

CAMBIOS EDAFICOS ASOCIADOS A TRES ETAPAS SUCESIONALES DE BOSQUE TROPICAL SECO EN GUANACASTE, COSTA RICA¹

*Ernesto A. Alfaro**, *Alfredo Alvarado^{2/**}*, *Adelaida Chaverri**

Palabras clave: Bosque secundario, inceptisoles, Guanacaste, sabanas, sucesión.

RESUMEN

El presente trabajo se llevó a cabo en la Estación Biológica Forestal Horizontes, Guanacaste, con el objetivo de estudiar la relación cobertura vegetal/suelo en un área con 2 tipos de suelo dominantes (Andic y Typic Haplustepts) y bajo 3 tipos de cobertura vegetal (pastizal, bosque de 13 años de plantado, bosque de 17 años de plantado). El tipo de suelo afectó significativamente varias de las características del suelo, siendo mayores en los suelos con influencia de cenizas volcánicas el pH en NaF, la disponibilidad de P, Fe y Mn así como la conductividad hidráulica y la penetrabilidad superficial; por el contrario este tipo de suelos presentó menor densidad aparente. El mantillo proveniente de la cobertura boscosa tiene mayores contenidos de N, Ca, Mg, K y Fe que el producido por las pasturas y el aporte total de nutrimentos a través del mismo aumentó de los pastos (4.51%) al bosque de 13 años (7.05%), con una merma en el mantillo de los bosques de 17 años (6.16%). Los contenidos de Fe y Mn, tanto en suelos como en mantillo, son inferiores en los suelos con influencia de ceniza volcánica que en aquellos sin dicha influencia. El tipo de cobertura vegetal no afectó algunas propiedades del suelo, tales como el pH, la acidez, el contenido de materia orgánica y de K; sin embargo, los contenidos de Ca y Mg en el suelo aumentaron significativamente bajo cobertura de bosque de 13 años, con una disminución en los bosques de 17 años.

ABSTRACT

Soil changes associated to three forest succession stages in tropical dry forest of Guanacaste, Costa Rica. The study was conducted at the Horizontes Forestry Experimental Station, in Guanacaste, Costa Rica. The purpose was to analyze the relation of plant cover to soil properties in an area dominated by Andic and Typic Haplustepts under 3 types of plant cover (grassland, 13 years old plantation, 17 years old plantation). Soil type affected different soil characteristics significantly. For soils influenced by volcanic ash, a higher pH in NaF, P availability, hydraulic conductivity and surface permeability were all found. On the other hand, this soil type showed lower bulk density and Olsen extractable Fe and Mn. The litter derived from forest cover had higher contents of total N, Ca, Mg, K, and Fe than that derived from grassland litter. Contribution of nutrients from litter was greatest in the 13 years old forest (7.03%), lower in the 17 years forest (6.16%) and least in grassland (4.51%). The contents of Fe and Mn in the litter were smaller for soils influenced by volcanic ash than for those without this influence. Plant cover did not affect some soil properties such as pH, acidity, K and organic matter content. However, Ca and Mg contents of the soils were significantly higher under the 13 years forest cover than the 17 years forest.

1/ Recibido para publicación el 28 de marzo del 2001.
2/ Autor para correspondencia. Correo electrónico: alfredoa@cariari.ucr.ac.cr

* Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

** Centro de Investigaciones Agronómicas, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

INTRODUCCION

El bosque tropical seco de Centroamérica, cubre un área total estimada en 139.732 km² (27% de toda la región) y en Costa Rica, una superficie de 3750 km² (7.3% del territorio nacional) (FAO/CCAD/CCAB-AP 1997). Este tipo de bosque representa un fenómeno bioclimático de adaptación en el cual las plantas experimentan sequía por un período de hasta 6 meses y las gramíneas y arbustos conforman una vegetación secundaria, resultado de acciones antrópicas recientes (Middleton et al. 1997, Vargas 1999).

El bosque tropical seco en Costa Rica comprende bosques residuales (que pueden ser caducifolios o de galería) y los ecosistemas sucesionales de 3 tipos principales: potreros o sabanas, matorrales espinosos y bosques de sucesión (Picado 1994, Vargas 1999). Los bosques residuales ocupan pequeñas áreas en las cuales dominan 3 a 4 especies de valor comercial en las partes planas bajas y 8 a 10 en las zonas más elevadas (Picado 1994).

En el trópico seco de Costa Rica, al igual que en otros tipos de bosque, las pasturas son el primer paso de la sucesión ecológica, después de la remoción del bosque primario. Los términos sabana y pastura, se refieren a comunidades que varían desde pastizales desprovistos de árboles hasta una mezcla de árboles aislados con una vegetación herbácea subyacente, en zonas más o menos planas tradicionalmente usadas para el pastoreo. La formación de pasturas dominadas por jaragua (*Hypparrhenia rufa*), planta de origen africano que prospera con las quemadas anuales durante la época seca, ocurre a partir de su introducción en Costa Rica, aproximadamente a principios del siglo XX (Daubenmire 1972).

Bajo cobertura de gramíneas, los suelos de Guanacaste se compactan con el pastoreo, causando un efecto negativo sobre la regeneración del bosque (Agüero y Alvarado 1983). De hecho, la velocidad de infiltración en sitios bajo bosque oscila entre 0.44 y 9.0 mm/min, disminuyendo a valores entre 0.01 y 0.7 mm/min en sitios bajo pastoreo de *H. rufa* y *Cynodon nlemfuensis* (Schonwolf 1993). Por el contrario, la presencia de pasturas y ganado puede favorecer

la sucesión ecológica al mejorar: 1) La dispersión de semillas de guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*) y jícaro (*Crescentia alata*) vía excreta (Janzen 1982 a,b, Alvarado et al. 1982); 2) La disponibilidad de P; 3) La densidad aparente (disminución de 1.05 a 0.93 t/m³); 4) La porosidad (aumento del 13 al 21%) debajo de la excreta (Henrick y Lal 1995, 1996) y 5) La disminución del forraje y así, la menor frecuencia de incendios en este tipo de ecosistemas (Barboza 1994). Daubenmire (1972) encontró mayores concentraciones de Ca y Mg pero menores de K en suelos cubiertos con bosque, por lo que el pH era mayor en este tipo de ecosistemas que en el pasturas. Johnson y Wedin (1997) encontraron valores inferiores de C, N y K, así como mayores cantidades de microelementos en los suelos bajo pasto que en los suelos bajo vegetación de bosque al convertir el bosque seco tropical a pasturas en Typic Ustropepts y Cumulic Haplustolls de la Reserva Biológica Lomas de Barbudal.

