

Competencia en el desarrollo de *Calycophyllum candidissimum* (Vahl) DC. y *Guazuma ulmifolia* Lam. en bosques secundarios caducifolios del Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica

Competition in the development of *Calycophyllum candidissimum* (Vahl) DC. and *Guazuma ulmifolia* Lam. in secondary deciduous forests of the Palo Verde National Park, Guanacaste, Costa Rica

Ezequiel Fallas-Montero¹ • Braulio Vilchez-Alvarado²

Abstract

The competition for *C. candidissimum* and *G. ulmifolia* was estimated in two successional stages of the deciduous forest. A sample design was composed of a central tree, belonging to the species of interest, and their ten closest neighbors; with 30 repetitions per species, making a total of 60 units of sampling. The diameter up to 1,30 meters of height (d), the height, the diameter and the shape of the tree tops, and the distance from each competitor to the central tree were measured. The above-ground biomass (AGB), the distances weighted by dimensions index (DR) and the tree top superposition index (ISC) were estimated. In addition, a method of relativizing the DR was proposed for each competing species in accordance to the ecological weight that has in the study forests (DRR) according to the importance value index (IVI). It was discovered that both central species have a high competition rate with their closest neighbors, both in DR and in ISC. The trend between DR and AGB was described through the stages of the development of *C. candidissimum* and *G. ulmifolia* and the relationship of the behavior with the inverted "J" distribution. By concluding the DRR, the competition for both species was mainly at intraspecific levels, and *Quadrella odoratissima* (Jacq.) Hutch. and *Coccoloba venosa* L. are potentially competitors in this ecosystem. It was determined that *C. candidissimum* tends to reduce the competition levels as it passes from one successional stage to another ($p < 0,05$), while *G. ulmifolia* remains this constant competition.

Key words: Interspecific competition, competition index, biomass above ground, tree top superposition index, phytosociology.

1. Consultor independiente; San José, Costa Rica;
eefallasm@gmail.com

2. Escuela de Ingeniería Forestal, Tecnológico de Costa Rica;
Cartago, Costa Rica; bvilchez@tec.ac.cr

Recibido: 14/02/2018

Aceptado: 30/05/2018

Publicado: 28/06/2018

DOI: 10.18845/rfmk.v15i37.3598

Resumen

Se estimó la competencia para *C. candidissimum* y *G. ulmifolia* en dos estadios sucesionales del bosque caducifolio. Se utilizó un diseño muestral compuesto por un árbol central, perteneciente a las especies de interés, y sus diez vecinos más próximos; con 30 repeticiones por especie, para un total de 60 unidades de muestreo. Se midió el diámetro a 1,30 metros de altura (d), la altura, el diámetro y forma de copa, y la distancia desde cada competidor hasta el árbol central. Se estimó la biomasa arriba del suelo (AGB), índice de distancias ponderadas por dimensiones (DR) e índice de superposición de copas (ISC). Además, se propuso un método de relativización del DR para cada especie competidora de acuerdo con el peso ecológico que posee en los bosques de estudio (DRR) según el índice de valor de importancia (IVI). Se encontró que ambas especies centrales poseen altas tasas de competencia con sus vecinos más próximos, tanto en DR como en ISC. Se describió la tendencia entre el DR y la AGB a través de las etapas de desarrollo de *C. candidissimum* y de *G. ulmifolia*, y la relación de este comportamiento con la distribución de “j” invertida. Al estimar el DRR la competencia para ambas especies se debió principalmente a niveles intraespecíficos, y *Quadrella odoratissima* (Jacq.) Hutch. y *Coccoloba venosa* L. son potencialmente activos competidores en este ecosistema. Se determinó que *C. candidissimum* tiende a reducir los niveles de competencia conforme pasa de un estadio sucesional a otro ($p < 0,05$), mientras que *G. ulmifolia* mantiene esta competencia constante.

Palabras clave: Competencia interespecífica, índice de competencia, biomasa arriba de suelo, índice de superposición de copas, fitosociología.

Introducción

El cambio climático (CC) provocado principalmente por actividades antropogénicas como el consumo excesivo de combustibles fósiles, el cambio de uso del suelo, la contaminación, y la degradación del suelo y agua; constituye en el marco global social y ambiental, uno de los principales riesgos para la seguridad alimentaria, los ecosistemas y la diversidad biológica (Useros-Fernández, 2013 y IPCC, 2002). En las masas de bosque el CC ha tenido múltiples efectos, donde sobresalen los cambios en los patrones de crecimiento, distribución y fenología de las especies nativas, alteraciones en las tasas de mortalidad, proliferación de especies invasoras y variaciones significativas en los procesos ecológicos y la dinámica de los ecosistemas (IPCC, 2002 y Díaz-Cordero, 2012).

En los bosques tropicales se han realizado pronósticos que sugieren un aumento en la tasa de crecimiento de individuos en zonas con disponibilidades altas de agua, sin embargo, se espera un descenso en el crecimiento y desarrollo de especies en zonas que tiendan a climas secos (González, Jurado, González, Aguirre, Jiménez y Navar, 2003).

Los ecosistemas de América Latina y el Caribe, por su ubicación geográfica, se encuentran inmersos en un área tropical, donde la vulnerabilidad ante los efectos de CC ya ha sido pronosticada; se han determinado los sitios “rojos” de mayor impacto y también los de menor impacto (Uribe-Botero, 2015). Los efectos sobre la biodiversidad y especies endémicas de flora y fauna aún no se miden con certeza ante un eventual daño a la diversidad biológica (Bellard, Bertelsmeier, Leadley, Thuiller & Courchamp, 2012; Uribe-Botero, 2015). Aunque, se admite que traería consigo el detrimento en actividades económicas como la pesca y el turismo (Hamilton, Maddison & Tol, 2005, Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010 y Uribe-Botero, 2015).

Los bosques secos tropicales, los cuales en su inicio se extendían de forma casi continua en la costa pacífica desde México hasta Panamá, hoy solo corresponden al 2 % de su área original, constituyendo uno de los biomas más escasos y amenazados de Centroamérica (Fuchs, Lobo y Quesada, 2003, Powers, Becknell, Irving y Pérez-Aviles, 2009). La principal amenaza a este tipo de bosque son las acciones antropogénicas y sus consecuencias, esto dado a que su topografía, tipo de suelos y climas permiten el buen desarrollo de actividades agrícolas y ganaderas (Murphy y Lugo, 1986 y Gillespie, Grijalva y Farris, 2000). Según un estudio de vulnerabilidad al CC realizado por Tosi, Watson y Echeverría (1992), se determinó que los bosques secos tropicales son propensos a desaparecer, esto si se toma como escenario un aumento de 3,5 °C en la temperatura media anual, y un descenso del diez por ciento en las precipitaciones medias anuales para los próximos cuarenta años.

Ante esta realidad, el manejo y conservación de los bosques secos caducifolios representan un objeto de gran importancia para el estudio científico y la conservación, dado que sus especies muestran una alta vulnerabilidad ante los efectos del CC. Además, se afirma que contrario a las zonas húmedas, las lluvias disminuirán aún más en estos ecosistemas secos, donde en la actualidad, algunas especies ya están sometidas a condiciones de hasta seis a ocho meses secos y se desconoce el consecuente comportamiento de competencia de sus poblaciones ante estos efectos de clima (Prance, 2006). Asimismo, existen vacíos de información sobre la dinámica y funcionalidad

poblacional de especies tropicales de bosque seco que permitan aplicar acciones certeras de conservación, manejo sostenible y restauración de estos ecosistemas (Sánchez-Azofeifa, Kalacska, Quesada, Calvo-Alvarado, Nassar y Rodríguez, 2005 y Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2013). Por lo que es necesario explorar las relaciones de causa efecto y la potencial ventaja de una determinada especie ante fallas demográficas causadas por sus vecinos más cercanos, aspectos relevantes para la teoría ecológica (Craine, 2005), ya que como lo mencionan Craine y Dybzinski (2013) al comprender los mecanismos de competencia y distribución de las especies se entenderá como estas interactúan en tiempo y espacio.

El presente estudio tiene como objetivo estimar la competencia intra-interespecifica de dos especies forestales: *C. candidissimum* y *G. ulmifolia*, en el Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El estudio fue realizado durante el mes de julio del 2017 en Bagaces, provincia de Guanacaste, Costa Rica (figura 1); específicamente en el Parque Nacional Palo Verde (PNPV), cuyo punto medio se encuentra en las coordenadas 10°21' N, 85°21' O, y colinda al sur con la cuenca baja del río Tempisque y cuenta con un área aproximada de 19800 hectáreas (Organization for Tropical Studies, 2014).

