

COSTA RICAN ECOSYSTEMS

**Edited by
Maarten Kappelle**

**The University of Chicago Press
Chicago and London**

2016

**Chapter 10 Biodiversity Conservation History and Future in
Costa Rica: The Case of Área de Conservación Guanacaste**

Capítulo 10 Conservación de la Biodiversidad -Su Historia y Su Futuro
en Costa Rica: El Caso del Área de Conservación Guanacaste (ACG)

Daniel H. Janzen^{1,*} and Winnie Hallwachs¹

¹Department of Biology, University of Pennsylvania, Philadelphia, Pennsylvania, 19104
djanzen@sas.upenn.edu, whallwac@sas.penn.edu

*Corresponding Author

Translation/Traducción

Sandra I. Berríos Torres

Capítulo 10 Conservación de la Biodiversidad -Su Historia y Su Futuro en Costa Rica: El Caso del Área de Conservación Guanacaste (ACG)

Daniel H. Janzen^{1,*} y Winnie Hallwachs¹

¹Department of Biology, University of Pennsylvania, Philadelphia, Pennsylvania, 19104 EEUU
 djanzen@sas.upenn.edu, whallwac@sas.penn.edu * Autor Correspondiente
 Traducción Sandra I. Berrios Torres

Prólogo

Este capítulo, escrito al estilo de un ensayo, está dirigido a la audiencia de, en orden de importancia, el personal, presente y futuro, del Área de Conservación Guanacaste (ACG), el personal de todo el sistema de las áreas silvestres protegidas de Costa Rica y al pueblo de Costa Rica, también a los visitantes del extranjero a Costa Rica, de todo tipo y de todas naciones, a la audiencia mundial, y a la comunidad científica.

Historia del Área de Conservación Guanacaste (ACG)

Al Principio: La Geología

Hace unos 85 millones de años y hasta antes de eso, cuando los dinosaurios y sus socios vagaban y nadaban por la tierra, el Área de Conservación Guanacaste de hoy, con sus 163 000 ha (ACG, Fig.10.1), era un gran parcho azul, parte de una gran extensión de océano, entre lo que hoy llamamos el Océano Pacífico y el Océano Atlántico. No había tal cosa como América Central. Muy lejos, al oeste, había una isla, el terreno que hoy llamamos la Península Santa Elena, la porción peninsular del ACG que se extiende hacia el oeste. También había otras islas del Pacífico, islas las cuales gradualmente se movieron hacia el este a través de lo que se convertiría en Costa Rica, para convertirse en las islas del Caribe de hoy en día (vea Figs. 10.9 y 10.10 en Graham 2003; Fig. 10.4 en Hoernle et al. 2002; y vea Alvarado y Cárdenes, capítulo 3 de este volumen.)

Hace unos 65 millones de años, cuando América Central todavía no había emergido del océano, un meteoro de 20 km de diámetro impactó sobre el área que hoy ocupa la punta de la Península de Yucatán, creando tsunamis de kilómetros de altura. Los escombros aéreos bloquearon al sol durante muchos años. *Adiós* a todo lo que dependía directamente de la fotosíntesis y de la dosis diaria del calor del sol. *Adiós* a los dinosaurios y a la mayoría de sus socios – aunque fijen que no solo sobrevivieron este evento varios mamíferos pequeños, pero también los “microdinosaurios,” los antepasados de los animales que hoy llamamos “pájaros” (Zelenitsky et al. 2012). Esta perturbación abrió al mundo a una gran explosión evolucionaria. ¿Quién sobrevivió este catastrófico evento, para convertirse en la materia prima de esta gran explosión evolucionaria? Esas especies que podían vivir (o mantenerse latentes) por años en la oscuridad y en el frío casi continuos, esas que podían alimentarse de especies muertas o latentes, y esas que, a su vez, se alimentaban de ellas, esas sobrevivieron. Mire hacia las profundidades del océano actual para ver ejemplos vivos, y a las criaturas de la noche para ver otros. De estos refugiados harapientos, de sus depredadores y de sus parásitos, en gran parte evolucionó el mundo de macroorganismos que hoy conocemos, una vez que el sol brilló nuevamente sobre los paneles solares verde de la naturaleza.

Hace aproximadamente unos 16 millones de años, la isla que se convertiría en la Península Santa Elena del ACG, la

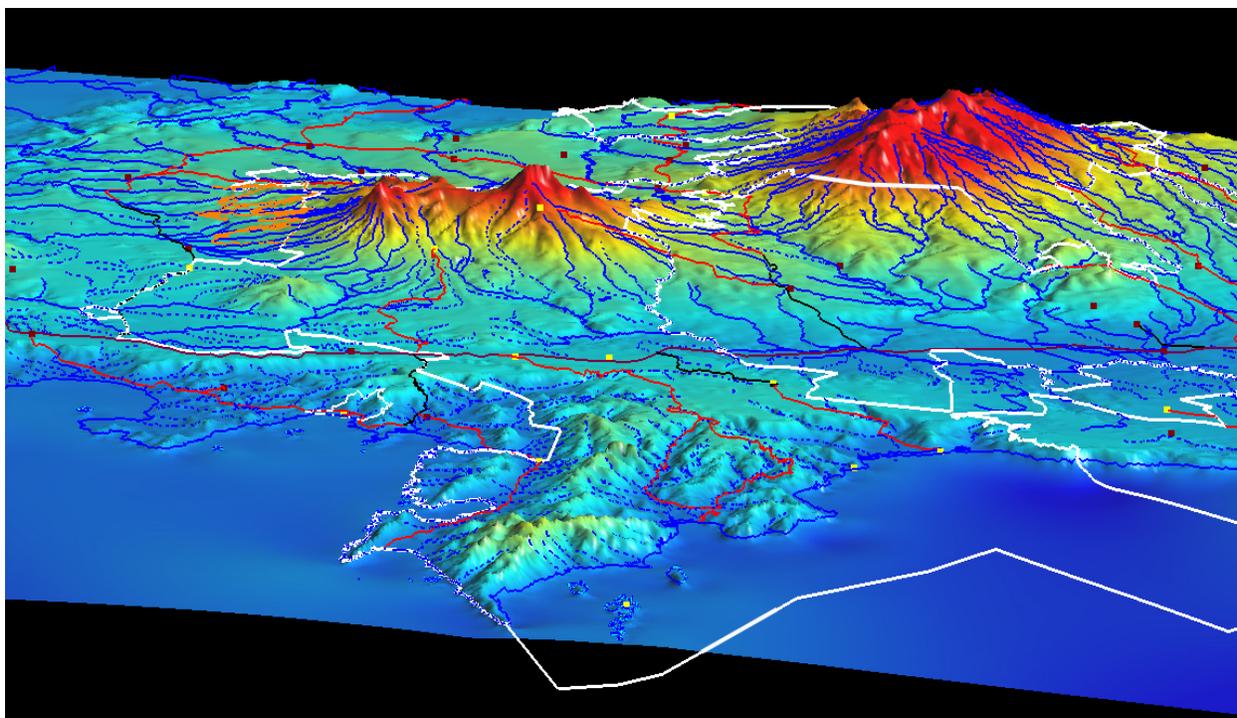


Fig. 10.1 Área de Conservación Guanacaste (ACG), delineada por un borde blanco (anaranjado alrededor de Sector Del Oro), vista desde el oeste, desde un avión sobre el Océano Pacífico; ACG se extiende desde unos 6 a 18 km dentro del Océano Pacífico, cruzando sobre las tierras bajas costeras en el bosque seco, subiendo hasta los picos de los volcanes de bosque nuboso a unos 1450-1650-2000 m de altura (rojo) y bajando a unos 90 m de altura en las tierras bajas caribeñas de bosque lluvioso (vea Figs. 10.2, 10.3, 10.8, y 10.33 para ver los mapas tradicionales).

misma tierra por la cual una vez caminaron los dinosaurios y la cual desde entonces se encuentra sobre el nivel del mar, se estrelló contra el archipiélago emergente de América Central uniéndose así a este. Este puente de tierra inicialmente fue un archipiélago ubicado entre la extensión más sureña de las Montañas Rocallosas (“*Rocky Mountains*”) donde terminan hoy en el sur de Honduras, y el norte de Colombia-Venezuela como el extremo norte de los Andes. América Central eventualmente se convirtió en un puente de tierra sólido entre Norte y Sur América, finalmente cerrándose hace solo unos tres millones de años. Con este cierre, el océano Pacífico y el océano Atlántico se convirtieron en dos charcos separados. Al crearse estos dos océanos, surgen con ellos todas las consecuencias evolucionarias que se ven al dividir a una población en dos

partes, haciendo que vivan trayectorias evolucionarias separadas de acuerdo a los diferentes mundos ecológicos de dos océanos distintos (Jackson y D’Croze 1998). Y con este cierre se completó el puente de tierra que permitió una extensa mezcla entre la biodiversidad de Norte y Sur América (Cody et al. 2010, Marshall et al. 1982, Rich y Rich 1983, Iturralde-Vincent y MacPhee 1999, Jackson y D’Croze 1998, Wallace 1997).