La segunda etapa de la sucesión ecológica hacia el bosque secundario se da como resultado del abandono parcial de potreros dedicados a la producción de carne, así como a la degradación parcial del ecosistema de sabana por sobrepastoreo (Janzen 1987). Con relación a los bosques sucesionales, Picado (1994) menciona que en sitios de menos de 10 años dominan arbustos y lianas de temperamento heliófito, con abundante presencia de guácimo (*Guazuma ulmifolia*) y con especies de alto valor comercial a nivel de brinzal (*Cordia alliodora* y *Enterolobium cyclocarpum*). En etapas sucesionales de 12 a 15 años, dependiendo de la ubicación geográfica y del grado de intervención humana, tienden a dominar el gallinazo (*Schizolobium parahybum*), el guanacaste (*E. cyclocarpum*) y el cenízaro (*Samanea saman*). Según Pacheco (1998), la composición florística y la estructura de los sitios se vuelve más compleja con la edad, de manera que las especies pioneras se presentan en los estadios tempranos de sucesión (1 a 18 años), mientras que en los sitios de 60 y 100-500 años se encuentran especies arbóreas esciófitas de grandes dimensiones, maduras o en estado de crecimiento. En el ambiente tropical seco, el cambio de bosque pristino (140 árboles/ha) a

bosque secundario de 80 años (155 árboles/ha) acarrea un aumento significativo en el número de especies arbóreas (Chapman y Chapman 1990). En la Reserva Forestal Monte Alto, Hojancha, Guanacaste, Fonseca y Vásquez (1999) definieron 4 etapas sucesionales: potrero en recuperación, bosque pionero, bosque secundario y bosque primario intervenido; se encontró un mayor número de especies en el bosque secundario, que el bosque primario intervenido es el más diversificado (según los índices de Shannon-Wiener y Simpson) y que las especies de mayor importancia en el potrero en recuperación fueron el targuá (*Corton drago*), el laurel (*Cordia alliodora*) y el gallinazo (*S. parahybum*).

La sucesión ecológica en regiones secas está principalmente supeditada a la falta de agua (Kramer 1997), en particular durante la estación seca y ventosa de Guanacaste (Vallejos 1996), aunque otros factores como la calidad del suelo (fertilidad, propiedades físicas etc.), el uso previo del sitio (con o sin quemas, tipo de cultivo, fertilización, etc.), la distribución y estrategias de difusión de fuentes semilleras y las características propias de las especies colonizadoras (Janzen 1987, Finegan 1992), son igualmente importantes. Para especies con alto requerimiento lumínico en el bosque seco tropical, son de importancia la sombra y la defoliación por herbívoros (Gerhardt 1993, 1998, Gerhardt y Fredricksson 1995). Debido a que la población de esporas de micorrizas no varía entre ecosistemas de bosque y pasto en Guanacaste, la regeneración de especies forestales en los pastizales no se vería afectada por la falta de hongos (Johnson y Wedin 1997). Rojas (1992) encontró que al esterilizar suelos de Guanacaste (Typic y Vertic Haplustalfs) en viveros de leucaena (*Leucaena leucocephala*), guanacaste macho (*Albizia guachapelle*) y teca (*Tectona grandis*) el crecimiento de las plántulas se redujo considerablemente y que al inocular los mismos suelos con *Glomus manihota* y micorrizas nativas, las especies mencionadas crecieron mejor aunque no todas en la misma proporción.

En la región de Guanacaste, los suelos presentan una fertilidad natural elevada con una acumulación neta de cationes (Ca, Mg y K), va-

lores de pH neutros a ligeramente ácidos, contenidos de materia orgánica medios a bajos y deficiencias de P, Mn y Cu (Bertsch 1982, Mata 1982), así como de S y Zn (Bornemisza 1990, Cordero 1994). La fracción arcillosa tiende a estar dominada por arcillas esmectíticas (Vásquez 1978). Las principales variaciones pedológicas en zonas similares a las del presente estudio se deben al tipo de material parental del cual se forman los suelos (tobas, cenizas volcánicas y calizas), con formación de suelos poco profundos sobre la toba o las calizas (Entisoles), suelos arcillosos moderadamente profundos de origen lacustre en relieves plano cóncavos (Vertisoles) y suelos profundos, de textura media y sujetos a inundaciones anuales en los valles coluvio-aluviales (Inceptisoles y Mollisoles).

Numerosas observaciones y estudios se han hecho sugiriendo que la cobertura vegetal tiene un efecto positivo al mejorar las propiedades físicas y químicas de los suelos (Nye y Greenland 1960, Sánchez et al. 1985). Fisher (1990) y Perry (1994) sugieren que el incremento en el contenido de nutrimentos en el suelo bajo vegetación arbórea obedece a los siguientes mecanismos: 1) Adiciones de materia orgánica al ecosistema; 2) Fijación biológica de N por parte de las especies arbóreas; 3) Capacidad de almacenamiento y reciclaje de grandes cantidades de nutrimentos por algunas especies arbóreas; 4) Efecto de moderación del microclima por los árboles; 5) La rizosfera de los árboles favorece el reciclaje y la disponibilidad de nutrimentos; 6) La adición vía goteo de nutrimentos acumulados en la superficie de las hojas o por epífitas. El incremento de nutrimentos ocurre principalmente en los horizontes superficiales del suelo donde se encuentra la enorme biomasa radical de los árboles, se acumulan y mineralizan los detritos vegetales que llegan al suelo y se encuentra la mayor actividad microbiana (Jordan 1985).

Wesch (1999) demostró que la ocurrencia de leguminosas arbóreas en Palo Verde, Guanacaste, está fuertemente afectada por factores edáficos, en particular por los contenidos de limo, P, Ca, Mg y Na, los cuales influyen de diversas maneras sobre la actividad microbiana y por ende el mecanismo de fijación biológica de N. El autor

también encontró diferencias significativas en los niveles de P, Na, Zn y Mn, pero no de Fe, Cu, Mg o materia orgánica en suelos bajo diferentes tipos de cobertura boscosa. Bajo la copa de especies fijadoras de N el pH del suelo disminuye como resultado del proceso de nitrificación del N fijado biológicamente y a que durante el proceso de fijación de N las raíces tienden a exportar iones H hacia la rizosfera. El contenido de Ca también es menor bajo el follaje de las leguminosas arbóreas debido al lavado por las lluvias del Ca, desplazado por los iones H y a la absorción del elemento en cantidades apreciables durante el proceso de fijación de N. En el caso de la especie *S. saman* el contenido de Mo en el suelo fue 3 veces menor que el encontrado bajo el follaje de otras especies, mostrando la gran necesidad de esta especie por el elemento para fijar N.

El objetivo del presente trabajo fue estudiar la relación cobertura vegetal/suelo en un área con 2 tipos de suelo dominantes y bajo 3 tipos de cobertura vegetal.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del sitio de estudio

El área de estudio se encuentra en la Estación Experimental Forestal Horizontes (EEFH), la cual pertenece al Área de Conservación Guanacaste y forma parte del Parque Nacional Santa Rosa (Figura 1). La Estación tiene aproximadamente 7.300 ha y en ella se combinan pastizales, algunas áreas de reforestación experimental, bosques secundarios de diferente grado de desarrollo y algunas áreas de bosques de galería. Antes de 1990, la mayoría de estas tierras se dedicaron a la ganadería extensiva y otras al cultivo de arroz, sorgo y algodón.