El PNPV está compuesto por una matriz de paisaje que va desde humedales y manglares hasta llanuras y cerros calizos que albergan bosques en diferentes estadios de sucesión (Organization for Tropical Studies, 2014). Está ubicado según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967) en la franja de bosque seco tropical y bosque húmedo tropical. En esta zona la precipitación media anual oscila entre los 1500 y los 2000 mm, con una temperatura media de 27 °C y un total de cinco meses de estación seca en el periodo comprendido entre diciembre y abril (Instituto Tecnológico de Costa Rica, 2014).

Descripción del muestreo

El muestreo fue realizado en cuatro de las seis parcelas permanentes (PP), establecidas por el proyecto "Factores que contribuyen con la emisión de gases efecto invernadero en el bosque seco y su interrelación con la integridad del ecosistema" de la Universidad de Costa Rica, Universidad Nacional de Costa Rica y el Instituto Tecnológico de Costa Rica. Las PP poseen dimensiones de 20 x 50 m cada una y están distribuidas

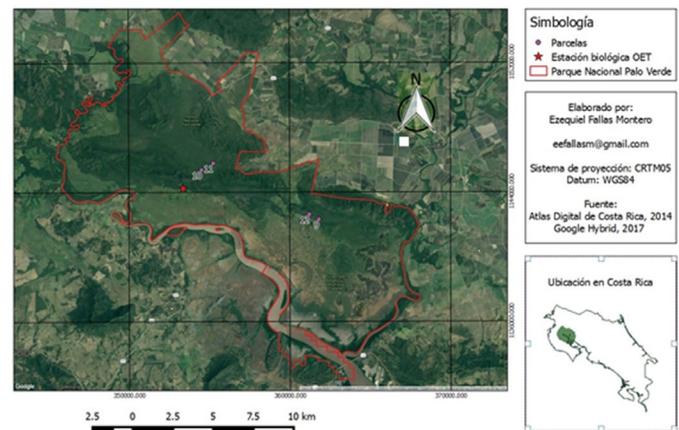


Figura 1. Ubicación de las parcelas permanentes en el Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica.

Figure 1. Location of the plots (PP), in the Palo Verde National Park, Guanacaste, Costa Rica.

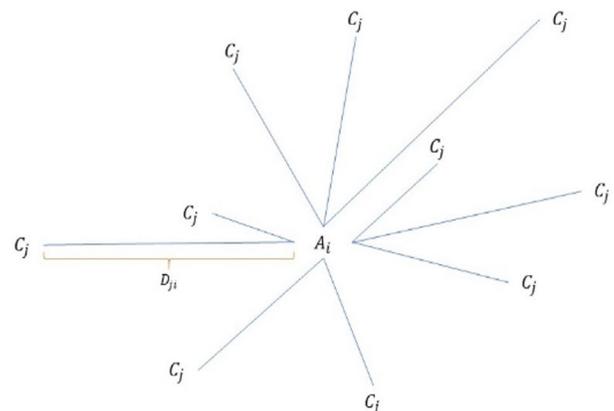


Figura 2. Esquema de las UM para estimar la competencia en *Calycophyllum candidissimum* y *Guazuma ulmifolia* en el PNPV, Guanacaste, Costa Rica. (Ai = árbol central, Cj = árboles vecinos de diferentes especies).

Figure 2. Scheme of the samplings units (UM) to estimate the competition in *Calycophyllum candidissimum* and *Guazuma ulmifolia* in PNPV, Guanacaste, Costa Rica. (Ai = central tree, Cj = neighboring trees of different species).

en dos diferentes estadios de sucesión. En el bosque secundario mayor de 30 años las parcelas 9 y 10 y en el bosque secundario menor de 25 años las parcelas 11 y 12. Las cuatro PP evaluadas ubicadas sobre suelos vertisoles (Powers et al, 2009). Cabe destacar condiciones especiales en la PP 9, la cual presenta una baja densidad de individuos por área, y en la PP 10 hay anegamiento durante algunos periodos del año.

Además, se utilizaron datos recopilados en las PP durante los años 2015-2016, donde se determinó que *C. candidissimum* y *G. ulmifolia* son las especies más

abundantes en la zona, por lo que fueron seleccionadas como especies centrales. Se utilizaron las medidas de diámetro (d) de los individuos para calcular incrementos medios anuales (IMA = (daño 2 – daño 1)/ cantidad de años evaluados) y mortalidad de especies (Mortalidad = Naño 2 – Naño 1)/ cantidad de años evaluados).

Unidades de muestreo

Se seleccionó de forma aleatoria dentro de cada una de las PP 10, 11, y 12 una muestra de diez individuos de *C. candidissimum* y diez individuos de *G. ulmifolia* en las PP: 9, 10 y 11. Cada uno de los individuos seleccionados fue considerado como árbol central (Ai) para definir la unidad de muestreo (UM). Se incluyeron en la UM como árboles competidores (Cj) los diez individuos más cercanos a Ai, incluso si estos correspondían a las especies centrales. Tanto para los individuos centrales como para las competidores, el diámetro mínimo de medición fue de cinco centímetros a 1,30 metros de altura (d).

Cada uno de los individuos centrales Ai fue georreferenciado con el datum WGS84, y se identificó a nivel de especie cada Cj perteneciente a la UM. A Todos los individuos muestreados se le midieron las variables altura total en metros, d en centímetros, diámetro de copa en metros (dos diámetros: de norte a sur y de este a oeste) y forma de copa: circular o elipse. Además, se midió la distancia (Dij) desde cada uno de los individuos Cj hasta su respectivo centro Ai.

Biomasa (AGB)

Para la estimación de la biomasa (AGB en Kg) en pie de los árboles centrales (Ai) se utilizó la ecuación 1, propuesta por Chaves, Rejou-Mechain, Burquez, ..., y Vieilledent (2014).

$$AGB = 0,0673 * (\rho D^2 H)^{0,976} \quad (1)$$

Donde ρ es la densidad de la madera ($g\ cm^{-3}$), D equivalente al d (cm) y H la altura total del individuo (m). ρ para *C. candidissimum* y *G. ulmifolia* fue 0,73 y 0,51 $g\ cm^{-3}$ respectivamente (Zanne, López-González, Coomes, ..., y Chaves, 2009).

Índice de distancias ponderadas por dimensiones (DR)

Según Vásquez, Lago y González (2001) este índice permite medir el efecto competitivo entre individuos a través de la función matemática de la ecuación 2.

$$DR_{ksji} = \sum_{j=1}^n (R_{sji})^k f(D_{ij}) \quad (2)$$

Donde R_{sji} corresponde a la razón “s” entre las dimensiones de d de los individuos Cj respecto a los árboles centrales Ai ($R_{sji} = dC_j/dA_i$). $f(D_{ij})$ corresponde a la función decreciente de la distancia Dij, representada por la función hiperbólica $f(D_{ij}) = 1/((a+bD_{ij}^c+dD_{ij}^e))$. Para ajustar este modelo al índice propuesto por Hegyi (1974) se utiliza un exponente $K=1$, con los coeficientes constantes para $f(D_{ij})$ $a=0$, $b=1$, $c=1$, $d=0$ y $e=0$.

Índice de superposición de copas (ISC)

Se estimó la proyección horizontal de la superficie de copa de los individuos Ai (SC_i) y la de los individuos competidores Cj, para luego determinar el área de intersección entre las copas de Ai con la de cada Cj (SC_{Intij}) (Vásquez, Lago y González, 2001). Este índice se encuentra expresado por la ecuación 3.

$$ISC_i = \frac{1}{SC_i} \sum_{j=1}^n SC_{Intij} \quad (3)$$

Índice de distancias ponderadas por dimensiones según la importancia relativa de la especie competidora (DRR)

Se estimó el índice parcial de distancias ponderadas por dimensiones (DR). Debido a que el DR es muy sensible a las dimensiones diamétricas de los individuos y este no contempla variables como la abundancia y frecuencia de las especies competidoras en cada UM, se procedió a realizar una relativización con base en el índice de valor de importancia (IVI) según la metodología de Curtis y McIntosh (1951), el cual sugiere la importancia relativa de una determinada especie en una comunidad vegetal. Esto se hizo para reducir el sesgo producido por la falta de consideración de las variables antes mencionadas en el cálculo del DR. El índice de valor de importancia (IVI) fue determinado por la ecuación 4.

$$IVI = D + A + F \quad (4)$$

Donde: D es la dominancia relativa por especie, A es la abundancia relativa por especie y F es la frecuencia relativa por especie.