Sin embargo, durante decenas de millones de años antes del cierre, tiene que haber habido un intercambio sustancial entre el sur y el norte por medio de salteo entre islas, a lo largo del archipiélago que se convertiría en América Central, y entre los dos continentes (vea a Johnson y Weckstein 2011). No solo eran estas islas peldaños, pero también tenían sus propias poblaciones

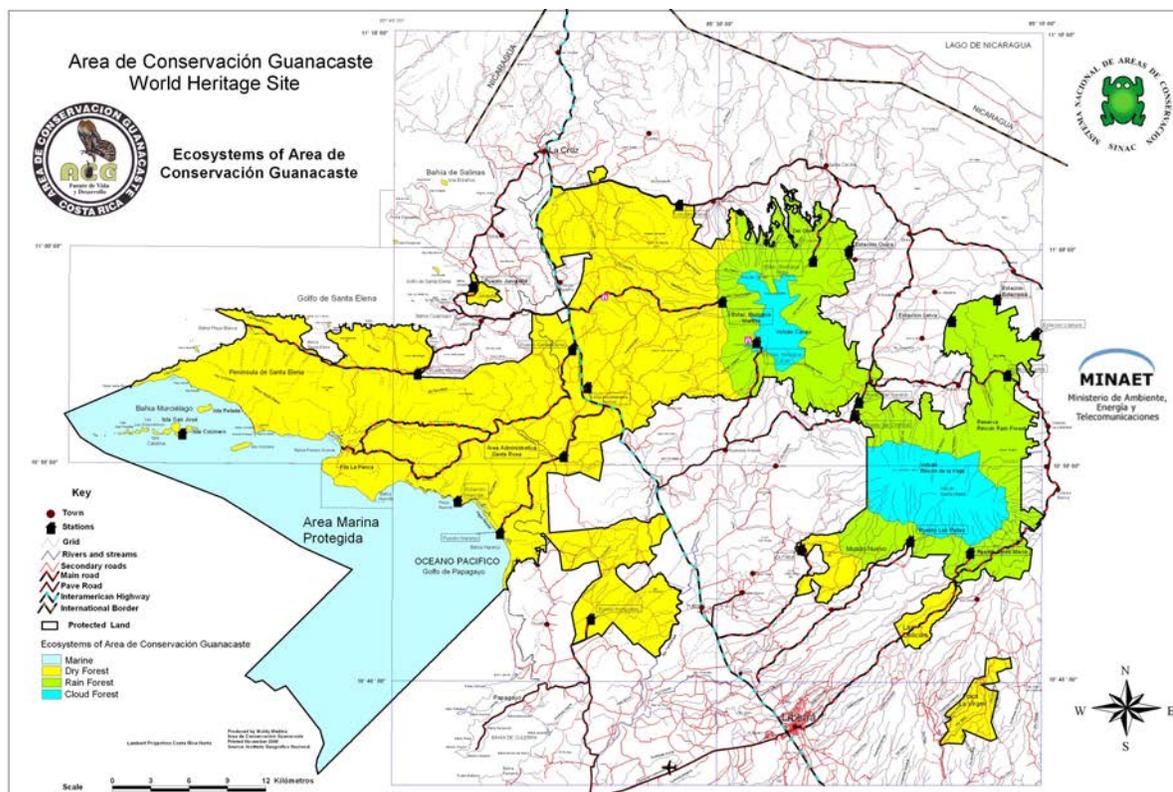


Fig. 10.2 Los cuatro ecosistemas principales del ACG: azul claro, marino, 43 000 ha; amarillo, bosque seco, ~75 000 ha; verde, bosque lluvioso, ~38 000 ha; azul oscuro, bosque nuboso (sobre 1000 m), ~10 000 ha y encogiéndose con el cambio climático.

aisladas, cada una en su propio proceso de especiación. Después de haber emergido por completo el puente de tierra, estas poblaciones aisladas fueron unidas a la fuerza, rindiendo así parte de la alta biodiversidad que hoy se encuentra en América Central.

Tan recientemente como hace solo unos 1.5 millones de años, había un gran lago posado sobre este puente de tierra. Este lago se extendía, por lo menos, desde lo que hoy en día es Managua/Granada en el centro de Nicaragua, hacia el sur hasta Liberia, en el noroeste de Costa Rica. Los vientos alisios del este/noreste trajeron suficiente aire cargado de humedad, del Caribe y tal vez del lago en sí, como para fomentar un bosque lluvioso desde la costa del Caribe hasta la costa del Pacífico cruzando el angosto puente de tierra en este lugar. En el lago, entre las islas volcánicas emergentes,

había un volcán de seis millones de años. Este volcán es ahora un cerro capeado de 617 metros, conocido como Cerro el Hacha, ubicado en la parte norte central del ACG (Figs. 10.2, 10.13). Y en la orilla sureste de este lago había un volcán de 2500 m, más o menos centrado en lo que hoy es el complejo Rincón de la Vieja, de la Cordillera de Guanacaste que cruza el ACG de sureste a noroeste (Figs. 10.1 y 10.2). Como punto de referencia, 2500 m es casi tan alto como la carretera sobre el Cerro de la Muerte en la cordillera de Talamanca, entre San José y Panamá.

Entonces, hubo una explosión de este volcán, a la escala de la de Krakatoa. En, tal vez, eso de unos 20 minutos, todo el contenido de este volcán explotó- se elevó – y cayó sobre la mayoría de la parte costarricense del Lago de Nicaragua, formando lo que hoy conocemos como la

Mesa Santa Rosa. La Mesa Santa Rosa constituye una planicie con una elevación de 200 a 300 m, cruzada por la Carretera Interamericana (Carretera Panamericana en una terminología más antigua), dividiendo al ACG de sur a norte (Figs. 10.2, 10.8). El área rosada del mapa geológico del área del ACG (Fig. 10.3) delinea la porción oeste de estos escombros volcánicos. En el 2008, al taladrar para los pozos de agua en el Área Administrativa del ACG, en el Sector Santa Rosa, encontraron material orgánico podrido, del viejo fondo del lago, a unos 100 m de profundidad. El volcán en erupción salpicó sus escombros hasta la base de la Península Santa Elena, evidenciado así por la toba blanca volcánica cubierta de encinos justo al oeste de La Angostura (Figs. 10.3, 10.32). El depósito volcánico paró más o menos en los pendientes empinados que dan hacia el océano detrás de lo que en ese tiempo habría sido una gran bahía, y que hoy son las bajuras aluviales de bosque seco costero al interior, detrás de Playa Naranjo. La madera fósil que erosiona fuera de la base de este depósito volcánico, y la cual encontramos en 1978 a un nivel de 15 a 20 m del Ojachal (el bosque *Brosimum* u “ojoche” detrás de Playa Naranjo entre el Río Poza Salada y Argelia), donde el aluvión costero está cubierto por este depósito volcánico, contiene especies de bosque lluvioso tales como *Calatola costaricensis* (Icacinaceae). *C. costaricensis* es un árbol grande que hoy en día crece en los bosques lluviosos del ACG en el lado caribeño de la Cordillera de Guanacaste, y en la Península Osa. Ambos lugares están ecológicamente muy lejos del bosque seco del ACG del Ojachal del Sector Santa Rosa.