El bosque seco de Guanacaste recibe entre 900 y 2400 mm de precipitación anual, concentrada entre mayo y noviembre, presentándose una marcada estación seca durante los meses restantes (Janzen 1986). Con esta cantidad de precipitación, la zona bien podría clasificarse como bosque húmedo o muy húmedo, si eventualmente

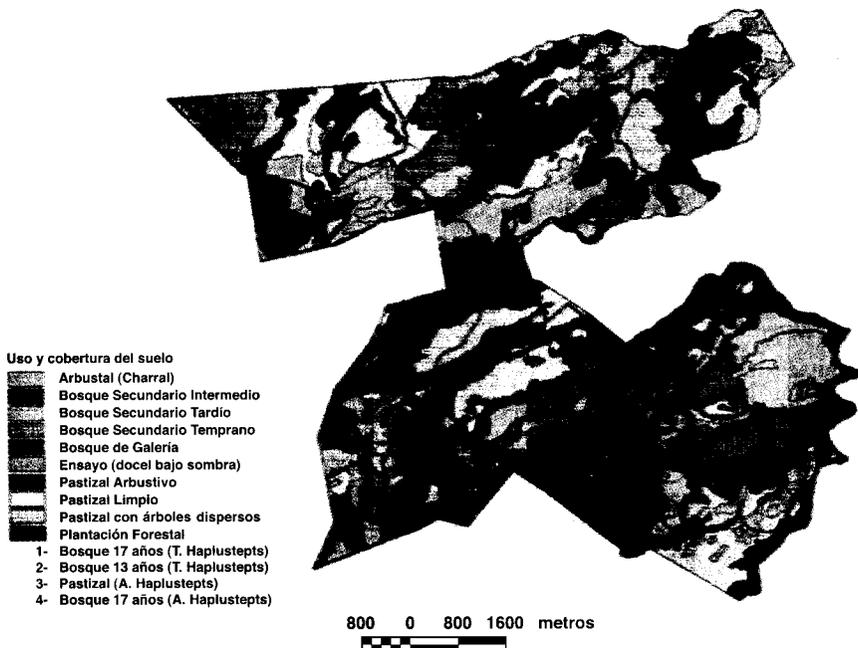


Fig. 1. Ubicación de los sitios evaluados en la E.E.F.H.

la zona no estuviera expuesta a los vientos cálidos del Golfo de Papagayo y a los vientos del norte que soplan durante la estación seca. En la zona también se presenta una reducción fuerte de la precipitación durante el “veranillo” o “canícula” en el medio de la estación lluviosa, con una duración de 1 a 6 semanas entre los meses de junio a agosto. Las temperaturas diarias oscilan entre los 16 y 23°C por la noche y entre 26 y 38°C durante el día.

La región está influenciada por fuertes procesos volcánicos ocurridos durante el plioceno-pleistoceno, los cuales originaron una extensa meseta de materiales piroclásticos denominados ignimbritas de color gris claro y negro conocidas como Formación Bagaces (Winters 1997). Esta formación está constituida por flujos piroclásticos en los cuales los vidrios tienen una composición dacítica-riolítica, presentándose las condiciones más ácidas en los flujos más recientes (Chiesa 1991). En algunos sitios de la EEFH las ignimbritas están cubiertas por cenizas volcánicas más recientes y de rocas piroclásticas de textura arenosa, parcialmente erosionadas y esparcidas por todo el terreno (Winters 1997).

La clasificación de los suelos del área de estudio fue realizada por Winters (1997), quien identificó 7 unidades cartográficas, 2 en terrenos con pendiente menor al 1% dominantes de la sección sur de la Estación (Vertisoles y suelos con características vérticas), 2 en pendientes entre 1 y 5% (Inceptisoles) y otra en pendientes mayores al 5%. Las otras 2 unidades cartográficas están conformadas por rocas de ignimbrita suelta (Entisoles) y por depósitos de cenizas volcánicas

(Andisoles) dominantes en la sección norte de la Estación (Figura 1).

El mapa preliminar de uso y cobertura de los suelos de la EEFH fue realizado por Splittler et al. (1998) utilizando la metodología de Splittler (1996) y sobre este mapa se escogieron las áreas de muestreo para el presente trabajo. Las unidades de vegetación descritas fueron: arbustal o charral, bosque secundario temprano, bosque secundario intermedio, bosque secundario tardío, bosque de galería, pastizal arbustivo, pastizal limpio, pastizal con árboles dispersos y plantación forestal. Las principales características de la vegetación asociada a cada estado sucesional pueden observarse en el Cuadro 1, en el cual se nota el fuerte cambio en el número de individuos, en el área basal y el volumen de los árboles, al pasar del pastizal arbustivo al arbustal (6 años de edad) con un incremento paulatino de individuos en los estados más tardíos de sucesión (13 a 50 años de edad) y una reducción del número de individuos y área basal de los mismos en el bosque primario, pero un incremento del volumen total del mismo (Splittler 2001).

Muestreo de suelos

El muestreo de suelos se realizó durante los meses de setiembre y octubre de 1998 (época lluviosa) con un reconocimiento preliminar para observar las fuentes de variación de los suelos según el estudio de Winters (1997) y evaluar la validez de las zonas preseleccionadas sobre el mapa de cobertura del suelo realizado por Splittler, Chaves y Vega (1998). Para este fin se realizaron barrenadas simples hasta una profundi-

Cuadro 1. Variación del número de individuos, el área basal y el volumen total en varias etapas sucesionales del bosque secundario en la Estación Biológica Forestal Horizontes (adaptado de Splittler 2001).

| Etapas sucesionales | Edad (años) | Total de individuos (N°) | Total área basal (m ² /ha) | Volumen total (m ³ /ha) |
|------------------------------|-------------|--------------------------|---------------------------------------|------------------------------------|
| Pastizal arbustivo | 1 | 56 | 0.7 | 1.0 |
| Arbustal o charral | 6 | 828 | 16.2 | 96.4 |
| Bosque secundario temprano | 13 | 795 | 15.1 | 48.1 |
| Bosque secundario intermedio | 17-25 | 914 | 18.8 | 66.6 |
| Bosque secundario tardío | 50 | 996 | 32.4 | 194.6 |
| Bosque primario | n.d. | 868 | 30.3 | 214.1 |

dad de 1.2 m y se estudiaron las principales características morfológicas (estructura, color, textura al tacto, presencia de horizontes endurecidos, moteamientos, etc.).