Para la estimación del DR según la importancia relativa de cada especie como competidora (DRR) se utilizó la ecuación 5.

$$DRR = (IVI * DR) / 300 \quad (5)$$

Cabe destacar que para realizar el análisis que se presenta en este apartado se omitieron los individuos centrales de ambas especies objetivo; esto con el fin de evitar sesgos en la estimación del IVI y DRR para cada especie.

Cuadro 1. Valores de DR, ISC y AGB (kg) para los individuos en condición de Ai en el muestreo realizado, en bosques del PNPV, Guanacaste, Costa Rica.

Table 1. Values of DR, ISC and AGB (kg) for the trees showing Ai condition in the sampling performed in the forest at PVNP, Guanacaste, Costa Rica.

| Variable | <i>Calycophyllum candidissimum</i> | | | <i>Guazuma ulmifolia</i> | | |
|------------------------------------|------------------------------------|-------|-------|--------------------------|-------|--------|
| | DR | ISC | AGB | DR | ISC | AGB |
| Promedio (X) | 3,92 | 6,15 | 84,15 | 2,28 | 5,48 | 114,61 |
| Desviación estándar (Sx) | 2,65 | 1,34 | 61,34 | 1w,94 | 1,75 | 75,18 |
| Coefficiente de variación (CV (%)) | 67,50 | 21,82 | 72,90 | 85,44 | 31,88 | 65,60 |
| Error (%) | 11,84 | 3,83 | 12,78 | 14,98 | 5,59 | 11,50 |

Análisis de datos

Para la estimación del DR e ISC los datos fueron procesados en el programa para el cálculo de índices de competencia de especies forestales INCO 1.0. (Vásquez, Lago y Gonzáles, 2001). Tanto para *C. candidissimum* como para *G. ulmifolia* se planteó como hipótesis la existencia de diferencias significativas en la competencia en cada estadio de sucesión. Debido a que los datos, en el software estadístico InFostat (versión 2016; Di Rienzo, Casanoves, Balzarini, Gonzáles, Tablada & Robledo, 2016) no cumplieron con los supuestos de normalidad de residuos con la prueba Shapiro-Wilks, ni con la prueba de homocedasticidad de residuos absolutos, se aplicó estadística no paramétrica, con la prueba de igualdad de varianzas de Kruskal-Wallis, con una confianza del 95 % ($\alpha=0,05$). Con la ayuda de Microsoft Excel se estimó la correlación y tendencia del DR e ISC con respecto al AGB.

Resultados

Índices de competencia (DR e ISC) y biomasa aérea (AGB)

En los índices de competencia para *C. candidissimum* se obtuvieron valores de DR que van desde 0,48 en individuos con baja competencia hasta 10,61 en casos donde la competencia por tamaño y cercanía de los individuos vecinos fue más intensa. Para el ISC los valores oscilaron entre 3,38 y 8,28; lo que indica que en un escenario de competencia mínima más de un 338 % del área de copa del árbol central se superpone con la copa de los vecinos. Para el AGB se obtuvieron valores entre 22,77 kg en individuos centrales con dimensiones de d en la clase diamétrica de 5 a 10 cm y 284,05 kg en árboles con d cercano a los 70 cm.

En *G. ulmifolia* los valores de DR se encuentran entre 0,32 y 9,42; lo que indica que los árboles centrales pueden alcanzar niveles de competencia altos, tanto por

el tamaño como por cercanía de sus vecinos. Para el ISC se obtuvieron valores entre 1,00 y 7,81; lo que indica que las copas de los árboles centrales se superponen en más de un 100 % de su área con la copa de los individuos vecinos. En el caso de la AGB el valor mínimo fue de 24,28 kg en individuos centrales que se encuentran en la clase diamétrica de 5 a 10 cm y el máximo de 295,22 kg en árboles con d cercano a 60 cm.

En el cuadro 1 se presentan las medidas estadísticas calculadas para los valores de DR, ISC y AGB. En la especie *C. candidissimum* el valor más alto de error se encontró en el cálculo del AGB con un valor del 12,78 %, debido a que las dimensiones en altura y d de los árboles centrales fueron muy variables; mientras que para *G. ulmifolia* el DR presentó el mayor sesgo con un 14,98 %, lo que se debe a la alta variabilidad en la distancia entre cada competidor y el respectivo árbol central (Ai). Para ambas especies, el ISC fue la variable con el menor coeficiente de variación (21,82 % en *C. candidissimum* y 31,88 % en *G. ulmifolia*) y menor error porcentual de muestreo (3,83 % en *C. candidissimum* y 5,59 % en *G. ulmifolia*), lo que puede deberse a que la mayoría de los individuos muestreados poseen arquitecturas y formas de copas muy similares.

Índice de distancias ponderadas por dimensiones (DR)

En la figura 3 se muestra cómo la curva del DR en *C. candidissimum* se entrecruza o interseca con el AGB cuando alcanza la clase diamétrica de 30 a 40 cm (DR=1,031; AGB=488,078). Esto sugiere que los individuos de *C. candidissimum* se encuentran sometidos a alta competencia en las clases diamétricas bajas y disminuye conforme aumenta el diámetro, hasta llegar al punto de intersección de las curvas. A partir de este punto el individuo logra liberarse de la competencia y se potencia el incremento del AGB mientras el DR se vuelve mínimo.

Al utilizar como referencia los valores medios de crecimiento anual obtenidos en las PP utilizadas para el muestreo, para el periodo comprendido entre

Cuadro 2. Índice de valor de importancia (IVI) y DR ejercido según la importancia relativa de la especie competidora (DRR) para *Calycophyllum candidissimum* y *Guazuma ulmifolia* en bosques del PNPV, Guanacaste, Costa Rica.

Table 2. Importance value index (IVI) and DR according to the relative importance of the competing species (DRR) for *Calycophyllum candidissimum* and *Guazuma ulmifolia* in forest at PVNP, Guanacaste, Costa Rica.

| Familia | Especie | <i>C. candidissimum</i> | | <i>G. ulmifolia</i> | |
|----------------|------------------------------------|-------------------------|---------------|---------------------|---------------|
| | | IVI | DRR | IVI | DRR |
| Anacardiaceae | <i>Astronium graveolens</i> | - | - | 1,881 | 0,000 |
| | <i>Spondias mombin</i> | 5,988 | 0,014 | 2,936 | 0,005 |
| | <i>Spondias purpurea</i> | 8,581 | 0,149 | - | - |
| Apocynaceae | <i>Stemmadenia pubescens</i> | 11,123 | 0,039 | 11,255 | 0,070 |
| Bignoniaceae | <i>Crescentia cujete</i> | 6,105 | 0,053 | - | - |
| | <i>Handroanthus ochraceus</i> | 3,902 | 0,007 | - | - |
| Boraginaceae | <i>Cordia dentata</i> | 12,602 | 0,232 | 10,233 | 0,091 |
| Burseraceae | <i>Bursera simaruba</i> | 9,550 | 0,060 | 3,447 | 0,006 |
| Capparaceae | <i>Quadrella odoratissima</i> | 19,689 | 0,509d | 21,459 | 0,295d |
| | <i>Crateva palmeri</i> | - | - | 19,018 | 0,232 |
| Celastraceae | <i>Semialarium mexicanum</i> | 1,804 | 0,001 | - | - |
| Fabaceae | <i>Albizia niopoides</i> | 9,096 | 0,185 | 19,674 | 0,159 |
| | <i>Gliricidia sepium</i> | 23,300 | 1,383c | 2,020 | 0,004 |
| | <i>Lonchocarpus minimiflorus</i> | - | - | 10,043 | 0,203 |
| | <i>Lonchocarpus phaseolifolius</i> | 1,325 | 0,003 | - | - |
| | <i>Piscidia carthagenensis</i> | 3,081 | 0,021 | 6,660 | 0,072 |
| | <i>Pithecellobium lanceolatum</i> | - | - | 7,762 | 0,021 |
| | <i>Vachellia collinsii</i> | 3,132 | 0,005 | 7,787 | 0,016 |
| Malpighiaceae | <i>Bunchosia nitida</i> | 0,960 | 0,000 | 0,942 | 0,000 |
| Malvaceae | <i>Guazuma ulmifolia</i> | 41,400 | 2,594b | 47,373 | 1,968a |
| | <i>Luehea candida</i> | 5,597 | 0,016 | - | - |
| Meliaceae | <i>Trichillia trifolia</i> | 12,463 | 0,219 | 6,103 | 0,008 |
| Moraceae | <i>Maclura tinctoria</i> | 5,200 | 0,053 | 14,620 | 0,262e |
| Myrtaceae | <i>Eugenia salamensis</i> | 1,857 | 0,000 | 2,050 | 0,001 |
| | <i>Coccoloba caracasana</i> | - | - | 14,266 | 0,147 |
| Polygonaceae | <i>Coccoloba venosa</i> | 28,575 | 0,368e | 35,364 | 1,233b |
| | <i>Ruprechtia costaricensis</i> | 5,859 | 0,012 | 9,620 | 0,040 |
| Pricamniaceae | <i>Alvaradoa amorphoides</i> | - | - | 2,456 | 0,002 |
| Primulaceae | <i>Bonellia nervosa</i> | 7,817 | 0,026 | - | - |
| Rubiaceae | <i>Calycophyllum candidissimum</i> | 64,730 | 6,807a | 39,168 | 0,977c |
| | <i>Randia armata</i> | 4,990 | 0,003 | - | - |
| Salicaceae | <i>Casearia corymbosa</i> | - | - | 1,940 | 0,000 |
| | <i>Xylosma flexuosa</i> | - | - | 0,977 | 0,001 |
| Sapotaceae | <i>Sideroxylon capiri</i> | - | - | 0,944 | 0,000 |
| Zygophyllaceae | <i>Guaiacum sanctum</i> | 1,273 | 0,000 | - | - |