En resumidas cuentas, después de la explosión hace unos 1.5 millones de años, el ACG parecía un paisaje lunar. Habría sido piedra bruta y toba volcánica en todas direcciones, con restos dispersos de bosque muy dañado a los márgenes de la tierra

firme, pero bosque seco nicaragüense al norte y bosque seco de Nicoya al sur, bosque lluvioso caribeño al este y noreste, y bosque nuboso todavía más al sureste alrededor del Lago Arenal. Por lo tanto, la historia “natural” del ACG hoy en día es una de restauración a largo plazo después de ese evento. Esta restauración ocurrió a través de la invasión de hábitats y de ecosistemas de bosque seco, bosque nuboso, y bosque lluvioso adyacentes, un proceso que continúa hasta el presente y el cual estará con el ACG durante milenios por venir, aunque ha sido sustancialmente retrasado por 400 años de ataque por parte de la agricultura y de la ganadería europea afuera y adentro del ACG. Han sido diferentes tipos de restauraciones, a distintas velocidades, para distintos organismos, con distintas historias – y aún más perturbadas por el impacto del cambio climático y por la insularización en un agropaisaje cada día más agro-industrializado. Debido a esta perturbación de hace mucho tiempo, es dudoso el que mucha de la biodiversidad que hoy encontramos en el ACG sea el producto de una evolución local, en solo ese lugar, de las especies que ahí se encuentran. Más bien, esta biodiversidad ha tomado forma a través de la yuxtaposición y del encaje ecológico de cientos de miles de especies llegando con la gran mayoría de sus rasgos actuales genéticamente ya presentes, con rasgos evolucionados en otros lugares y frecuentemente en respuesta a otros socios y otras circunstancias bióticas y abióticas (Janzen 1985a). Y una vez que han llegado, ellas y sus asociaciones han sido frecuentemente reposicionadas y abofeteadas por ciclos naturales de glaciación, por el presente cambio climático, y por 400 años de varios asaltos por parte de los humanos. Nuevamente, han sobrevivido diferentes tipos de restauración, a diferentes velocidades para diferentes organismos con diferentes socios, y diferentes historias.

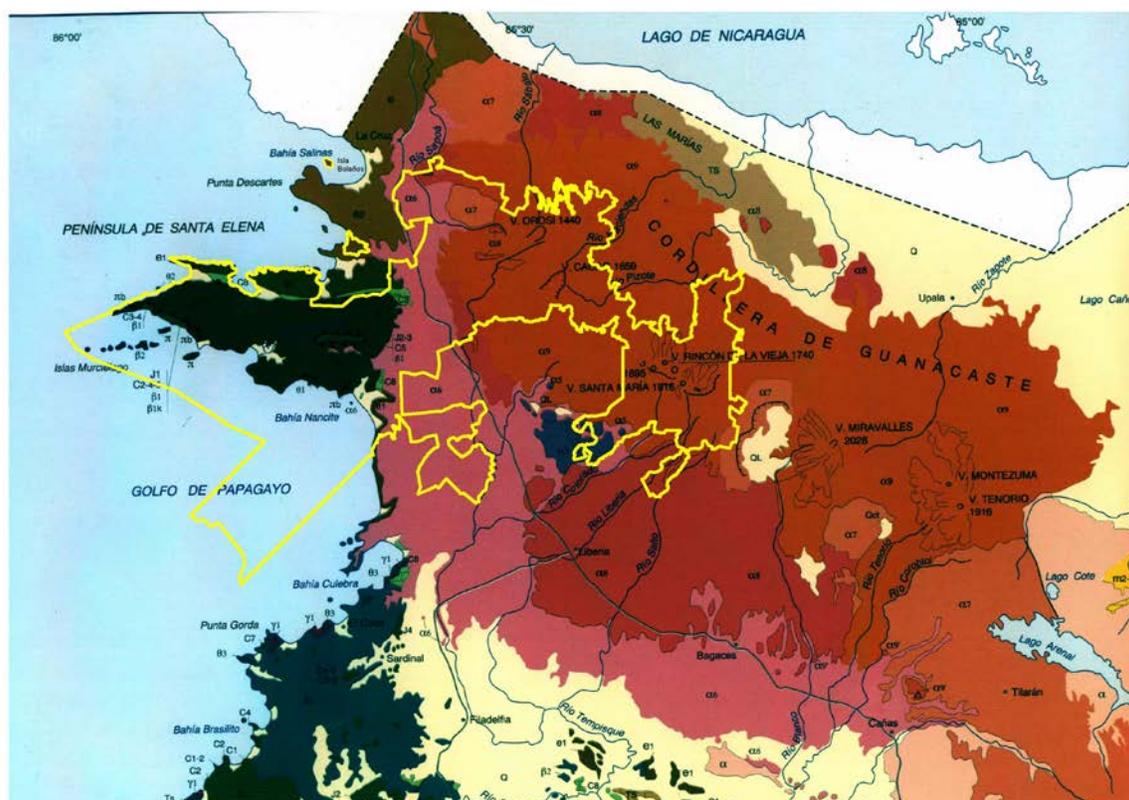


Fig. 10.3 La extensión geológica de la cobertura volcánica (área rosa y roja del Mapa Geológico de Costa Rica, Tournon y Alvarado 1997) generada a través de la explosión de un antiguo volcán hace 1.5 millones de años en el lugar donde hoy yace el Volcán Rincón de la Vieja. Note la minúscula área rosada (restos volcánicos modernos) pintada sobre la base del verde oscuro (eriales de serpentina que llevan 85 millones de años sobre el nivel del mar en la Península Santa Elena) justo al oeste de La Angostura. Leyenda en la página 7

Incluso, hasta a partir de hoy, los próximos siglos del ACG van a experimentar lo mismo, la diferencia siendo el hecho de que los asaltos antropogénicos directos serán minimizados por medio de la conservación explícita y permitiendo el que ocurra un proceso de restauración natural (por ejemplo, Janzen 2000a). Sin embargo, los asaltos indirectos del cambio climático vendrán más rápidamente que nunca y serán infligidos sobre una masa de hábitat seriamente debilitada e insular.

Empezando hace unos 50 000 años, mucho después de la restauración del paisaje lunar post-erupción a bosque lluvioso de

tierras bajas y de elevación media, la parte sureña de la Cordillera de Guanacaste – el actual complejo Rincón de la Vieja – emergió y llenó el enorme cráter creado por esa antigua explosión. Este cráter era de unos 25 km de ancho. Las colinas del Cerro Góngora y su vecindad son residuos de las paredes occidentales del cráter. Hace unos 30 000 años emergió el Volcán Cacao (elevación 1659 m). La pared noreste de su cráter es lo que hoy reconocemos como el Volcán Cacao. Esta pared va curvándose alrededor del antiguo lecho de lago del cráter que se ha llenado, convirtiéndose así en un pastizal pantanoso antropogénico.

MAGMATISMO

MAGMATISMO ALCALINO DEL PLIO-CUATERNARIO

β_s	Volcanismo basáltico del Cuaternario
β_{sk}	Volcanismo basáltico potásico
β_4	Volcanismo basáltico del Plioceno
β_0	Intrusivos
β_{4c}	Volcanismo de la Isla del Coco

VOLCANISMO INDEFINIDO



MAGMATISMO CALCO-ALCALINO DEL NEOGENO-CUATERNARIO

α_8	Volcanismo del Cuaternario, <i>estratovolcanes</i>
α_8'	Centros eruptivos menores (<i>antes de los estratovolcanes</i>)
α_8''	Ignimbritas, tobas ácidas, Cuaternario
α_7	Volcanismo del Cuaternario Inferior
α_6 α_6'	α_6 Ignimbritas y tobas ácidas; α_6' Brechas andesíticas y dacíticas; Mioceno Superior-Plioceno
α_5	Domos extrusivos
α_4	Volcanismo post intrusivo (<i>Cordillera de Talamanca</i>)
α_3	Volcanismo, Plioceno
α_2	Volcanismo, Mioceno Superior
α_1	Volcanismo, Mioceno Inferior y Medio
	Gabros y doleritas
γ_2	Intrusivos : dioritas y monzonitas cuarcíferas; en menor proporción granitos y gabros

MAGMATISMO DEL CAMPANIANO AL EOCENO

β_3	β_3 Basaltos toleíticos, β_{3a} basaltos alcalinos (<i>el índice indica la edad de la intercalación sedimentaria</i>)
	Intrusivos : gabros y doleritas