En el presente estudio, se obtuvo muestras de suelo en un pastizal, en un bosque secundario temprano de 13 años de edad y en 2 bosques intermedios de aproximadamente 17 años cada uno. En cada sitio se analizaron parcelas circulares de 154 m² y de cada una se extrajo una muestra de suelo compuesta (4 submuestras) a una profundidad de 0-30 cm con la ayuda de un barrenador tipo holandés y hasta una profundidad de 30 cm para realizar los análisis de rutina. Además, se tomó 4 muestras de suelos sin disturbar en cada sitio empleando un cilindro metálico de 6.5 cm de altura y 4.85 cm de diámetro interno para determinar la densidad aparente y la conductividad hidráulica. La resistencia mecánica del suelo se cuantificó con un penetrómetro de 12.3 cm de longitud de pistón y 5 mm de diámetro, obteniéndose un promedio de 3 lecturas al azar en cada parcela. También se tomó muestras compuestas (6 submuestras) de hojarasca o mantillo en cada parcela, utilizando un marco rectangular de 38 x 31 cm con el objeto de determinar los contenidos de nutrimentos de la misma.

Análisis de laboratorio

Los análisis de suelos se realizaron siguiendo la metodología descrita por Henríquez et al. (1998), de la siguiente manera: el pH del suelo se determinó con un potenciómetro en mezcla suelo:agua de 1:2.5; el P, K, Fe, Zn y Mn se extrajeron con la solución de Olsen modificada (NaHCO₃ 0.5M +EDTA 0.01M +Superfloc 0.01 pH 8.5) en relación 1:10, en la cual el P se determinó por colorimetría y los otros elementos por absorción atómica; el Ca y el Mg fueron extraídos con una solución de KCl 1M en relación 1:10 y cuantificados por absorción atómica; la acidez intercambiable se determinó en una solución neutra de KCl 1M relación 1:10, titulando con una de NaOH 0.01N con fenolftaleína como indicador; la materia orgánica se determinó por combustión húmeda en dicromato de potasio 1M ácido, titulando el exceso del dicromato con sulfato amónico ferroso 1N. Otros análisis realiza-

dos a las muestras de suelos fueron: el pH en NaF 1N en mezcla suelo:solución (1:50) según el método de Fieldes y Perrott (1966); la densidad aparente en muestras volumétricas sin disturbar y la determinación de su peso en el laboratorio, así como la retención de humedad por el método de la olla y membrana de presión (Jaramillo y Vásquez 1980) y la conductividad hidráulica siguiendo el método de (González 1980).

Los nutrimentos contenidos en el mantillo se determinaron por digestión en mezcla nítrico perclórica de material lavado con solución diluida de HCl 2% y luego de agua destilada, seca al horno a 70°C/24 h, molidas y pasadas por una malla N°40. Los diferentes elementos se determinaron por los mismos métodos descritos para el análisis de suelos, excepto el N total que se determinó por el método de Microkjeldahl, titulando con una solución de H₂SO₄ 0.02M.

Procesamiento de la información

El análisis de los resultados se realizó mediante estadísticos descriptivos, análisis de correlación de Pearson y pruebas de significancia de Tuckey entre el comportamiento de los factores físico-químicos del suelo y la hojarasca, con respecto a los estados sucesionales del bosque.

Además se determinaron las correlaciones con significancia estadística entre aspectos de la vegetación (área, volumen total y comercial) con los parámetros físico-químicos del suelo y los contenidos nutricionales de la hojarasca.

RESULTADOS Y DISCUSION

Para entender mejor los resultados de la presente investigación, es necesario describir más detalladamente los suelos de la Estación Experimental Forestal Horizontes (Figura 1). Estos incluyen áreas con influencia de cenizas volcánicas recientes de la zona norte (Andic Haplustepts, franco arcillosos y estructura suelta) y áreas sin influencia de dichas cenizas en la zona sur (Typic Haplustepts asociados con Vertisoles, arcillosos y bien estructurados) (Winters 1997); este patrón de distribución de suelos coincide con el encontrado por Mata (1982), en condiciones

similares de Guanacaste. La diferenciación de estos 2 tipos de suelos es importante en cuanto interaccionan con el efecto causado por el tipo de cobertura vegetal, objeto de estudio del presente trabajo.

En general, la fertilidad natural de los suelos en la zona de estudio es moderada a elevada ya que el pH está cercano a la neutralidad y los contenidos de Ca, Mg y K son óptimos a elevados; sin embargo, los contenidos de P, Fe y Mn son bajos. Los datos mencionados coinciden con lo mencionado por otros autores (Bertsch 1982, Mata 1982, Cordero 1994).

Efecto del material parental sobre las propiedades de los suelos

Para estudiar el efecto del material parental sobre las propiedades de fertilidad del suelo, excluyendo el efecto de la cobertura vegetal, se comparan 2 bosques coetáneos de 17 años de edad (Cuadro 2), uno en el Andic Haplustept (columna 3) y otro en el Typic Haplustept (columna 7).

La influencia de las cenizas volcánicas puede observarse al comparar los valores de pH en NaF de 8.4 y 7.7 para los Andic y Typic Haplustepts respectivamente; el valor más elevado en los suelos con influencia de cenizas volcánicas se debe a la formación de una fracción de arcilla no cristalina y no es mayor debido a que en regiones secas, como es el caso del presente estudio, este tipo de arcilla tiende a formar halosita en períodos de tiempo relativamente cortos (Alvarado et al. 2001). La mayor disponibilidad de P (7 mg/L), Fe (44 - 50 mg/L) y menor de Mn (3.1 a 7.8 mg/L) en los Andic Haplustepts que en los Typic Haplustepts (4.2, 40 y 19 mg/L de P, Fe y Mn, respectivamente) también obedece a una meteorización rápida de los materiales con poco grado de cristalización de las cenizas volcánicas.

Otra característica asociada al proceso de formación de los 2 tipos de suelo es la densidad aparente (0.86 vs 0.97 g/cm³), con valores considerados bajos, en particular cuando predominan

Cuadro 2. Características físicas y químicas del suelo bajo vegetación de pasto y bosques secundarios de diferente edad en la Estación Experimental Forestal Horizontes, Guanacaste, Costa Rica.