los años 2015 y 2016, se estima que un individuo de *C. candidissimum* tardó alrededor de 89 años para alcanzar un diámetro de 35 cm, punto medio de la clase diamétrica donde se supera la competencia, esto con un incremento medio anual (IMA) de 0,39 cm para todas las

clases de *d*, que es el punto medio de la clase en que esta especie se libera de la competencia.

Al realizar la misma comparación para la especie *G. ulmifolia* (figura 4) se encuentra el mismo resultado, con

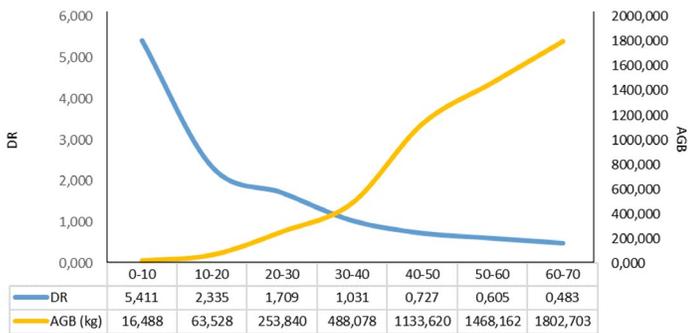


Figura 3. Distribución diamétrica del índice de distancias ponderadas por dimensiones (DR) y biomasa aérea en kilogramos (AGB) de los árboles centrales de la especie *Calycophyllum candidissimum*, en bosques del PNPV, Guanacaste, Costa Rica.

Figure 3. Diametrical distribution of the distance index weighted by dimensions (DR) and aerial biomass (kg) (AGB) for central trees of *Calycophyllum candidissimum* in the forest at PVNP, Guanacaste, Costa Rica.

el punto de intersección cercano a la clase de 20 a 30 cm de d , con valor aproximado de 1,87 de DR y 128,38 kg de AGB; lo que indica que los árboles de *G. ulmifolia* se encuentran sometidos a una alta competencia, hasta que superan los 30 cm de d . Al analizar los datos provenientes de las PP, el crecimiento medio anual de la especie para todas las clases, en el periodo 2015-2016, fue de 0,38 cm lo que implica que *G. ulmifolia* tardó aproximadamente 66 años en superar los 25 cm de d .

Al evaluar la relación entre los valores del índice de distancias ponderadas por dimensiones de los árboles centrales A_i (DR) y la biomasa arriba del suelo (AGB) se encontró correlación potencial negativa, con un coeficiente de correlación (R^2) de 0,83 para *C. candidissimum* y de 0,68 para *G. ulmifolia*, donde conforme disminuye la competencia aumenta la biomasa por individuo.

Índice de superposición de copas (ISC)

Al comparar gráficamente la curva promedio de ISC y AGB para *C. candidissimum* (figura 5) se muestra cómo las copas de los individuos de esta especie se mantienen en fuerte competencia espacial a través de toda su ontogenia hasta alcanzar el punto de intersección de las curvas en la categoría de 50 a 60cm (ISC=4,40; AGB=1468,16 kg). A partir de este punto el ISC comienza a disminuir por debajo de la AGB. Según los valores de crecimiento medio anual de la especie, se determinó que un individuo de *C. candidissimum* tardaría alrededor de 141 años en alcanzar este punto de liberación en términos de competencia, esto con un aumento medio de 0,39 cm anuales.

En *G. ulmifolia* (figura 6) se presenta la misma tendencia al graficar las curvas de ISC y AGB, con la intercepción

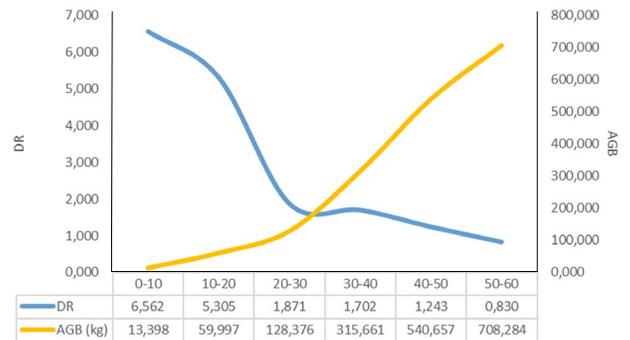


Figura 4. Distribución diamétrica del índice de distancias ponderadas por dimensiones (DR) y biomasa aérea en kilogramos (AGB) de los árboles centrales de la especie *Guazuma ulmifolia*, en bosques del PNPV, Guanacaste, Costa Rica.

Figure 4. Diametrical distribution of the distance index weighted by dimensions (DR) and aerial biomass (kg) (AGB) for central trees of *Guazuma ulmifolia*, in the forest at PVNP, Guanacaste, Costa Rica.

de las curvas en el intervalo de 40 a 50 cm de d (ISC=5,56; AGB=540,6). Lo que indicó que los niveles de competencia aérea del árbol central con sus vecinos se mantienen, hasta que alcanzan un punto de liberación en la penúltima clase diamétrica de su distribución, esto en un tiempo aproximado de 118 años, con un aumento medio de 0,38 cm anuales.

Para los valores estimados de ISC al ser correlacionados con el AGB se obtuvo un R^2 de 0,41 para *C. candidissimum* y un R^2 de 0,37 para *G. ulmifolia*. Lo que sugiere una baja dependencia del ISC con respecto al AGB (Ortiz y Carrera, 2002). Como curva de mejor ajuste se utilizó una función polinomial de sexto grado ($p > 0,05$).

Índice de distancias ponderadas por dimensiones según la importancia relativa de la especie competidora (DRR)

En el cuadro 2 se muestran los valores de IVI y DR respectivo al total de las especies registradas como competidoras de las especies objetivo: *C. candidissimum* y *G. ulmifolia*, con 26 especies competidoras para cada una. La familia Fabaceae es la que presentó más especies que compiten con las dos especies estudiadas, aunque a excepción de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp., estas no generan el mayor impacto competitivo. Los mayores competidores de *C. candidissimum* fueron los individuos de la misma especie, seguidos por *G. ulmifolia*, *G. sepium*, *Quadrella odoratissima* (Jacq.) Hutch. y *Coccoloba venosa* L.

La competencia ejercida por cada especie sobre *G. ulmifolia* se encontró en homólogo al caso de *C. candidissimum*. La mayor competencia fue de individuos de la misma especie, seguidos por *C. venosa*, *C. candidissimum*, *Q. odoratissima* y *Maclura tinctoria*.

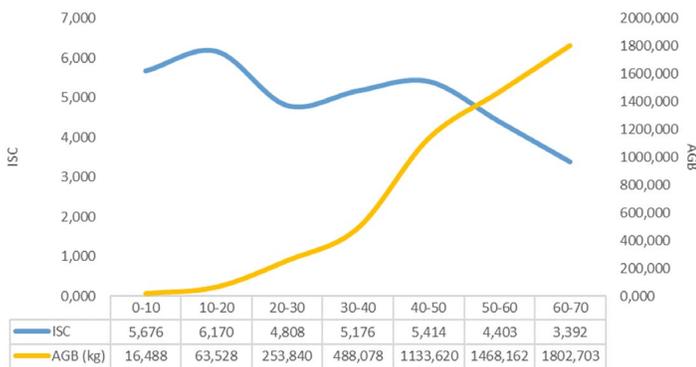


Figura 5. Distribución diamétrica del índice de superposición de copas (ISC) y biomasa aérea en kilogramos (AGB) de los árboles centrales de la especie *Calycophyllum candidissimum* en bosques del PNPV, Guanacaste, Costa Rica.