10 20 30 40 50 km

MAGMATISMO PRECAMPANIANO

β_3	Basaltos toleíticos (<i>el índice indica la edad de la intercalación sedimentaria</i>)
β_1	Basaltos alcalinos
β_{1k}	Basaltos potásicos
β_0	Intrusivos máficos : gabros y doleritas
γ_1	Plagiogranitos
θ_1	Complejo estratificado : rocas ultramáficas, gabros y plagiogranitos
θ_2	doleritas
π	Peridotitas, cortadas por filones máficos
πb	Brechas

SEDIMENTARIO

Q	Aluviones, Cuaternario sin diferenciar
Ql	Lacustre
Qc	Calizas coralinas
Qct	Travertinos
Qg	Morrenas glaciares
QT	Terrazas
P2	Plioceno-Pleistoceno continental a marino
P1	Plioceno-Pleistoceno marino
m3	Mioceno Superior
m2	Mioceno Medio
m1	Mioceno Inferior
om	Oligo-Mioceno
O1	Oligoceno
e	Eoceno
e1	Paleoceno
M	Mélange (<i>el índice indica la edad de los bloques</i>)
Ts	Terciario sin diferenciar
C8	Campaniano-Maastrichtiano
J	Jurásico-Cretácico
C7	Coniaciano-Santoniano
C6	Turoniano
C5	Cenomaniano
C4	Albiano
C3	Barremiano-Aptiano
C2	Valanginiano-Hauteriviano
C1	Berriasiano
J4	Titoniano-Kimmeridgiano
J3	Oxfordiano
J2	Galloviario
J1	Lías-Dogger Inferior

METAMORFISMO

X X X	Metamorfismo de contacto
-------	--------------------------

Este pastizal es el que se cruza antes de escalar sobre una sección baja de la pared del cráter, a través del bosque, hasta la Estación Biológica Cacao (elevación 1150 m), dentro del bosque nuboso. El terreno ubicado entre el Volcán Cacao y Quebrada Grande representa los restos de la pared suroeste que explotó hacia fuera. Hace unos 20,000 años, emergió el Volcán Orosí – tal

como hoy en día se está formado en Nicaragua el Volcán Concepción (Figs. 10.4, 10.5) – completando el extremo norte de la Cordillera de Guanacaste (Kempster 1997 y comunicación personal).

Desde el punto de vista biológico, la Cordillera de Guanacaste es, simultáneamente, la extensión más noroeste de las tierras altas andinas y una masa

montañosa bloqueando los vientos alisios, creando una fuerte sombra de lluvia en el lado oeste/suroeste, y por lo tanto creando los bosques secos del ACG, y sus intergradaciones con bosque nuboso y bosque lluvioso al este de ella. Los vientos alisios del este y del noreste, cargados de humedad, suben sobre los pendientes de esta pared, condensan su humedad sobre la cabecera del Río Tempisque, y continúan hacia el oeste y el suroeste creando el bosque seco del ACG. La Cordillera de Guanacaste también es la extensión más norteña del archipiélago costarricense de tierras altas que se extiende hacia el sur a través del país hasta las tierras altas de la “tierra firme” de Talamanca (con una ruptura profunda en la Meseta Central). El Volcán Orosí de la Cordillera de Guanacaste, el que queda al extremo más al norte (existe otra área llamada Orosi en el área central de Costa Rica) es la isla de bosque nuboso más pequeña de todas las tierras altas (elevación 1440 m, Fig. 10.5).

Los Primeros Humanos y Su Impacto

En algún momento, entre eso de hace unos 25 000 a 10 000 años, llegaron las primeras personas al área del ACG. Inicialmente, fueron cazadores y recolectores, y luego fueron agricultores. Esta gente probablemente tenía una densidad de población muy baja. Era una población propensa a cosechar de, e impactar a, las mejores concentraciones de comestibles de alta calidad (a lo largo de los bordes marinos y de los lagos, de los deltas en las desembocaduras de los ríos), a los suelos de más alta calidad (como los aluviones costeros y fluviales, algunas mesetas erosionadas en los bordes de los volcanes), y a fuentes permanentes de agua dulce. Además, habrían consumido bellotas cosechadas en los encinares de *Quercus oleoides* del ACG (la única especie de

encino de las tierras bajas en Costa Rica). Aunque su impacto en estos puntos concentrados de cosecha y de cultivo habría sido muy evidente, estas zonas de impacto habrían estado dispersas a través de grandes extensiones de bosque seco y de sus intergradaciones con bosques más mojados de todas elevaciones. Estos bosques secos y sus intergradaciones con bosques más mojados habrían sido impactados mayormente por una caza ligera y por incursiones a recolectar bellotas, tal como las de los europeos prehistóricos, quienes fueron intensos depredadores de bellotas de encino (Logan 2005).

Hace aproximadamente unos 11 000 años, llegaron los cazadores de presa mayor, continuando así con la ola de extinción de la megafauna del Nuevo Mundo que dejó a los hábitats Neotropicales permanentemente y universalmente impactados por los humanos. Los gliptodontes, gonfoterios, perezosos terrestres, caballos, y todos los depredadores, y carroñeros y zopilotes asociados con ellos se extinguieron para siempre (Martin 1973, Ripple y Van Valkenburgh 2010), dejando al Neotrópico con una serie de anacronismos del Pleistoceno trópico (por ejemplo, frutas grandes, frutas con semillas grandes, y plantas con hojas de composición química, espinas, y morfología de ramas, etc. anti-mamíferas) (Janzen y Martin 1982, Janzen 1981a, 1981b, 1982a-c, 1985b, 1986c) (Figs. 10.11 y 10.12). Estos cazadores profesionales también tuvieron ayuda. Al ellos disminuir la densidad de las presas grandes, comestibles, e ingenuas con respecto a los humanos, los carnívoros hambrientos entonces habrían podido, eliminar a la megafauna restante (Janzen 1983a, Ripple y Van Valkenburgh 2010). Hoy en día, pareciera que este proceso de extinción a través de la caza excesiva también pudo haber recibido un impulso por parte del impacto de meteoro el cual,

simultáneamente, generó los 1,000 años de enfriamiento del período Younger Dryas (Kerr 2007). Independientemente del proceso o de los procesos que contribuyeron a la extinción de la megafauna Neotropical hace unos 10 000 a 11 000 años, nos queda claro el hecho de que las sociedades agrarias que le siguieron no habrían sido compatibles con estos vegetarianos gigantes o con los depredadores que les acompañaban (no más de lo que hoy en día lo es compatible la agricultura africana con una densidad natural de megafauna africana). La megafauna que no extinguimos en ese momento habría sido extinguida por el hombre durante los últimos 5000 años, mucho antes de que surgieran los jardines medicinales, las reservas de caza reales, los parques nacionales, y otras formas de conservación de la naturaleza que comenzaron a convertirse en más de un pequeño nicho de actividad en las sociedades humanas.

En 1523, cuando los españoles primero caminaron a través de un ACG predominantemente libre de megafauna (cruzando de Nicaragua a Nicoya) habrían encontrado, en gran parte, a bosques ininterrumpidos excepto por tal vez, tres áreas. Primero, habría habido algo de agricultura (acompañada de la caza) en las llanuras al sur del Lago de Nicaragua (Lago Cocibolca), extendiéndose hacia el sur, hasta Cerro el Hacha (la colina baja en la parte norte central del ACG, al oeste del Volcán Orosí, Fig. 10.1) y hasta el área ceremonial del Pedregal Orosí (Figs. 10.6, 10.26) en los pendientes de los costados bajos, occidentales del Volcán Orosí. Segundo, habría habido una intensa recolección marino-costera, caza en el interior, y tal vez un cultivo, cambiante y disperso, sobre los mejores suelos de las tierras bajas del Sector Santa Rosa (tan alto, cuesta arriba, como la vecindad de los desagües del Río Centeno, del Río Aserradero, y del Río Tempisquito a