| Característica | Zona norte Andic Haplustepts | | | | Zona sur Typic Haplustepts | | | |
|--------------------------------------|---------------------------------|------|-------------------|-------|-------------------------------|--------|-------------------|--------|
| | Pastizal | | Bosque 17 años | | Bosque 13 años | | Bosque 17 años | |
| | Valor | D.E. | Valor | D.E. | Valor | D.S.E. | Valor | D.S.E. |
| pH H ₂ O | 6.6a | 0.16 | 6.8a | 0.18 | 6.6a | 0.11 | 6.6a | 0.22 |
| pH NaF | 8.8c | 0.67 | 8.4b | 0.60 | 7.6a | 0.36 | 7.7a | 0.52 |
| M.O., % | 6.9a | 3.10 | 5.9a | 1.36 | 4.2ab | 1.27 | 5.0a | 1.94 |
| Acidez, cmol(+)/L | 0.2a | 0.04 | 0.2a | 0.04 | 0.2a | 0.03 | 0.2a | 0.03 |
| Ca, cmol(+)/L | 8.6c | 1.43 | 14.0a | 2.85 | 17.4b | 1.40 | 14.1a | 2.86 |
| Mg, cmol(+)/L | 2.2d | 0.69 | 2.8c | 0.74 | 4.4b | 0.80 | 3.6a | 1.00 |
| K, cmol(+)/L | 1.0b | 0.26 | 0.9a | 0.22 | 0.8a | 0.24 | 0.8a | 0.17 |
| CICE, cmol(+)/L | 12.0c | 2.01 | 17.9a | 3.52 | 22.7b | 1.60 | 18.6a | 3.58 |
| P, mg/L | 6.5b | 2.60 | 7.5b | 1.67 | 4.1a ^a | 1.09 | 4.2a | 1.49 |
| Zn, mg/L | 0.7c | 0.25 | 2.1a | 0.91 | 3.4b | 0.97 | 2.4a | 0.87 |
| Mn, mg/L | 3.1c | 1.74 | 7.8b | 4.06 | 18.0a | 7.14 | 19.7a | 2.44 |
| Fe, mg/L | 55.1c | 8.60 | 44.2a | 14.63 | 31.3b | 9.53 | 40.6a | 17.45 |
| Cu, mg/L | 6.7b | 2.06 | 2.8a | 2.69 | 11.2a | 2.69 | 9.4a | 3.76 |
| Conduc. Hidrául., cm/h | 33.5ab | 25.9 | 57.6b | 83.9 | 10.8a | 15.84 | 14.4a | 18.00 |
| Penetrab.Superf., kg/cm ² | 32.3c | 9.0 | 21.5b | 3.3 | 18.0a | 0.9 | 14.4a | 1.6 |
| Retenc. Hum., 1.5 Mpa % | 31.9b | 7.31 | 31.0b | 7.10 | 33.78a | 3.98 | 36.9a | 5.05 |
| Densidad. Ap., Mg/m ³ | 0.95a | 0.11 | 0.86b | 0.09 | 1.01a | 0.07 | 0.97a | 0.14 |

D.E.: Desviación estándar.

las cenizas volcánicas y que correlacionan positivamente con la conductividad hidráulica (58 vs 14 cm/seg en $\frac{1}{2}$ media hora). La diferencia encontrada en penetrabilidad superficial (21.5 vs 14.4 kg/cm²) es difícil de explicar, en particular en suelos de densidad aparente tan baja; sin embargo, podría estar asociada al uso anterior de los terrenos para pastoreo en suelos de textura gruesa y fina, respectivamente, aunque los valores no son tan elevados como los encontrados por compactación de ganado en Guanacaste (Agüero y Alvarado 1983).

Efecto de la cobertura vegetal sobre la composición química del mantillo

Para estimar el efecto global del ingreso de elementos químicos al sistema a través de la vegetación dominante en cada sitio, se muestreó el mantillo adicionado por la misma al suelo (Cuadro 3). Se observó que la contribución porcentual de nutrimentos aportada por la cobertura vegetal, calculada como la sumatoria de los contenidos de N, P, Ca, Mg, K y Fe en el mantillo, es menor en el ecosistema de pasturas (4.51 %) que en el del bosque de 13 años (7.05 %) y de los bosques de 17 años (6.11 y 6.21 %); en el caso del ecosistema de pastos los contenidos de Ca y Fe en el mantillo son significativamente menores que los encontrados en los ecosistemas de bosque. La menor concentración de los mismos ele-

mentos en el mantillo de los bosques de mayor edad, sugiere que estos elementos se acumulan en tejidos de la planta que no se integran activamente en el proceso de reciclaje (tronco y ramas gruesas), por lo que su reciclaje en el ecosistema disminuye. Los datos presentados en el Cuadro 1 dejan ver con claridad el aumento del volumen total de madera en los ecosistemas de bosque secundario (Spittler 2001).

El contenido de N en el mantillo proveniente del bosque (1.13 a 1.29%) es más elevado que el encontrado en el mantillo asociado a los pastizales (0.92%) (Cuadro 3). Esta diferencia en concentración podría explicarse en el sentido de que la biomasa arbórea, que incluye varias especies de leguminosas, tiene mayor capacidad de reciclar N que la biomasa adicionada por el ecosistema dominado por gramíneas (Wesch 1999).

Al comparar los contenidos de nutrimentos en el mantillo en los suelos de la zona norte (Andic Haplustepts) con los de la zona sur (Typic Haplustepts) en la EEFH, se nota que la concentración de Fe y Mn en el mantillo producido por plantas y en suelos con influencia de cenizas volcánicas es inferior (1.58-1.74 % y 272-363 mg/kg, respectivamente) al contenido de los mismos elementos en el mantillo de plantas y en suelos sin dicha influencia (2.15-2.70 % y 661-701 mg/kg, respectivamente). Esta diferencia en

Cuadro 3. Composición química de la hojarasca en sitios cubiertos con pasto y 3 bosques secundarios de diferente edad en la Estación Experimental Forestal Horizontes, Guanacaste, Costa Rica.

| Característica | Zona norte Andic Haplustepts | | | | Zona sur Typic Haplustepts | | | |
|----------------|---------------------------------|------|----------------|------|-------------------------------|------|----------------|------|
| | Pastizal | | Bosque 17 años | | Bosque 13 años | | Bosque 17 años | |
| | Valor | D.S | Valor | D.S. | Valor | D.S | Valor | D.S. |
| N, % | 0.92b | 0.12 | 1.29a | 0.38 | 1.26a | 0.33 | 1.13a | 0.22 |
| P, % | 0.12b | 0.01 | 0.11b | 0.01 | 0.12b | 0.04 | 0.09a | 0.01 |
| Ca, % | 1.45b | 0.22 | 2.52a | 0.47 | 2.53a | 0.49 | 2.44a | 0.47 |
| Mg, % | 0.23a | 0.04 | 0.29b | 0.04 | 0.28b | 0.03 | 0.25a | 0.03 |
| K, % | 0.21a | 0.24 | 0.16a | 0.04 | 0.16a | 0.03 | 0.15a | 0.03 |
| Fe, % | 1.58a | 0.61 | 1.74a | 0.80 | 2.70b | 0.95 | 2.15a | 0.71 |
| Zn, mg/kg | 47a | 13 | 54a | 19 | 95b | 22 | 57a | 17 |
| Mn, mg/kg | 272b | 79 | 363b | 116 | 701a | 236 | 661a | 198 |
| Cu, mg/kg | 39a | 8 | 51c | 13 | 60b | 12 | 40a | 9 |

concentración es difícil de explicar en el caso de Fe, pero atribuible a una mayor disponibilidad de Mn en los Typic Haplustepts (Cuadro 2).

Efecto de la cobertura vegetal sobre las propiedades de los suelos

Para estudiar el efecto de la cobertura vegetal sobre las propiedades de los 2 suelos principales de la EEFH, deben compararse las columnas 1 y 3 para el Andic Haplustepts y las columnas 5 y 7 para el Typic Haplustepts, todas incluidas en el Cuadro 2.