Figure 5. Diametrical distribution of the tree top superposition index (ISC) and aerial biomass (KG) (AGB) for central trees of *Calycophyllum candidissimum*, in the forest at PVNP, Guanacaste, Costa Rica.

Ambas especies compiten consecuentemente a nivel intraespecífico. La mortalidad de *G. ulmifolia* presentó tasas de mortalidad, de 34 % en todas las clases diamétricas. Mientras que para *C. candidissimum* este valor fue cercano al 5 %.

En los valores de DRR presentados en el cuadro 2 las letras en los subíndices corresponden en orden alfabético a las 5 especies con mayor DRR, donde “a” corresponde al mayor competidor.

Competencia en diferentes estadios de sucesión

En el cuadro 3 se presenta el resultado de aplicar la prueba de Kruskal–Wallis a los índices de competencia clasificados de acuerdo con el estadio de sucesión del bosque. En estos se obtuvieron diferencias significativas entre la competencia dada para la especie *C. candidissimum* tanto en DR ($p=0,0001$) como en ISC ($p=0,0007$). En ambos casos, el estadio mayor a 30 años, referente a la PP 10, presentó las medias de competencia más bajas y conforme aumenta la sucesión del bosque los niveles de competencia disminuyen. Es importante mencionar que en la PP 10 la disponibilidad de agua a largo del año es mucho mayor en comparación con los otros sitios evaluados, por lo que los individuos tienen una mayor oportunidad de crecimiento, lo que da ventaja a especies longevas como *C. candidissimum* de volverse dominantes.

Para *G. ulmifolia* no se encontraron diferencias significativas en el DR ($p=0,4284$), ni en el ISC ($p=0,8259$), por tanto, los niveles de competencia se mantienen significativamente iguales sin importar el estadio de desarrollo en el que se encuentra el bosque.

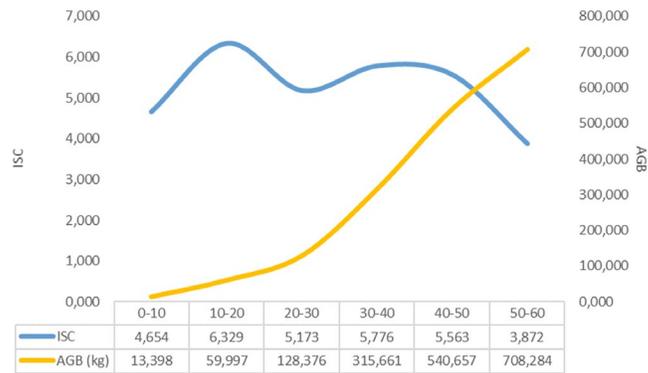


Figura 6. Distribución diamétrica del índice de superposición de copas (ISC) y biomasa aérea en kilogramos (AGB) de los árboles centrales de la especie *Guazuma ulmifolia*, en bosques del PNPV, Guanacaste, Costa Rica.

Figure 6. Diametrical distribution of the tree top superposition index (ISC) and aerial biomass (KG) (AGB) for central trees of *Guazuma ulmifolia*, in the forest at PVNP, Guanacaste, Costa Rica.

Discusión

Índices de competencia (DR e ISC) y biomasa aérea (AGB)

Teniendo en cuenta que el valor de DR expresa el efecto competitivo de los individuos vecinos sobre el árbol central (A_i), por lo que entre mayor sea el d de los árboles competidores con respecto al A_i y menor sea la distancia comprendida entre uno y otro, mayor es el DR, lo que corresponden a elevada competencia (Vásquez, Lago y Gonzáles, 2001). El presente estudio demostró que los individuos de *C. candidissimum* como de *G. ulmifolia* se encuentran expuestos a niveles altos de competencia, debido a que en todas las unidades de muestreo se encontró al árbol central rodeado de individuos de hasta 35 especies diferentes en distancias no mayores a los 11 metros.

El ISC utilizado como referencia para la capacidad competitiva de un determinado individuo, corroborado con Liete, Zubizarreta-Gerendiain, y Robinson, (2012). Méndez-Toribio, Martínez-Cruz, Cortés-Flores, Rendón-Sandoval y Ibarra-Manríquez (2014); Gallardo-Cruz, Meave y Pérez-García (2005), y Pérez-García y Meave (2004) al presentar superposiciones de copas superiores al 300 % son considerados con alta competencia. De la misma forma, en el caso de *G. ulmifolia* un 90 % de los individuos muestreados presentaron valores superiores al 300 %.

El error de muestreo para AGB, DR e ISC se considera aceptable, ya que en todos los casos se encontró por debajo del 20 % (Ortiz y Carrera, 2002). En *C.*

Cuadro 3. índice de distancias ponderadas por dimensiones (DR) e índice de superposición de copas (ISC) de los individuos Ai para cada estadio de sucesión evaluado, en bosques del PNPV, Guanacaste, Costa Rica.

Table 3. Distances index weighted for dimensions (DR) and tree top superposition index (ISC) of Ci trees for every string stage assessed in the forest at PVNP, Guanacaste, Costa Rica.

| Índice | Estadio de sucesión | <i>Calycophyllum candidissimum</i> | <i>Guazuma ulmifolia</i> |
|--------|---------------------|------------------------------------|--------------------------|
| DR | >30 a años | 1,54a | 2,30f |
| | <25 a años | 5,11b | 2,23f |
| ISC | >30 a años | 4,98c | 5,57e |
| | <25 a años | 6,74d | 5,30e |

candidissimum el AGB es quien posee el mayor porcentaje de error, debido a que los individuos muestreados presentaron una gran amplitud en la desviación de sus dimensiones con respecto al promedio. En *G. ulmifolia* el DR posee el mayor sesgo, esto producto de que en la PP 9 la densidad en el número de individuos fue muy baja y los individuos centrales tenían en su mayoría, diámetros superiores a los 25 centímetros, por lo que la competencia fue muy baja en comparación con lo obtenido en otras PP con un mayor número de individuos por unidad de área.

En ambas especies se obtuvo el ISC como la variable con el menor error de muestreo, esto se puede deber a que como lo menciona Lang, Härdtle, Bruelheide, ..., y Von Oheimb (2010) las dimensiones y arquitectura de copa son respuesta morfológica de cada especie a la competencia por luz dada en años previos. En el presente estudio, los individuos potencialmente competentes corresponden en su mayoría a organismos con patrones de forma y tamaño de copa muy similar, y la variabilidad en los datos de ISC fue baja.

Índice de distancias ponderadas por dimensiones (DR)

Al analizar la distribución de “j” invertida, que muestra la estructura diamétrica poblacional típica de bosques dinámicos (Melo, Fernández-Méndez y Villanueva, 2017), como los encontrados en el PNPV (Powers et al., 2009; Rojas-Cháves, Vilchez-Alvarado, Moya-Roque, y Sasa-Marín, 2015), se muestra como la cantidad de individuos por unidad de área es máxima en la clase de 0 a 10 cm de d y disminuye conforme se aumenta en diámetro (Powers et al., 2009). Lo cual, es congruente con la información contenida en las figuras 3 y 4 donde en las primeras clases diamétricas la competencia fue muy alta y disminuyó conforme aumentó el diámetro.

En las figuras 3 y 4, presentan las curvas de incremento en biomasa arriba del suelo (AGB) hasta alcanzar el punto, donde según explican Uslar, Mostacedo, y Saldías (2003); Hernández y Castellanos (2006); y

Interián-Ku, Vaquera-Huerta, Valdéz-Hernández, García-Moya, Romero-Manzanares, y Borja-De la -Rosa, (2007) existe una liberación espacial y de competencia, con una tendencia al aumento en las tasas de crecimiento diamétrico y de AGB (Louman, Valerio y Jiménez, 2001). En *C. candidissimum* este punto se dio en la clase diamétrica de 30 a 40 cm y el tiempo estimado de liberación fue de 89 años. Mientras que en *G. ulmifolia* fue entre los 20 y 30 cm de d y se tarda un aproximado de 66 años. Esto indica que el *C. candidissimum* es una especie que en la estructura vertical del bosque alcanza niveles superiores a los de *G. ulmifolia*, con menor altura y lapso de tiempo inferior, para llegar a un punto de potencial liberación de competencia y alcanzar sus máximos valores de biomasa. Cabe destacar que la mortalidad de *C. candidissimum* (5 %) fue mucho menor que la de *G. ulmifolia* (34 %); lo que indica que la sobrevivencia de ambas especies es diferente.