300-600 m de elevación). Cerca de la costa y en las islas a poca distancia de la costa, hay amontonamientos de concheros de ostras muy grandes y de otros moluscos. En las tierras bajas del Sector Santa Rosa, entre el Río Poza Salada y Argelia, hay un parcho de bosque (Ojochal), cuyas especies tienen semillas y fruta comestibles para consumo humano (por ejemplo, *Brosimum*, *Samanea*, *Manilkara*, *Hura*, *Sideroxylon*, *Prosopis*, *Caesalpinia*, *Guazuma*). El llamado bosque “natural” alrededor de Tikal en el Petén, al igual que el Ojochal, representa, simplemente, un bosque joven masivo, restaurado naturalmente sobre tierras agrícolas indígenas abandonadas hace mucho tiempo. El Ojochal también contiene enormes cantidades de concheros de huesos, lo cual, junto a su bosque de semillas y fruta comestibles, sugiere ser el lugar de un antiguo pueblo costero. Tumbas indígenas las cuales en su mayoría fueron robadas hace mucho tiempo, están dispersas a través de la Mesa Santa Rosa (incluyendo las que están en el Bosque San Emilio del Sector Santa Rosa y en el Sector Mundo Nuevo). Tercero, habría habido una agricultura relativamente sedentaria, algo semi-rotativa sobre los bordes volcánicos a elevación-media, tales como en el llano donde hoy se encuentra la Estación Biológica Cacao (1150 m), el fondo del antiguo lago cráter en el Volcán Cacao (1030 m), y el mini-lago al lado del camino atravesando a Rancho Harold (950 m). En estos lugares, fragmentos de cerámica, *manos* y *metates* y piezas de piedra dura traídas de las tierras bajas, nos dan algún indicio sobre una cultura indígena que probablemente se extendía al norte desde la Meseta Central y desde las elevaciones intermedias de Tilarán/Arenal. Su actividad agrícola fácilmente podría ser la causa de alguna de la heterogeneidad forestal que se encuentra sobre los pendientes superiores occidentales de la Cordillera de Guanacaste. No hay



Fig. 10.4 Volcán Concepción en Nicaragua, en plena erupción el 9 de febrero de 2007. Formaciones volcánicas de esta naturaleza tienen que haber sido una parte integral del nacimiento de los volcanes de la Cordillera de Guanacaste.

Fotografía cortesía de Emanuel Sferios.

ningún indicio de que este manejo de tierras preeuropeo y sus extinciones post-glaciares de la megafauna (si hubiera alguna), hayan tenido nada más que un impacto algo superficial y rápidamente restaurado sobre la biología de la biodiversidad del ACG en puntos selectos. Las especies ruderales habrían sido más abundantes de lo que habrían sido en ausencia de los humanos, y ciertas presas y comestibles selectos de los cazadores y recolectores habrían sufrido un impacto aquí y allá, pero las grandes extensiones de bosque relativamente intacto, habrían mantenido a la mayoría de las poblaciones e interacciones cerca de su

capacidad de carga y de la estructura natural para los varios ecosistemas del ACG.

La Llegada de la Cultura Europea y la Historia del Subsiguiente Manejo de Tierra

Los europeos llegaron al ACG en dos maneras muy diferentes. Aunque Pizarro sí lo cruzó durante su viaje sur a Nacoya en 1523, todo el subsiguiente tráfico marino, subiendo y bajando la costa del Pacífico, pasó cerca y probablemente cosechó del ACG. De acuerdo a rumores, récords coloniales documentan el que muchas casas en Lima, Perú, fueron construidas con



Fig. 10.5 Volcán Orosí visto desde el norte, con las plantaciones de naranjas de Del Oro en primer plano (7 de marzo del 2001). El cielo azul y sin nubes del bosque seco de sombra orográfica del ACG en la estación seca a la derecha (oeste) contrasta mucho con las pesadas nubes de lluvia del bosque lluvioso a la izquierda (noreste), y con el copete de nubes bañando la parte superior del Volcán Orosí, cubierta de bosque nuboso que ahora está siendo reducido por el cambio climático.

madera cosechada de los bosques detrás de las playas del ACG, y específicamente, de las costas de la Península Santa Elena. La madera, el palo de tinte (*Haematoxylum brasiletto*), las maderas con taninos y maderas medicinales en el bosque costero habrían sido una cosecha fácil para cualquier barco con suficiente espacio en su bodega de carga. Incendios que se escapaban de los campamentos en la playa, habrían seguido, invadiendo fácilmente a los bosques levemente talados convirtiéndolos rápidamente en mezclas de pastos naturales y de pequeñas plantas leñosas de sucesión secundaria, las cuales son mucho más inflamables en la temporada seca de lo que lo es el bosque maduro. Por ejemplo, el bosque de tierras bajas de la costa, rico en

árboles de caoba (*Swietenia macrophylla*) inmediatamente al noroeste del extremo norte de Playa Potrero Grande (Fig. 10.15) parece no haber sido tocado por la sociedad “moderna,” pero sospechosamente, es todo de la misma edad (Janzen 1998). Sí, tal vez un tsunami en el siglo xix (1801-1900) lo niveló, dejándolo en puro barro, junto con el bosque de manglares, de la misma edad, detrás de Playa Potrero Grande, pero, por otro lado, también podría ser un caso de restauración natural después de también haber sido cosechados exhaustivamente. El nombre “Potrero Grande” data por lo menos del siglo xvii (1601-1700) y se refiere al enorme, largo, y exhaustivamente deforestado fondo del valle (y sus corrales de piedra construidos por medio de la labor



Fig. 10.6 Pedregal Orosí en la base occidental de bosque seco del Volcán Orosí (Fig. 10.5), a 500 m de elevación, el 13 de febrero de 1987, cuando todavía estaba bajo un régimen de fuerte pastoreo y de quema anual. Muchos cientos de piedras en este pedregal tienen petroglifos profundamente tallados (Fig. 10.26) y datando a los tiempos pre-columbinos. El lugar puede que haya estado deforestado desde ese entonces.

indígena bajo administraciones españolas tempranas) convertido en un pastizal accesible al océano el cual llega hasta los suampos detrás de Playa Potrero Grande y donde se encontraba la pista de aterrizaje de Oliver North. Dicha pista fue construida durante la guerra de los Contras orquestada por los EEUU en contra de los *Sandinistas* en la década de los ochenta (1980-1989) (Fig. 10.7).

Se va a necesitar una gran cantidad de trabajo biológico detectivesco para poder resolver el enigma de los detalles del impacto europeo sobre la biodiversidad de la zona costera del ACG desde mediados del siglo xvi (1501-1600) hasta la Segunda Guerra Mundial en la década de los cuarenta

(1940-1949) (si en realidad es posible). Sin embargo, sean los que sean los detalles, está claro el que ninguna parte del bosque costero de las tierras bajas, incluyendo el de sus islas, puede considerarse ser un bosque maduro, aun si ignoramos la pérdida de la megafauna. Sin embargo, más arriba de una elevación de 200 m, al extremo exterior de la Península Santa Elena, existen aproximadamente unas 2000 ha de bosque enano, sumamente inaccesible y en general sin quemar, que probablemente más asemejan un estado de bosque maduro. En las elevaciones más altas de este bosque (a unos 700 m), sobrevive un bosque nuboso el cual probablemente nunca ha visto un hacha



Fig. 10.7 Playa Potrero Grande (trasfondo) y Potrero Grande (centro) con las huellas de la pista de aterrizaje de los Contreras de Oliver North en el centro, Península Santa Elena (9 de enero de 1988). El bosque verde oscuro cerca de la playa es un bosque de manglar. Sin embargo, el bosque inmediatamente al interior es bosque suampo de agua fresca que se está regenerando. Los cerros color amarillo-gris están cubiertos de pastos nativos (e incomedibles para el ganado), *Trachypogon plumosus*, que se han extendido desde los lugares de perturbaciones naturales (acantilados y crestas rocallosas) hasta estos cerros. Esto fue a resultado de muchos siglos de incendios prendidos por el hombre de cada año hasta de cada dos a tres años sobre estos cerros serpentinos (originalmente cubiertos de bosque seco de baja altura y extremadamente caducifolio).

o una motosierra (María Marta Chavarría, comunicación personal).

Cambios Modernos a Nivel de Paisaje desde el Siglo xvi (1501-1600)

Cada región de Costa Rica tiene su propia historia peculiar de cuatro siglos de colonización europea. En una oración, la meta de los colonos y de sus descendientes – no importa el siglo – lo era el cosechar y/o el remover la vegetación natural y remplazarla con estructuras antropogénicas, tierras de cultivo, plantaciones, y pastizales que produjeran bienes y servicios para el uso directo y para la venta. En el caso de la parte seca del noroeste de Costa Rica, la región del ACG con su bosque seco del Pacífico y su Cordillera de Guanacaste más mojada, esto fue un proceso complicado de cuatro siglos de duración y afortunadamente, uno solo variablemente exitoso y completo.