En general, algunas variables estudiadas como el pH, la acidez intercambiable y el contenido de materia orgánica del suelo no se vieron afectados por el cambio en vegetación. Daubenmire (1972) encontró un ligero aumento del pH en suelos bajo cobertura boscosa, por lo que la reducción del pH del suelo sugerida por Wesch (1999) para suelos bajo leguminosas arbóreas, aparentemente no afecta el complejo edáfico cuando se considera el total de la cobertura vegetal y no en sus componentes individuales. La poca variación de la acidez del suelo bajo cualquier tipo de cobertura en Guanacaste es normal y en general, se puede considerar que la acidez del suelo no representa un problema para el crecimiento de los pastos ni de los árboles en esta región.

El tipo de cobertura vegetal tampoco afectó significativamente el contenido de materia orgánica del suelo en el presente estudio. Johnson y Wedin (1997), encontraron una disminución del contenido de materia orgánica del suelo al cambiar la cobertura de bosque a pasto, efecto atribuido a una mayor tasa de mineralización de los compuestos orgánicos al elevarse la temperatura del suelo. Sin embargo, en el presente estudio esta situación no se pudo corroborar, probablemente debido a que la acumulación de materia orgánica en el ecosistema de bosque requiere de más tiempo.

En el Cuadro 2 puede notarse como el contenido de Ca disponible en el suelo aumenta bruscamente al cambiar la cobertura de pasto a bosque de 13 ó 17 años (8.6 vs 15.2 cmol(+)/L), con una disminución estadísticamente significativa de Ca entre los suelos cubiertos con bosque de 13 y 17 años (17.4 vs 14.1 cmol(+)/L, respec-

tivamente). A falta de sitios con otras edades, podría suponerse que el cambio en cobertura vegetal conlleva un incremento en el contenido de Ca en el suelo, el cual aumenta paulatinamente bajo cobertura de bosque hasta los 13 años de edad, para disminuir después en los suelos bajo bosque de 17 años de edad. Aunque menos marcado, el aumento en la concentración de Ca en el suelo bajo bosque ya había sido observado anteriormente por Daubenmire (1972), pero no por otros autores (Johnson y Wedin 1997, Wesch 1999). Además, en concentraciones menores que las del Ca, el Mg intercambiable en cmol(+)/L sigue el mismo patrón de cambio: aumenta de 2.2 en pastizales a 4.4 en bosques de 13 años y decrece a 3.2 en bosques de 17 años, tendencia similar a la mencionada por Daubenmire (1972).

El aumento de Ca y Mg con el cambio de cobertura vegetal podría explicarse en función de los mecanismos de enriquecimiento de suelos descritos por varios autores (Jordan 1985, Fisher, 1990, Perry 1994), debido a que los árboles concentran ambos elementos en el follaje y el tronco, con una inmovilización preferencial de los mismos en los troncos de árboles en bosques en las etapas sucesionales más avanzadas. El cambio de especies dominantes arbustivas y lianas de temperamento heliófito (especies pioneras) con abundante presencia de *Guazuma ulmifolia*, *Cordia alliodora* y *Enterolobium cyclocarpum* durante los primeros 10 años de sucesión y de *Stryphnodendrum parahybum*, *E. cyclocarpum* y *Samanea saman* (especies esciófitas arbóreas maduras) en bosques de 12 a 15 años (Chapman y Chapman 1990, Picado 1994, Pacheco 1998, Spittler 2001), podrían contribuir a explicar este efecto, el cual se puede atribuir a una absorción diferenciada de estos elementos por algunas especies, como encontró Montagnini (2000) en el bosque tropical húmedo de Costa Rica. De hecho, otras especies exóticas calcófilas en plantaciones forestales en Guanacaste, crecen mejor cuando los niveles de Ca y Mg aumentan en el suelo (Vallejos 1996).

En el presente estudio, el contenido de K disponible en el suelo no varió significativamente desde el punto de vista nutricional entre terrenos con diferente tipo de cobertura (Cuadro 2).

Wesch (1999), tampoco encontró diferencias significativas entre los contenidos de Na y K del suelo cubierto por especies arbóreas leguminosas y no leguminosas de Palo Verde. Sin embargo, Daubenmire (1972), encontró valores mucho más elevados de K en suelo bajo pasto y Johnson y Wedin (1997) de Na, probablemente debido a que estos elementos se liberan rápidamente al quemar los pastos en forma anual, práctica común en Guanacaste.

Como la capacidad de intercambio de cationes efectiva (CICE) es la sumatoria de los elementos antes mencionados, esta otra variable también sigue el mismo patrón de comportamiento, el cual es dominado por la concentración de Ca en el suelo. De hecho, en el Cuadro 3 puede notarse como el mantillo proveniente de la cobertura forestal adiciona más Ca que el de pasto mientras que el mantillo de pasto contiene más K que el de bosque; el contenido de Mg en el mantillo no varía significativamente entre los 2 tipos de cobertura comparados. Daubenmire (1972) encontró un efecto opuesto al del presente estudio, lo que demuestra la relevancia de conocer el uso anterior del terreno (con quemas o sin ellas) al evaluar esta propiedad del suelo.

Los contenidos de P disponible en los suelos son significativamente mayores en los Andic Haplustepts que en los Typic Haplustepts (7.0 vs 4.2 mg/L) (Cuadro 2), probablemente debido a que el contenido de P total de los suelos con características ándicas es mayor que el de cualquier otro tipo de suelo en Costa Rica, a pesar del efecto de retención que tienen las arcillas no cristalinas en estos ecosistemas (Alvarado et al. 2001). Estas diferencias no pueden atribuirse a adiciones diferenciadas por el tipo de cobertura vegetal, debido a que los contenidos en el mantillo de los diferentes ambientes comparados no difiere significativamente (Cuadro 3). Sin embargo, esta diferencia también podría atribuirse a la mayor solubilidad del P en las excretas del ganado, tal cual mencionan Henrick y Lal (1995, 1996) para suelos de La Pacífica, Cañas.

La concentración de Fe disponible en el suelo es mayor en los no afectados por este tipo de deposiciones (49.6 vs 36.0 mg/L) y aún más elevada cuando la cobertura es de pasto que de bos-

que (55.1 vs 38.7 mg/L) (Cuadro 2). El contenido de Fe en minerales fáciles de meteorizar en las cenizas, podría explicar el primer aspecto. El hecho de que se encuentre en mayores cantidades en suelos de sabana, también fue observado por Johnson y Wedin (1997) en suelos de Palo Verde y podría deberse a una mayor inmovilización de Fe en la biomasa arbórea, a pesar de que los contenidos de Fe reciclados por el mantillo de bosque son mayores que los provenientes del mantillo de los pastos (2.20 vs 1.58 %) (Cuadro 3).

