</i>	0,74	2,54
9	<i>Virola surinamensis</i>	0,74	2,53
10	<i>Sorocea pubivena</i>	0,72	2,46
11	<i>Terminalia bucidoides</i>	0,69	2,36
12	<i>Eschweilera collinsii</i>	0,69	2,36
13	<i>Goethalsia meiantha</i>	0,60	2,05
14	<i>Annonaceae</i>	0,58	2,01
15	<i>Persea americana</i>	0,58	2,00
16	<i>Cleidion castaneifolium</i>	0,54	1,85
17	<i>Chimarrhis parviflora</i>	0,53	1,82
18	<i>Peltogyne purpurea</i>	0,52	1,78
	<b>Otras 120 especies</b>	<b>14,36</b>	<b>49,43</b>
	<b>TOTAL</b>	<b>29,10</b>	<b>100,00</b>
<b>Formación Vegetal Cima</b>			
	<b>Especie</b>	<b>Área Basal m<sup>2</sup></b>	<b>Porcentaje</b>
1	<i>Calophyllum brasiliense</i>	2,78	6,81
2	<i>Manilkara staminodella</i>	2,14	5,26
3	<i>Tapirira guianensis</i>	2,12	5,20
4	<i>Vochysia megallophylla</i>	2,02	4,94
5	<i>Couratari guianensis</i>	1,70	4,18
6	<i>Carapa nicaraguensis</i>	1,58	3,87
7	<i>Symphonia globulifera</i>	1,40	3,44
8	<i>Compsonera excelsa</i>	1,30	3,18
9	<i>Qualea paraensis</i>	1,28	3,13
10	<i>Otoba novogranatensis</i>	1,14	2,80
11	<i>Micropholis meliloniana</i>	0,98	2,39
12	<i>Sloanea laurifolia</i>	0,92	2,26
13	<i>Brosimum utile</i>	0,90	2,22
14	<i>Virola surinamensis</i>	0,89	2,17
	Otras 153 especies	19,63	48,15
	<b>TOTAL</b>	<b>40,8</b>	<b>100,0</b>
<b>Formación Vegetal Ladera</b>			
	<b>Especie</b>	<b>Área Basal m<sup>2</sup></b>	<b>Porcentaje</b>
1	<i>Hymenaea courbaril</i>	2,60	7,10
2	<i>Carapa nicaraguensis</i>	1,81	4,95
3	<i>Schizolobium parahyba</i>	1,69	4,62
4	<i>Otoba novogranatensis</i>	1,55	4,23

5	<i>Tapirira guianensis</i>	1,41	3,86
6	<i>Sloanea obtusifolia</i>	1,30	3,55
7	<i>Symphonia globulifera</i>	1,27	3,47
8	<i>Caryocar costaricense</i>	1,24	3,38
9	<i>Virola surinamensis</i>	1,14	3,11
10	<i>Pouteria juruana</i>	1,09	2,98
11	<i>Chomelia venulosa</i>	1,00	2,74
12	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	0,79	2,17
13	<i>Manilkara staminodella</i>	0,78	2,14
14	<i>Compsoeura excelsa</i>	0,78	2,13
	Otras 152 Especies	18,14	49,57
	<b>TOTAL</b>	<b>36,60</b>	<b>100,00</b>