Su naturaleza fue determinada en gran parte por las rutas de transporte a otros lugares, por el tipo de suelo, por el clima, y por los mercados/las invenciones a nivel mundial. Una breve visita a este pasado nos ilumina sobre alguno de los mayores procesos sociales que llevaron a la región del ACG, entre 1966 y 1985, a todavía estar poblada por los remanentes de los organismos salvajes y de los ecosistemas que podían generar el proceso de restauración a nivel de paisaje, proceso que al presente sigue en marcha. Tal vez el rasgo más importante de este pasado lo fue la combinación del ACG estar a larga distancia de los mayores centros sociales (Managua-Granda lejos al norte en Nicaragua, y el eje de Puerto Viejo-Meseta Central-Puntarenas al sur de Costa Rica), el tener suelos malos para la agricultura, la escasez de agua, y el tener estaciones del año severas y secas, haciéndolo un área inhóspita a la agricultura y a la ganadería.

En la Mesa Santa Rosa no existe ni un solo río siempre fluyente. La Mesa es, esencialmente, una meseta de toba volcánica derivada de las entrañas del volcán que hizo explosión hace unos 1.5 millones de años (Fig. 10.3). La larga estación seca (de diciembre a mayo) es principalmente una libre de lluvia, mientras que la corta estación seca (de julio a agosto) es una errática en duración e intensidad. Fueron estos los obstáculos que le permitieron a la supervivencia de la biodiversidad del ACG, el tiempo suficiente y lo suficientemente completo como para poder realizar los principios de una restauración a nivel de paisaje una vez le fue permitido (Janzen 1988a, 1988c, 2002). La restauración del ACG comenzó con la inauguración del Monumento Nacional Santa Rosa y del Parque Nacional Santa Rosa (PNSR, hoy el Sector Santa Rosa del ACG) entre 1966 y 1971 (Gobierno de Costa Rica 1998) e intensificada en 1986 con el comienzo del ACG como el Proyecto Parque Nacional Guanacaste (Allen 1988, 2001, Janzen 1988a, 1988c, 2000a, 2002).

Durante los siglos xvi (1501-1600) y xvii (1601-1700), una ruta principal de transporte desde el este de los EEUU y de Europa a California y a Chile requería de un barco capaz de navegar en alta-mar, entonces subir por el Río San Juan hasta el Lago de Nicaragua, navegar a través del lago, y desembarcar en Rivas. Una vez en Rivas, los 20 km al Pacífico se tenían que viajar caminando a pie y en tranvía de mulas, para entonces navegar hacia el norte a México y a California, o hacia el sur a Panamá, al Perú, y a Chile. A mediados del siglo xviii (1701-1800), un terremoto elevó el cauce del Río San Juan poco después de su salida del Lago de Nicaragua, forzando así a los grandes barcos del Atlántico a desembarcar en ese punto. Desde el día en que la apertura del Canal de Panamá, en

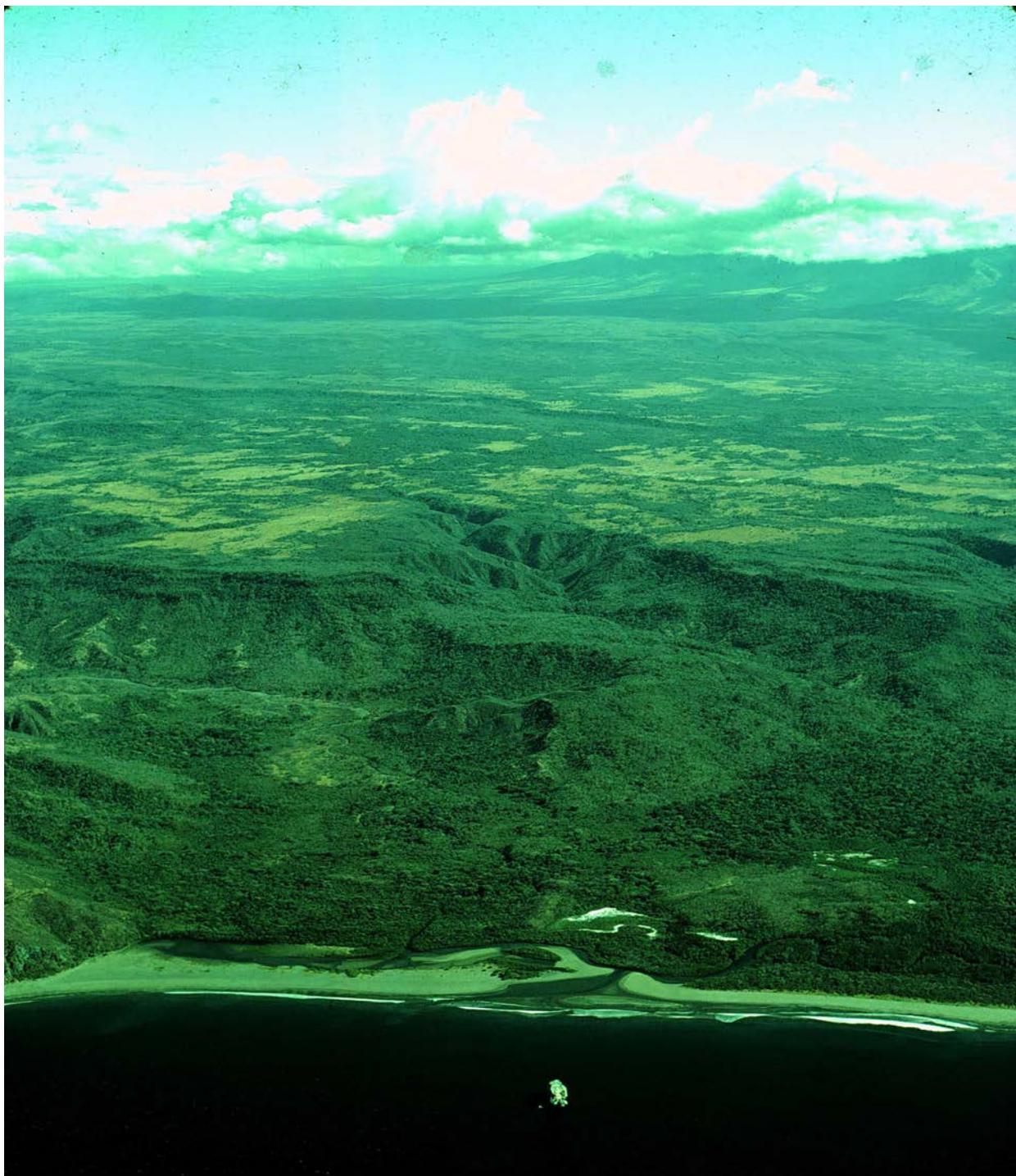


Fig. 10.8 El transecto desde el extremo norte de Playa Naranjo (primer plano) hasta los pendientes más bajos del Volcán Orosí (centro, trasero) y del Volcán Cacao (derecha, trasero) (29 de enero de 1988). La Mesa Santa Rosa se ve como un mosaico plano de pastizal de jaragua amarillo y fragmentos de bosque en el centro de la imagen. La Carretera Interamericana más o menos biseca la Mesa de derecha a izquierda, un poco hacia el interior de la línea central oscura representando a los acantilados colindando con el Cafetal y la cabecera del Río Cuajiniquil.

1914, hizo de esta ruta de transporte una ruta obsoleta, tranvías de cientos de mulas llevaron los cargamentos al Lago de Nicaragua para su transporte en barco vapor de ruedas a Rivas, o con mulas desde el Río San Juan a Rivas a través de la orilla sur del lago.