Al contrario del Fe, la disponibilidad promedio del Mn en el suelo es menor en los Andic Haplustepts que en los Typic Haplustepts (3.1-7.8 vs 18.0-19.7 mg/L) y en los Andic Haplustepts cubiertos con pasto que con bosque (3.1 vs 7.8 mg/L) (Cuadro 2). El contenido de Mn en el mantillo proveniente de vegetación creciendo en suelos con influencia de cenizas volcánicas (Andic) fue menor que el mantillo proveniente de los suelos sin adiciones de cenizas (272-363 mg/kg) que en los suelos sin dicha influencia (61-70 mg/kg) (Cuadro 3). Los datos permiten sugerir que la disponibilidad de Mn en estos ecosistemas está afectada por el tipo de suelo, más que por el tipo de vegetación, y que en el ciclo del Mn en estos suelos la fracción ligada al mantillo es importante.

Las diferencias encontradas para los elementos Zn y Cu tanto a nivel de suelo como de mantillo, varían entre tipos de suelo y entre tipos de cobertura vegetal. En el caso del Zn en el suelo (Cuadro 2) los valores son significativamente más bajos en terrenos con cobertura de pasto que de bosque (0.7 vs 2.1-3.4 mg/L), tendencia opuesta a la observada en condiciones similares a las del presente trabajo por Johnson y Wedin (1997). El contenido de Cu fue significativamente mayor en los suelos sin influencia de cenizas volcánicas que con ella (9.4-11.2 vs 2.8-6.7 mg/L) (Cuadro 2), aunque la disponibilidad del elemento en este tipo de suelos no se refleja en el contenido de Cu en los suelos de Palo Verde aumentó con la cobertura de pasto, efecto que no se pudo comprobar en el presente trabajo.

De las propiedades físicas evaluadas en los suelos, solo la conductividad hidráulica y la penetrabilidad superficial se vieron afectadas por

el tipo de cobertura del suelo. La conductividad hidráulica bajo vegetación de bosque de 13 años es menor que la encontrada en bosques de 17 años de edad en suelos derivados de toba (10.8 vs 14.4 cm/h) y el cambio que sufre al pasar de cobertura de pasto a bosque en suelos influenciados en su formación por cenizas volcánicas es aún mayor (33.5 vs 57.6 cm/h). Estas variaciones se explican con base en las diferencias texturales de los 2 tipos de suelo, bastante más gruesa en los suelos con características ándicas, así como al efecto que tiene el volumen radical del bosque sobre la formación de macroporos en el horizonte superior del suelo (Fisher 1990, Perry 1994). Como era de esperar, la penetrabilidad superficial (compactación) también se reduce al cambiar la cobertura de pasto por bosque en suelos con características ándicas (32.3 vs 21.5 kg/cm²) y también de bosques de 13 años y bosques de 17 años en suelos derivados de tobas (18.0 vs 14.4 kg/cm²); este efecto se debe al crecimiento natural de las raíces de árboles en el bosque, hecho mencionado con anterioridad por Agüero y Alvarado (1983).

La retención de humedad a 15 Mpa (punto de marchitez permanente) y la densidad aparente no se ven afectadas por el tipo de cobertura vegetal y no correlacionan con la conductividad hidráulica, dado que ninguna de estas 2 variables estima la microporosidad del suelo, factor más determinante de la reología del ecosistema. Estos datos difieren de los de Daubenmire (1972), quien encontró valores de humedad de suelo a 15 Mpa más altos en suelos con cobertura de sabana que de bosque.

CONCLUSIONES

La transformación del ecosistema al pasar de bosque seco tropical a sabana o viceversa, acarrea varios cambios en el suelo los que a su vez, entre otros, pueden determinar la dinámica de sucesión de las especies arbóreas. Con anterioridad se demostró que los cambios químicos son de importancia (aumentos o disminuciones de los contenidos de materia orgánica y de bases intercambiables, principalmente). En el presente

trabajo se demuestra que además, ese efecto depende de la génesis de los suelos en que ocurra el cambio de cobertura vegetal, que es paulatino (depende de la etapa sucesional del bosque secundario) y que también modifica algunas características físicas del suelo.

Los mecanismos envueltos en los cambios mencionados se relacionan principalmente con el reciclaje de nutrimentos y el crecimiento del sistema radicular de los árboles, pero igualmente intervienen variables edáficas como la resistencia del material parental del suelo a su alteración. En el caso particular del bosque seco tropical, variables de manejo de suelos, tales como carga animal o frecuencia de quemas, pueden ser también determinantes al afectar la compactación del suelo y condicionar la evolución natural de las especies arbóreas.

LITERATURA CITADA

- AGÜERO J., ALVARADO A. 1983. Compactación y compactabilidad de suelos agrícolas y ganaderos de Guanacaste. *Agronomía Costarricense* 7(1/2):27-33.
- ALFARO E. 1999. Efecto del bosque secundario de diferentes etapas sucesionales en las propiedades físicas y químicas del suelo: Estación Experimental Forestal Horizontes (EEFH), Guanacaste, Costa Rica. Tesis Lic. Ing. Forestal. Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional, Heredia. Costa Rica. 80 p.
- ALVARADO A., STAM A., READHEAD S. 1982. *Crescentia alata* (jícaro) and vertisol distribution in burned savannah in Guanacaste, Costa Rica. In: OTS Tropical Biology: an Ecological Approach. Ed. by B. Williams. Dept. of Biology, University of Miami, Florida. p. 245-247.
- ALVARADO A., BERTSCH F., BORNEMISZA E., CABALCETA G., FORSYTHE W., HENRIQUEZ C., MATA R., MOLINA E., SALAS R. 2001. Suelos derivados de cenizas volcánicas (Andisoles) de Costa Rica. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. San José, Costa Rica. 180 p.
- BARBOZA G. 1994. Restauración ecológica y control de incendios a través del pastoreo en el bosque seco de Palo Verde, Costa Rica. Organización de Estudios Tropicales. San José, Costa Rica. 7 p.