En un estudio realizado por Meza y Mora (2003), se encontró que en bosques secos sin manejar de la zona noroeste de Costa Rica la mortalidad anual promedio para todas las especies puede alcanzar valores del 90 %, entre las categorías diamétricas de 0 y 25 cm de d. Este valor disminuye significativamente al pasar a clases diamétricas superiores, debido a la gran competencia por recursos dada en los primeros años de desarrollo (Melo et al., 2017). Lo que también justifica la tendencia del DR y AGB encontrado en las figuras 3 y 4.

López, Villalba y Peña-Claros (2012) y Meza y Mora (2003) señalaron que el incremento diamétrico promedio para los árboles en bosque seco ronda los 0,22 y 0,49 cm anuales, valores cercanos a los utilizados para la estimación del periodo de tiempo requerido por *C. candidissimum* y *G. ulmifolia* para alcanzar los puntos de intersección entre las curvas de DR y AGB. Es importante resaltar que en los bosques secos las tasas de crecimiento son menores en comparación con los bosques lluviosos, dadas las limitaciones interpuestas por la extensión e intensidad de la época seca. De igual forma, la frecuencia y dimensión de los incendios forestales, fenómenos climáticos como “El Niño” y el

condicionamiento a la variable disponibilidad de recursos por pulso estacional y de competencia (Olascuaga-Vargas, Mercado-Gómez, y Sánchez-Montaño, 2015).

Los valores de correlación en la secuencia del DR con el AGB para ambas especies centrales, son congruentes con Vásquez-Piqué y Pereira (2004), que afirmaron que la reducción de la competencia aumenta la biomasa arriba del suelo.

Índice de superposición de copas (ISC)

En *C. candidissimum*, así como en *G. ulmifolia*, la intersección de las curvas de ISC y AGB mostradas en las figuras 5 y 6, se dan en las penúltimas clases diamétricas, valores cercanos al diámetro máximo registrado para cada una de estas especies, lo que indica que estos individuos se encuentran en competencia intensa a lo largo de casi toda su vida. La compleja fisiología típica de las especies de bosques caducifolios (Janzen, 1986; Mooney, Bullock y Medina, 1996; Burnham, 1997; y Instituto Alexander Von Humboldt, 2002), y el constante déficit hídrico anual, traen como consecuencia la adaptación de las plantas a condiciones de sequía, por lo que estas se ven obligadas a crear diferentes estrategias fenológicas; desde especies que se defolian por completo durante la época seca, hasta plantas siempre verdes (Holbrook, Whitbeck, y Mooney, 1995; Eamus, 1999; Eamus y Prior, 2001) y fisiológicas como la absorción de luz y el control de la conductividad estomática para evitar la deshidratación (Murphy y Lugo, 1995; Lobo, Quesada, Stoner, Fuchs, Herrerías, Rojas-Sandoval, y Saborío-Rodríguez, 2003; y Luttge, 2008). Es muy común encontrar especies con tendencia escandesciente, que generan doseles más cerrados en términos espaciales, pero no precisamente en términos de competencia (Guariguata y Ostertag, 2002). Según los autores mencionados anteriormente, en un bosque seco tropical la competencia aérea se da en gran intensidad y en pulsos estacionales a través de la ontogenia de los individuos.

Sin embargo, la competencia no se debe explicar solo en términos espaciales, basado únicamente en características como la extensión y diámetro de las copas, porque no consideran aspectos fisiológicos fundamentales para la sobrevivencia de los individuos como la capacidad fotosintética y la habilidad de cada especie para administrar la pérdida de agua por transpiración (Sprinz y Burkhart, 1987).

Índice de distancias ponderadas por dimensiones según la importancia relativa de la especie competidora (DRR)

Para ambas especies centrales se determinó que la competencia se da en mayor grado de forma intraespecífica, debido a que son las especies más abundantes y las que poseen un mayor peso ecológico

en el bosque. Además, son especies que compiten fuertemente entre ellas, como ya demostraron los valores obtenidos de DRR; donde *G. ulmifolia* es la segunda especie más competente para el *C. candidissimum* y el *C. candidissimum* es la tercera especie más competente para *G. ulmifolia*. Esto puede explicarse con el principio presentado por Rico-Gray y García-Franco (1992), donde menciona que en la regeneración de los bosques secos tropicales la dinámica de claros y el banco de semillas del suelo son de menor importancia; ya que sitios sucesionales jóvenes son en su mayoría colonizados por especies pioneras de rápido crecimiento, que se ven potenciadas en desarrollo por perturbaciones como el fuego (Ewel, 1977) y logran adaptarse a los sitios y persisten a través de las sucesiones; estas especies son definidas por Plana (2000) como taxones climáticos del bosque seco tropical. En bosques tropicales caducifolios, el viento constituye la vía más eficiente para que una determinada especie pueda llegar a un sitio, por lo que las especies con dispersión anemócora, como *C. candidissimum*, y las especies de frutos dehiscentes como *Gliricidia sepium*, tercer competidor más fuerte de *C. candidissimum*, suelen tener una ventaja en el momento de la colonización de estos espacios disponibles en el bosque (Janzen, 1988; y Powers et al., 2009), especialmente en bosques en estadios iniciales e intermedios como los evaluados en el presente estudio.

La especie *G. ulmifolia* ha sido destacada en múltiples estudios como una de las especies más agresivas del bosque seco tropical, en términos de dominancia, abundancia y frecuencia (Picado, 1994; Gonzáles, 2002; y Olascuaga et al., 2015) y que se encuentra fuertemente representada en todas las clases de crecimiento (Hernández-Salas, Quesada, y Gonzáles, 2002). Esto se puede justificar con lo mencionado por Janzen (1982), quien hace referencia a que la gran abundancia de esta especie en los bosques estudiados se debe a la gran palatabilidad de sus frutos para el ganado, el cual se ha vuelto su principal dispersor, especialmente en zonas donde el pastoreo es utilizado con frecuencia para el control de la carga de combustibles superficiales para evitar incendios. Así mismo, Powers et al. (2009) mencionó a *G. sepium* como una de las especies con mayor representatividad en los bosques del Parque Nacional Palo Verde, lo que coincide con el DRR para esta especie, que representa un alto IVI y una competencia elevada para la especie *C. candidissimum*.

Para ambas especies centrales, la cuarta especie más competente correspondió a *Quadrella odoratissima*; la cual fue muy abundante y frecuente, aunque su dominancia fue baja debido a que, en comparación con los otros grandes competidores identificados en este estudio, la especie corresponde a un árbol con dimensiones que no superan los 15 centímetros de *d* y los 3 metros de altura. Esta especie posee la particularidad de que su mortalidad en campo es muy

baja en comparación con los otros competidores. *Coccoloba venosa*, es común encontrarla ramificada y con múltiples ejes, lo que en términos de diámetro medio y copa le permite alcanzar grandes dimensiones que la vuelven una especie dominante, y a pesar de que se da una alta mortalidad de sus ejes los individuos reponen la pérdida rápidamente y logran sobrevivir en el tiempo. En casos como estos, algunos autores como [Trinder, Brooker y Robinson \(2013\)](#) sugieren que la competencia debería medirse a través de métodos más directos que consideren la demanda nutricional de las especies; ya que el hecho de que estas compartan un mismo espacio en común, no quiere decir que compitan por los mismos nutrientes, ni en las mismas concentraciones, dando como origen casos donde las especies más que competir se encuentran coexistiendo o apenas sobreviviendo. Basados en el principio de competencia diferencia mencionada por [Craine y Dybzinski \(2013\)](#) que expresa que las especies que comparten un espacio en común no siempre tienen las mismas demandas en términos de luz, agua y nutrientes.

El resto de las especies competidoras identificadas no presentaron un patrón de DRR relevante para este estudio. Sin embargo, el método usado no contempló la evaluación de otros mecanismos y recursos por los que las plantas compiten, y que no se pueden inferir a través de este tipo de muestreo ([Trinder et al., 2013](#); [Craine y Dybzinski, 2013](#)).