A través de esta ruta, en 1848, se pobló, en gran parte, la Fiebre de Oro de California y ésta también se mantuvo muy activa durante la Guerra Civil de los EEUU en 1861. En 1857, William Walker fue expulsado de Nicaragua por los militares estadounidenses, por entrometerse en los intereses estadounidenses que administraban este transporte transnicaragüense (Jamison 1909, Doubleday 1886, Wight 1860, Wells 1856). Las mulas para este transporte masivo fueron producidas en la Hacienda Santa Rosa, hacienda que se extendía desde la costa en Playa Naranjo y Nancite (y probablemente desde Potrero Grande) hasta los pendientes de elevación media, más húmedos del Volcán Cacao. Las mulas presuntamente también fueron producidas en otras haciendas en la vecindad, tales como en la Hacienda Inocentes y la Hacienda Orosí en las estribaciones más secas del Volcán Orosí. La implicación es que el talado errático original (principalmente a través de incendios) del bosque seco del ACG para pastizales de pastos nativos, comenzando al final del siglo xvi (1501-1600), lo fue para criar a grandes manadas de caballos, recuas de *burros* y mulas, al igual que algún ganado de pelaje rojo y de cuernos largos (“*ganado*”). En la década de los setenta (1970-1979), empleados de Santa Rosa, de unos 80 años de edad, comentaron que en su juventud, grandes manadas de caballos producían potros en los pastizales cerca de la costa durante la etapa temprana de la estación de lluvia, y entonces durante la larga estación seca ellos mismos se trasladaban a los pastizales que todavía estaban verdes sobre las estribaciones de la

Cordillera de Guanacaste, y entonces otra vez se trasladaban a la costa a principios de la estación de lluvia a mediados de mayo (vea Fig. 10.8. para este transecto).

Durante los siglos xvii–xix (1601-1900) se desarrolló una gran industria de sacrificio de ganado en el puerto de Puntarenas lejos al sur, donde el cuero y el sebo eran empacados en barriles y embarcados por el extremo sur de Sur América hasta Europa. Este ganado hubiese pautado de todas partes de la Provincia de Guanacaste, pero el ACG probablemente estaba demasiado al norte como para haber contribuido de manera significativa. Sin embargo, al surgir la industria de tinte índigo en Guatemala y en El Salvador a finales de los siglos xviii (1701-1800) y xix (1801-1900), ésta requería grandes cantidades de obreros de campo para recoger y procesar las hojas de los sembradíos de *Indigofera* nativa (un pequeño arbusto de la familia Fabaceae). Manadas de ganado producidas al noroeste de Costa Rica eran trasladadas al norte para servir de comida para estos obreros. Esto no era un negocio muy lucrativo, por lo menos, en parte, porque el ganado perdía mucho peso durante su traslado al norte, y porque en El Salvador no había pastizales donde engordarlos fácilmente (los pastizales habían sido convertidos en plantaciones de índigo). Además, una vez que llegaba el ganado a El Salvador, el comprador ofrecía un precio muy bajo porque no había otros compradores y ciertamente, no se les iba a trasladar de nuevo hasta Costa Rica si los precios eran bajos. A la misma vez la creciente urbanización de la Meseta Central se estaba convirtiendo en una compradora de ganado de la misma manera, y por las mismas razones, el negocio tampoco fue lucrativo. Económicamente, la Hacienda Santa Rosa estaba muy lejos de todo. Esto, en combinación con sus suelos muy pobres y con el estar muy lejos de los centros de



Fig. 10.9 Mosaico de un pastizal de jaragua sin pastoreo y sin quemar y fragmentos de bosque en el borde occidental de Mesa Santa Rosa entre Quebrada Vaca Blanca (a la izquierda) y Portón de los Perros (fuera de la imagen hacia la derecha) (16 de marzo de 1987). Este es el pedazo de jaragua amarillo al extremo izquierdo en la Fig. 10.8. También vea Fig. 10.21.

poder político del norte y del sur, hizo de su sistema de ganadería uno, aparentemente siempre, de bajo rendimiento sobre un área extensa (en vez de uno intensivo sobre un área pequeña). Récor ds en los archivos coloniales en Granada, Nicaragua, indican que entre finales del siglo xvi (1501-1600) y de la década de los sesenta (1960-1969), Santa Rosa tuvo más de 40 diferentes dueños, sugiriendo así repetidos fracasos en la ganadería y en la agricultura por una sucesión de dueños. Esto, as su vez, salvó de una eliminación local a casi todas las especies de su bosque seco, aunque estas actividades de la ganadería, la quema, y la caza, ciertamente alteraron a su población, a

su comunidad, y a la biología de su ecosistema.

El 29 de marzo de 1856, un contingente de exploradores del ejército de William Walker se encontró con el General Mora y sus tropas costarricenses en la Casona Santa Rosa (Wells 1856). En ese momento la Hacienda Santa Rosa se extendía desde la punta de la Península Santa Rosa hasta los bosques de la Cordillera de Guanacaste y había sido, durante dos siglos y medio, una hacienda de ganadería y de mulas de bajo rendimiento sobre un área extensa. Aparentemente fue la segunda hacienda establecida en Costa Rica, después de la Hacienda Inocentes en las estribaciones norteñas del Volcán Orosí (con

un clima un algo más húmedo y mucho más cerca al Lago de Nicaragua). Para finales del siglo xvi (1501-1600), Santa Rosa le estaba pagando impuestos a España. Parece que primero fue creado como una concesión de terrenos de la Reina de España a uno de sus capitanes, el cual entonces cometió alguna ofensa lo cual hizo el que ella la volviese a tomar. Entonces, el hijo del capitán volvió a comprarla. El record de esta transacción está en algún lugar de los archivos coloniales en Granada, Nicaragua (afortunadamente, no fue quemado por uno de los piratas merodeadores de los siglos xvii-xviii (1601-1800), cuando todavía había acceso libre al lago para los grandes barcos viajando del Atlántico a Granada vía el Río San Juan).

Entre eso de 1900 y la década de los sesenta (1960-1969) todavía se usaba la manera tradicional de talar el terreno para pastizales de ganado. La “manera tradicional,” probablemente en operación desde el siglo xvi (1501-1600), era como describimos a siguiente. Dondequiera que una apertura natural (o antropogénica) en el dosel del bosque le permitiera a la luz solar llegar a nivel del suelo y por lo tanto, el que se desarrollara un pedazo de vegetación herbácea, el vaquero que la encontraba durante la estación seca simplemente le pegaba fuego. El próximo año se repetía el mismo proceso y dentro de pocos años las áreas planas sobre suelos buenos estaban cubiertas, en gran parte, de pastos y yerbas, en contraste a las barrancas rocosas (y más mojadas) y los acantilados todavía en gran parte boscosos. Un sistema de pastizal tan extenso era fácilmente mantenido libre de vegetación leñosa (sombrosa) por medio de quemas anuales o semestrales a finales de la larga estación seca (de abril a mayo). La población indígena probablemente no habría utilizado el fuego de esta manera porque lo menos que hubieran querido tener – excepto para propósitos ceremoniales – hubiese sido

el tener grandes pedazos de pasto (ni siquiera los venados comen pasto; sin embargo, es posible que los indígenas hubiesen cazado *Sigmodon hispidus*, la rata algodónera hispid, la cual puede ser extremadamente común en grandes sistemas de pastizales en Guanacaste). El pasto *jaragua* (*Hyparrhenia rufa*) es un pasto africano introducido a Costa Rica en la década de los veinte (1920-1929). Para eso de la década de los cuarenta (1940-1949), los vaqueros de la Hacienda Santa Rosa estaban cargando sacos de semilla de *jaragua* y regándola en los pastizales después de quemarlos, gradualmente convirtiendo todos los pastizales a un forraje de mayor rendimiento (Daubenmire 1972) (Fig. 10.9). Simultáneamente, el ganado cebú, el cual comparado a las razas europeas (derivadas del *Bos taurus*) es mucho más resistente al calor y a la larga estación seca de Guanacaste, fue introducido a estos mismos pastizales. El ganado cebú es genéticamente derivado del *Bos indicus*, una especie indo-africana oriunda del bosque seco tropical, con parte de su resistencia prominentemente demostrada sobre su lomo como la gran giba de grasa que sirve como reserva de alimento. Ya para eso de las décadas del sesenta (1960-1969) y del setenta (1970-1979), durante el renacimiento de la antigua industria ganadera de Guanacaste (Parsons 1983, Shane 1986, Janzen 1988b), las manadas de Guanacaste a menudo todavía contenían una mezcla de ambas razas de ganado (Fig. 10.10).