- BERTSCH F. 1982. Fertilidad de nueve suelos clasificados como Typic Dystrandepts en Costa Rica. Tesis M.Sc., CATIE-UCR. Turrialba, Costa Rica. 122 p.
- BORNEMISZA E. 1990. Problemas del azufre en suelos y cultivos de Mesoamérica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 101 p.
- CHAPMAN C.A., CHAPMAN L.J. 1990. Density and growth rate of some tropical dry forest trees: comparisons between successional forest types. Bulletin of the Torrey Botanical Club 117(3):226-231.
- CHIESA S. 1991. El flujo de pómez biotítica del río Liberia (Guanacaste) Costa Rica, América Central. Rev. Geol. América Central 13:73-84.
- CORDERO A. 1994. Fertilización y nutrición mineral del arroz. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 100 p.
- DAUBENMIRE R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Ness) in derived savanna in north-western Costa Rica. Journal of Ecology 9:11-23.
- FAO/CCAD/CCAB-AP. 1997. Propuesta de criterios e indicadores para el manejo sostenible de los bosques deciduos/efímeros en Centroamérica. Tegucigalpa, Honduras. 38 p.
- FIELDER M., PERROTT K. 1966. The nature of allophane in soils. New Zealand Journal of Science 9(3):623-629.
- FINEGAN B. 1992. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. Informe Técnico No. 188. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales No. 5. CATIE, Turrialba. 29 p.
- FISHER R.F. 1990. Amelioration of soils by trees. In: Sustained productivity of forest soils. Ed. by S.P. Gessel, D.S. Lacate, G.F. Neetman and R.F. Powers. Forest Publications, University of British Columbia. p. 290-300.
- FONSECA K., VAZQUEZ L. 1998. Restauración de la cobertura vegetal en la Reserva Forestal Monte Alto, Hojancha, Guanacaste. Tesis Lic. Ciencias Forestales. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 108 p.
- GERHARDT K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. Journal of Vegetation Science 4(1):95-102.
- GERHARDT K. 1998. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings, implications for survival and growth. Trees- Structure and Function 13(2):88-95.
- GERHARDT K., FREDRIKSSON D. 1995. Biomass allocation by broad-leaf mahogany seedlings, *Swietenia macrophylla* (King), in abandoned pasture and secondary dry forest in Guanacaste, Costa Rica. Biotropica 27(2):174-182.
- GONZALEZ M. 1980. Manual de laboratorio de edafología. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 108 p.
- HENRIQUEZ C., BERTSCH F., SALAS R. 1998. Fertilidad de suelos: manual de laboratorio. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. San José, Costa Rica. 64 p.
- HERRICK J.E., LAL R. 1995. Soil physical property changes during dung decomposition in a tropical pasture. Soil Science Society of America Journal 59(3):908-912.
- HERRICK J.E., LAL R. 1996. Dung decomposition and pedoturbation in a seasonally dry tropical pasture. Biology and Fertility of Soils 23(2):177-181.
- JANZEN D.H. 1982a. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. Ecology 63(6):1887-1900.
- JANZEN, D.H. 1982b. How and why horses open *Crescentia alata* fruits. Biotropica 14(2):149-152.
- JANZEN D.H. 1986. Guanacaste National Park: tropical, ecological and cultural restoration. EUNED. San José, Costa Rica. 168 p.
- JANZEN D.H. 1987. El crecimiento y la regeneración del bosque seco natural en el Parque Nacional Santa Rosa. Department of Biology, University of Pennsylvania. Philadelphia, Pennsylvania. 15 p.
- JARAMILLO R., VASQUEZ A. 1980. Manual de procedimientos para la presentación y realización de estudios detallados de suelos y clasificación de tierras para el cultivo del banano. Edición revisada del sistema de clasificación para determinar la aptitud de tierras para el cultivo del banano. ASBANA. Departamento de Investigaciones agrícolas. San José, Costa Rica. s.p.
- JOHNSON N.C., WEDIN D.A. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. Ecological Applications 7(1):171-182.
- JORDAN C.F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. John Wiley & Sons. Great Britain. 190 p.
- KRAMER E.A. 1997. Measuring landscape changes in remnant tropical dry forest. In: Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmen-

- ted communities. Ed. by W.F. Laurence y R.O. Rie-regaard. Chicago, USA. p.386-399.
- MATA R. 1982. Variaciones pedogenéticas en 3 secuencias del Pacífico Seco de Costa Rica. Tesis M.Sc. UCR-CATIE. Turrialba, Costa Rica. 147 p.
- MIDDLETON B.A., SANCHEZ E., SUEDEMEYER B., y MICHELS, A. 1997. Fire in a tropical dry forest of Central America: a natural part of the disturbance regime?. *Biotropica* 29(4):515-517.
- MONTAGNINI F. 2000. Accumulation in above-ground biomass and soil storage of mineral nutrients in pure and mixed plantations in a humid tropical lowland. *Forest Ecology and Management* 134:257-270.
- NYE P.H., GREENLAND D.J. 1960. The soils under shifting cultivation. Technical Communication N° 51. Commonwealth Bureau of Soils. Harpenden, England. 156 p.
- PACHECO A. 1998. Inventario florístico durante la sucesión del bosque tropical seco, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste. Informe de práctica de Especialidad, Bach. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 109 p.
- PERRY D.A. 1994. Forest ecosystems. The John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, USA.
- 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 en el Pacífico Seco. San José, Costa Rica. Informe de consultoría. AGUADEFOR-CARE. 17 p.
- ROJAS I. 1992. Efecto de la micorrización sobre el crecimiento de 3 especies forestales en 2 suelos de Guanacaste, Costa Rica. Tesis M.Sc., Universidad de Costa Rica, Sistema de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales. San José, Costa Rica. 73 p.
- SANCHEZ P.A., PALM C.A., DAVEY C.B., SZOTT L.T., RUSSELL C.E. 1995. Tree crops as improvers in the humid tropics? *In: Attributes of Trees as Crops Plants*. Ed. by M.G. Cannell and J.E. Jackson. Abbots Ripton, Huntington, England. p. 327-350.
- SCHONWOLF W. 1993. Influencia de la ganadería sobre el suelo y la configuración del drenaje en regiones tropicales de Centroamérica: investigaciones en la cuenca del Río Bebedero. Tesis Georg August Universität Göttingen. Alemania. 209 p. (original en alemán con resumen en inglés).
- SPITTLER P. 1996. Guía técnica para el inventario rápido de bosques secundarios en la zona norte de Costa Rica. COSEFORMA/GTZ/MINAE. San José, Costa Rica. 15 p.
- SPITTLER P. 2001. Potencial de manejo de bosques secundarios en la zona seca del noroeste de Costa Rica. Tesis Doctorado. Universidad de Göttingen, Alemania. 143 p.
- SPITTLER P., CHAVES H., VEGA M. 1998. Mapa de uso y cobertura del suelo de la Estación Experimental Forestal Horizontes. TeleSig, Universidad Nacional Autónoma. San José, Costa Rica. (escala 1:25.000, color).
- VALLEJOS O. 1996. Productividad y relaciones de índice de sitio con variables fisiográficas, edafoclimáticas y foliares para *Tectona grandis*, *Bombacopsis quinatum* y *Gmelina arborea* en Costa Rica. Tesis M.Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 147 p.
- VARGAS G. 1999. The geography of dryland plant formations in Central America. *In: Management ecosystems, the Mesoamerican experience*. Ed. by L.U. Hatch and M.E. Swisher. Oxford University Press. New York. p. 88-97.
- VASQUEZ A. 1978. Estudio semidetallado de suelos de la cuenca baja del río Tempisque. SNE/MAG. San José, Costa Rica. 159 p.
- WESCH R.A. 1999. The occurrence and diversity of tree legumes as influenced by soil properties in selected tropical forests in Costa Rica. Tesis M.Sc., Texas A & M University. Temple, Texas. 187 p.
- WERMER P. 1984. Changes in soil properties during tropical wet forest succession in Costa Rica. *Biotropica* 16(1):43-50.
- WINTERS A.F. 1997. Soils of the pleistocene ignimbritic Bagaces Formation, Guanacaste, Costa Rica. A report on two thesis: 1) A soil mapping project, and 2) A study on the physical aspects of soil genesis. Agricultural University of Wageningen, The Netherlands. 63 p.