Competencia en diferentes estadios de sucesión

Según [Harold y Hocker \(1984\)](#) en las primeras etapas de desarrollo, los individuos especialmente de especies que pueden llegar al dosel superior, se enfocan en el crecimiento longitudinal y limitan el crecimiento en diámetro. La alta longevidad y baja mortalidad del *C. candidissimum* puede explicar, como esta especie puede alcanzar sucesiones más avanzadas, donde el descenso en la cantidad de árboles vecinos logra estabilizarse y los individuos de la especie estudiada pueden extender su copa y potenciar el crecimiento en diámetro, condiciones que le permiten dominar sobre sus vecinos y reducir significativamente los niveles de competencia en comparación al estadio inicial ([Louman, Valerio y Jiménez, 2001](#)). Además, la alta disponibilidad de agua presente en el sitio correspondiente al estadio más avanzado que se evaluó para esta especie permite que los individuos puedan desarrollarse mejor, lo que da a especies longevas una mayor oportunidad de establecerse como especies dominantes, en comparación con otras que poseen ciclos de vida más cortos o no logran alcanzar grandes dimensiones.

En *G. ulmifolia* la situación cambia parcialmente; pues esta especie también invierte mucho de su energía en el crecimiento longitudinal y limitación del crecimiento en diámetro. Su longevidad fue menor que la de *C.*

candidissimum y se presentó en todas las categorías diamétricas con valores altos de IVI, explicados por su abundancia y frecuencia ya mencionadas en este texto por varios autores que indican una alta capacidad colonizadora y su exitoso mecanismo de dispersión que le permite seguir hasta estadios avanzados de sucesión. Sin embargo, se observó que existe una alta mortalidad de individuos en categorías medias y superiores, y que no alcanzan diámetros mayores a los 60 centímetros.

El análisis entre las parcelas permanentes mayores a 30 años (PP 9 y 10) y las menores a 25 años (PP 11 y 12) permitió distinguir que existen diferencias significativas en los niveles de competencia para *C. candidissimum*; con una mayor competencia en las parcelas de menor edad que disminuye conforme se avanza en la sucesión; mientras que para *G. ulmifolia* esta competencia se mantiene constante.

Conclusiones

La competencia disminuye conforme aumenta la biomasa.

C. candidissimum y *G. ulmifolia* mantienen una fuerte competencia espacial a nivel de copas durante casi toda su ontogenia.

Existen altas tasas de competencia intraespecífica en ambas especies.

Quadrella odoratissima y *Coccoloba venosa* son especies venosa son altos competidores potenciales para *C. candidissimum* y *G. ulmifolia*.

C. candidissimum presenta menor competencia conforme aumenta la sucesión.

G. ulmifolia no tiene cambio significativo en los niveles de competencia entre estadios de sucesión.

Recomendaciones

Integrar estudios con variables fisiológicas como capacidad fotosintética y demanda nutricional.

Realizar el muestreo durante varios años, con el fin de obtener el incremento anual tanto de los árboles centrales como de los competidores a través de los años, según las variaciones climáticas.

Aumentar el número y dimensiones de las muestras en cada estadio de sucesión para abarcar más sectores del PNPV y obtener mayor representatividad.

Realizar estudios similares para *Coccoloba venosa* y *Quadrella odoratissima*, las cuales presentan un alto potencial competitivo para otras especies del bosque secundario caducifolio.

Experimentar con el aumento de recurso hídrico en estos bosques a través de mecanismos eficientes de riego, de modo que se pueda probar de manera significativa el beneficio que esto trae a la regeneración de especies importantes y al desarrollo del ecosistema.

Implementar medidas de manejo en estos bosques, que permitan reducir la competencia sobre especies de importancia, lo que permite potenciar el desarrollo sucesional y de los individuos.

Referencias

- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters* 15: 365-377. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Burnham, K. (1997). Distributional results for special cases of the Jolly-Seber model. *Communications in Statistics* 26:1395-1409.
- Carvajal-Vanegas, D., y Calvo-Alvarado, J.C. (2013). Tasas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de vegetación en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 25 (10): 1-12. doi: <http://dx.doi.org/10.18845/rfmk.v10i25.1371>
- Chaves, J., Rejou-Mechain, M., Burquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, F. M., Goodman, R. C., Henry, M., Martinez – Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller –Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pelissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J. G. y Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20 (10): 3177-3190. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Craine, J.M. (2005) Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93 (6): 1041–1052.
- Craine, J.M., y Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology* 27 (4): 833-840.
- Curtis, J., y McIntosh, R. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32 (3): 476-496.
- Díaz-Cordero, G. (2012). El Cambio Climático. *Ciencia y Sociedad* 37(2): 227-240.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M., & Robledo, C.W. (2016). *Infostat*, versión 2016. Argentina: Universidad Nacional de Córdoba.
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 11-16.
- Eamus, D., y Prior, L. (2001). Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research* 32: 113-197.
- Ewel, J. (1977). Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop* 1: 103-117
- Fuchs, E.J., Lobo, J.A., y Quesada, M. (2003). Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the Tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17(1):149-157. Recuperado de <http://cro.ots.ac.cr/rdmcnfs/datasets/biblioteca/pdfs/nbina-841.pdf>
- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., y Pérez-García, E. A. (2005). Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Gillespie, T.W., Grijalva, A; y Farris, C.N. (2000). Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147:37-47. Recuperado de <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1009848525399>
- González, E. (2002). Composición y dinámica de diferentes estados sucesionales en el bosque seco tropical del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. En A. Chaverri, R. Quesada, E. Chaves, W. Fonseca, E. Sanabria (eds.). *Ecosistemas Forestales de Bosque seco Tropical: Investigaciones y Resultados en Mesoamerica*. Costa Rica: Heredia.
- González, M., Jurado, E., González, S., Aguirre, O., Jiménez, J., y Navar, J. (2003). Cambio climático mundial: origen y consecuencias. *Ciencia UANL* 6(3): 377-385.
- Guariguata, M., y Ostertag, R. (2002). Sucesión secundaria. En M.R. Guariguata y G.H Kattan. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 591-623). Costa Rica: Editorial Tecnológica
- Hamilton, J.M., Maddison D.J., Tol, R.S.J. (2005). Effects of climate change on international tourism. *Climate Research* 29: 245-254.
- Harold, W., y Hocker, Jr. (1984). *Introducción a la biología forestal*. México: ACT Editor S.A. 446 p.
- Hernández, L., y Castellanos, H. (2006). Crecimiento diamétrico arbóreo en bosques de Sierra de Lema, Guayana Venezolana: Primeras evaluaciones. *Interciencia*, 31(11): 779-786. Recuperado de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33912205>
- Hegyí, F. (1974). A simulation model for managing jack pine stands. Growth models for tree and stand simulation. Sweden: Royal college of Forestry (pp 74-90).
- Hernández-Salas, Z., Quesada-Monge, R., González, E. (2002). Cronosecuencia del bosque secundario tropical del Parque Nacional Palo Verde, Bagaces, Costa Rica. En A. Chaverri, R. Quesada, E. Chaves, W. Fonseca, E. Sanabria (eds.). *Ecosistemas Forestal de Bosque Seco Tropical: Investigaciones y Resultados en Mesoamerica*. Heredia: INISEFOR. pp 161-181.
- Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J.F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328:

Holbrook, N.M., Whitbeck J.L., y Mooney, H.A. (1995). Drought responses of neotropical dry forest trees. In S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge, Reino Unido. pp 243-276

Holdridge, L.R. (1967). *Life zone ecology*. San José, CR, Tropical Science Center. p. 40-43.

Instituto Alexander von Humboldt. (2002). El bosque seco tropical (bs-t) en Colombia, programa de inventario de la biodiversidad (pp. 1-24). Grupo de exploraciones y monitoreo ambiental gemma. Colombia: Bogotá.

Instituto Tecnológico de Costa Rica. (2014). *Atlas Digital de Costa Rica*. Cartago, Costa Rica. 1 DVD

Interián-Ku, V.M., Vaquera-Huerta, H., Valdéz-Hernández, J.I., García-Moya, E., Romero-Manzanares, A., y Borja-De la Rosa, A. (2007). Influencia de factores morfológicos y ambientales sobre el crecimiento en diámetro de *Caesalpinia gaumeri* Greenm en un bosque tropical caducifolio, en México. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente* 20(3): 255-270. DOI: <http://dx.doi.org/10.5154/rchscfa.2013.05.018>

IPCC. (2002). *Cambio climático y biodiversidad (Documento técnico V)*. Recuperado de <https://www.ipcc.ch/pdf/technical-papers/climate-changes-biodiversity-sp.pdf>

IPCC. (2007). *Cambio climático 2007 (Informe de síntesis)*. Recuperado de https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_sp.pdf

IPCC. (2014). *Cambio climático 2014: Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Contribución del Grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. Recuperado de https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg2/ar5_wgII_spm_es.pdf

Janzen, D.H. (1982). Natural history of Guacimo fruits (*Sterculiaceae*: *Guazuma ulmifolia*) with respect to consumption by large mammals. *American Journal of Botany* 69 (8): 1240-1250.

Janzen, D.H. (1986). Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. En Wilson, E.O. (ed.). *Biodiversity* (pp. 130-137). Washington D. C.: National Academy.

Janzen, D.H. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 105-116.

Lang, A.C., Härdtle, W., Bruelheide, H., Geibler, C., Nadrowski, K., Schuldt, A., Yu, M., y Von Oheimb, G. (2010). Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. *Forest Ecology and Management* 260 (10): 1708-1715.

Leite LP, Zubizarreta-Gerendiain, A., Robinson, A. (2012). Modeling mensurational relationships of plantation - growth loblolly pine (*Pinus taeda* L.) in Uruguay. *Forest Ecology and Management* 289: 455-462. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.016>

Lobo, J., Quesada, M., Stoner, K., Fuchs, E., Herrerias-Diego, Y., Rojas-Sandoval, J., y Saborio-Rodríguez, G. (2003). Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*, 90 (7), 1054-1063.

López, L., Villalba, R., y Peña-Claros, M. (2012). Ritmos de crecimiento diamétrico en los bosques secos tropicales: aportes al manejo sostenible de los bosques de la provincia biogeográfica del Cerrado Boliviano. *Revista Bosque* 33(2):211-219. DOI: <http://dx.doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2016.1.a02>

Louman, B., Valerio, J., Jiménez, W. (2001). En B. Louman, D. Quirós, y M. Nilsson. *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. Costa Rica: CATIE. pp 21-75.

Luttge, U. (2008). *Physiological Ecology of Tropical Plants*. 2da ed. Berlin: Springer-Verlag. 458 p.

Melo, O., Fernández-Méndez, F., y Villanueva, B. (2017). Hábitat lumínico, estructura, diversidad y dinámica de los bosques secos tropicales del Alto Magdalena. *Colombia Forestal* 20(1): 19-30. DOI: <http://dx.doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2017.1.a02>

Méndez-Toribio, M., Martínez-Cruz, J., Cortés-Flores, J., Rendón-Sandoval, F.J., y Ibarra-Manríquez, G. (2014). Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tzirtzicuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85 (4): 1117-1128. DOI: 10.7550/rmb.43457

Meza, V., y Mora, F. (2003). Dinámica y crecimiento diamétrico del bosque seco tropical no manejado, Parque Nacional Guanacaste, Costa Rica. XII Congreso Forestal Mundial. Canadá: Québec.

Ministerio de Relaciones Exteriores de Finlandia y Unión Internacional de Organizaciones de Investigación Forestal. (2009). *Adecuar los bosques al cambio climático: Una perspectiva global de los efectos del cambio climático sobre los bosques y las poblaciones y opciones de adaptación al mismo (Nota de orientación)*. Finlandia. 39 p. Recuperado de www.iufro.org/download/file/26206/4496/Policy_Brief_SPA_final.pdf

Mooney, H., Bullock, S., y Medina, E. (1996). Introduction to tropical dry forest. En Bullock, S., Mooney, H., y Medina, E. (eds.). *Seasonally dry tropical forests* (pp. 1-6). Cambridge: Cambridge University.

Murphy, P.G., y Lugo, A.E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88. Recuperado de <http://www.ltr.arizona.edu/webhome/jburns/Articles%20-Read/dryforest2.pdf>

Murphy, P.G., y Lugo A.E. (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean. In S.H Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests* (pp. 9-34). Reino Unido: Cambridge University

Olascuaga-Vargas, D., Mercado-Gómez, J., y Sánchez-Montaño, L.R. (2015). Análisis de la vegetación sucesional en un fragmento de bosque seco tropical en Tolviejo-Sucre (Colombia). *Colombia Forestal* 19(1): 23-40. DOI: <http://dx.doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2016.1.a02>

Organization for Tropical Studies. (2014). Estación biológica Palo Verde. Recuperado de http://ots.ac.cr/index.php?option=com_content&task=view&id=238&Itemid=415

Ortiz, E., Carrera, F. (2002). Estadística básica para inventarios forestales. En L. Orozco y C. Brumér (eds.). *Inventarios*

- forestales para bosques latifoliados en América Central. Turrialba: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Serie técnica: Manual técnico No 50. Costa Rica: Turrialba. pp 71-98
- Pérez-García, E. A., y Meave, J. A. (2004). Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology* 175 (2):147-163.
- Picado, W. (1994). Programa de incentivo al manejo del bosque secundario en Costa Rica (PIMBOS). Selección de áreas piloto y establecimiento de parcelas permanentes en fincas demostrativas del pacífico seco. Costa Rica: San José.
- Plana, E. (2000). Introducción a la Ecología y Dinámica del Bosque Tropical. Curso sobre gestión y conservación de bosques tropicales. España: Centro Tecnológico Forestal de Cataluña. 13 p. Recuperado de <http://www.bionica.info/biblioteca/Plana%20Bach%202000%20Ecologia%20bosque%20tropical.pdf>.
- Prance, W. (2006). Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. *Journal of Biogeography* 33 (3):3 85-386. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01471.x>
- Powers, J.S., Becknell, J.M.; Irving, J, y Pérez-Aviles, D. (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 285 (6): 959-970.
- Rico-Gray, V., y García-Franco, J.G. (1992). Vegetation and soil seedbank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of vegetation science* 3 (5): 617-624.
- Rojas-Chávez, P. A., Vilchez-Alvarado, B., Moya-Roque, R., y Sasa-Marín, M. (2015). Combustibles forestales superficiales y riesgo de incendio en dos estadios de sucesión secundaria y bosques primarios en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 12(29): 29-45. DOI: <http://dx.doi.org/10.18845/rfmk.v12i29.2253>
- Sánchez-Azofeifa, A., Kalacska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J., Nassa, J., y Rodríguez, J. (2005). Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19(2): 1-2
- Sprinz, P.T., y Burkhart, H.E. (1987). Relationships between tree crown, stem, and stand characteristics in unthinned loblolly pine plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 17(6): 534-538.
- Tosi, J., Watson, V., y Echeverría, J. (1992). Potential impacts of climate change on the productive capacity of Costa Rican forests: a case study. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical. 74 p.
- Trinder, C., Brooker, R., y Robinson, D. (2013). Plant ecology's guilty little secret: understanding the dynamics of plant competition. *Functional Ecology* 27(4): 918-929. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12078>
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. (2015). Especies para Restauración. Recuperado de http://www.especiesrestauracion-uicn.org/data_especie.php?sp_name=Calycohyllum%20candidissimum
- Uribe-Botero, E. (2015). El cambio climático y sus efectos en la biodiversidad en América Latina. Chile: Santiago. 86 p. Recuperado de http://repositorio.cepal.org/bitstream/handle/11362/39855/S1501295_en.pdf;jsessionid=3B938A87945D3A9D132330450FA9736F?sequence=1
- Useros-Fernández, J. L. (2013). El cambio climático: sus causas y efectos medioambientales. *Anales de la Real Academia de Medicina y Cirugía de Valladolid* 50: 71-98. Recuperado de <http://dialnet.unirioja.es/servlet/oaiar?t?codigo=4817473>
- Uslar, Y. V., Mostacedo, B., y Saldías, M. (2003). Composición, estructura y dinámica de un bosque seco semideciduo en Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39: 25-43.
- Vásquez, J., Lago, J., y Gonzáles, A. (2001). INCO: PROGRAMA PARA EL CÁLCULO DE ÍNDICES DE COMPETENCIA DE ESPECIES FORESTALES. España: Universidad de Huelva. 6 p. Recuperado de http://www.uhu.es/franciscoj.vazquez/3CFE_Inco.pdf
- Vázquez-Piqué, J., Pereira, H. (2004). Modelos de crecimiento en diámetro para alcornoques del centro y sur de Portugal. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 18: 219-226.
- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., and Chave, J. (2009). Global wood density database. *Dryad*. Recuperado de <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>

Este artículo debe citarse como:

Fallas-Montero, E; Vilchez-Alvarado, B. (2018). Competencia en el desarrollo de *Calycohyllum candidissimum* (Vahl) DC. y *Guazuma ulmifolia* Lam. en bosques secundarios caducifolios del Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 15(37), 34-47. doi. 10.18845/rfmk.v15i37.3598