Mientras que muchos de los hacendados en la Provincia de Guanacaste estaban convirtiéndose gradualmente a una cría de ganado más intensiva, con una más completa eliminación de la biodiversidad silvestre (y remplazando el pasto *jaragua* con otros pastos africanos todavía más fecundos), los pastizales del ACG, en vez, fueron tratados al estilo antiguo de cría de ganado sobre de un área extensa y de



Fig. 10.10 Manejo de una mezcla de ganado cebú y de ganado europeo de color café (Palo Verde, Guanacaste, 10 de marzo del 1976). El ganado color café (*Bos taurus*) estaba siendo remplazado por el cebú (*Bos indicus*) que era mucho más resistente al calor y mucho más productivo.

manera no-intensiva, un estilo básicamente sin alterar desde el siglo xviii (1701-1800), excepto por la introducción de mejores razas de ganado y por el sembrado deliberado del pasto *jaragua*. En la década de los setenta (1970-1979) los hacendados locales todavía estaban viniendo al Parque Nacional Santa Rosa para cosechar camiones cargados de *jaragua* para sembrar sus pastizales. En resumen, manadas de varios miles o más de cabezas de ganado (novillos, vacas, y toros) fueron soltadas sobre miles de hectáreas de pastizal sucio (con quebraditas con agua temporal) y entonces cosechadas anualmente o más frecuentemente.

El “cuidado” del pastizal consistía en encenderlo, a menudo en el segundo o tercer mes de la estación seca, pero más tarde en el año si se deseaba el que los márgenes del bosque fuesen más completamente empujados hacia atrás (por parte del fuego más caliente creado por el suelo y por el combustible más seco). El fuego impulsado por el viento hacía su trabajo. El único manejo del pastizal consistía de “*hacer rondas*,” lo cual significaba el talar el material herbáceo hasta el suelo casi pelado, a una distancia de un metro largo detrás de las cercas de alambre de púas, con la esperanza de que cuando corriera el fuego, los postes de madera de las cercas no se incineraran. Los postes de las cercas venían de los árboles cortados durante el talado original del bosque, o de árboles cortados de los pedazos de bosque que se habían quemado con menos facilidad. Por lo tanto, los postes eran abundantes y solo costaban una mano de obra barata. Para el principio de la década de los noventa (1990-1999), cuando estos postes necesitaban ser remplazados a un costo mucho más alto, los salarios algo más altos (anteriormente una mera miseria) y otros gastos hicieron de la ganadería extensiva algo marginalmente económico, si eso.

Todo esto es pertinente a la conservación de hoy en día porque los grandes pastizales de la ganadería extensiva eran bastante ricos en la biodiversidad que sobrevivía en los pedazos de terreno que no se quemaban bien porque eran húmedos y contenían bajas cantidades de combustible herbáceo (porque el ganado lo había comido completamente). Con el desarrollo de la civilización agraria a base de vehículo, los grandes terrenos fueron gradualmente divididos en áreas más pequeñas, de mayor rendimiento (campos de arroz, pasto africano de mayor calidad [a menudo replantado], huertos de frutas, caña de azúcar, maní, algodón, piña, etc.), a veces

irrigadas, y pulidas bastante libre de su biodiversidad. Otras áreas fueron abandonadas, taladas, quemadas y utilizadas para micro-ganadería de unos pocos caballos a nivel de subsistencia y de un pequeño rebaño de ganado. Ambos tratamientos resultaron en una erosión gradual de la biodiversidad del bosque seco, exacerbada por los efectos usuales de la fragmentación y de la insularidad. Incluso las franjas forestales, dejadas (por tradición y por algunas leyes) erguidas a lo largo de las corrientes de agua en la Provincia Guanacaste, gradualmente se habían disuelto de su estructura comunitaria rica en especies a una todavía-disminuyente mezcla de muertos-vivientes (Janzen 2001), de ruderales, y de especies resistentes a agroquímicos. Este lío está polvoreado con unas pocas especies a las cuales “le va bien” (lo que sea que eso significa) en la presencia de una manipulación masiva del sistema por parte de los humanos (zanates, urracas, garrobos, guácimo [*Guazuma ulmifolia*], *Senna pallida*, *Sida* spp., etc.).

A lo largo de este proceso, el estado de la vegetación erráticamente dañada sugiere el que la agricultura a gran escala no formó parte del proceso de talado europeo en las decenas de miles de hectáreas de la Hacienda Santa Rosa, zona núcleo del bosque seco del ACG, hasta eso de la década de los cuarenta (1940-1949). En ese momento, algunos de los pastizales más planos y de mejor suelo al oeste de la Casona Santa Rosa fueron arados y sembrados con arroz de tierra seca. Este experimento duró poco tiempo, debido al suelo de baja calidad y a los patrones de lluvia erráticos. Varios pendientes rocallosos y cerros de las bajuras del área costera (por ejemplo, la ladera al interior de Argelia detrás de Playa Naranjo central y de las partes sureñas del valle conteniendo el Río Poza Salada, Fig. 10.14), y casi toda la llanura costera detrás de Playa Naranjo (5-

100 m de elevación, Fig. 10.8) fueron completamente talados de su bosque seco para cultivar maíz, yuca (*Manihot esculenta*, cassava, o mandioca), frijoles, papaya (lechosa), banano, árboles frutales, y arroz sembrado al estilo de los colonos agricultores a pequeña escala y precaristas. Hoy en día estas áreas están cubiertas de bosques secundarios de edades, alturas, y características variadas, tales como su grado de vegetación caducifolia durante la larga estación seca. Lo que distingue a estas áreas y a su restauración de la restauración de la Mesa Santa Rosa los es el que estas áreas nunca fueron sembradas con pastos para pastizales, el que fueron cercanamente rodeadas por fuentes de semillas forestales, y el que se encontraban sobre un suelo algo bueno. El resultado es que rápidamente volvieron a convertirse en un bosque joven cuando fueron abandonadas en las décadas de los sesenta (1960-1969) y de los setenta (1970-1979) cuando el Parque Nacional Santa Rosa fue decretado y los colonos fueron trasladados afuera. Aunque estas bajuras fueron arrasadas por fuegos en las estaciones secas, ambos – fuegos prendidos allí mismo e invadiendo de los fuegos que arrasaban a los pastizales de la Mesa Santa Rosa desde la década de los cuarenta hasta la de los sesenta (1940-1969), en su mayoría éstas no han sido quemadas desde su abandono con el traslado de los colonos en 1970. La otra talada europea a pequeña escala del bosque seco del ACG lo fue para su uso en la agricultura de subsistencia (la cual taló la mayoría del bosque en los pendientes bajos del Cerro El Hacha en la década de los setenta [1970-1979], Fig. 10.13) y cafetales rudimentarios en unos pocos lugares a lo largo de los pendientes de elevación intermedia del suroeste (el Sector Pailas y el Sector Santa María) del macizo de Rincón de la Vieja. El sembrado de cafetales fue una de varias actividades de talar de la Hacienda Santa María (hoy, el



Fig. 10.11 Fruta de jícaro (*Crescentia alata*) madurándose (tornándose color café) y recién caída (por ejemplo, presentadas a grandes mamíferos frugívoros que no trepan). Esta fruta es un anacronismo botánico cuyas semillas una vez fueron dispersadas por la ahora extinta megafauna del Pleistoceno. Esta ahora nuevamente es dispersada por los mismos caballos de la megafauna devueltos por los conquistadores (vea Fig. 10.12). Sector Santa Rosa, ACG, 1978.

Sector Santa María del ACG), arriba de Liberia, y a lo largo del sendero desde la Estación Pailas hasta el Cráter Rincón en el Sector Pailas. Este clima, esta elevación (800 m), y este suelo son perfectos para el café, excepto que quedan muy lejos de la industria cafetalera de la Meseta Centra, la cual estaba dirigida a Europa. Esta distancia fue lo que salvó a este ecotono entre bosque seco y bosque lluvioso de su eliminación total para sembrar cafetales, en contraste al destino de los bosques que una vez cubrían los pendientes occidentales de la Meseta Central del centro de Costa Rica. Por ejemplo, de acuerdo a la *Lista Roja de Plantas Amenazadas de la UICN de 1997* (Walter y Gillett, 1998), un árbol grande, amenazado, con una cauliflora espectacular, *Parmentiera valerii* (Bignoniaceae), del cual aparentemente solo quedan de uno a cinco adultos en la Meseta Central (e INBio ni si quiera lo registra como ocurriendo allí), ocurre por miles en este suelo y este clima del ACG, en los pendientes del lado Pacífico de la Cordillera Guanacaste que es tan apta para los cafetales.

A través de los cuatro siglos de desarrollo de ganadería y de agricultura en el área del ACG, su distancia social de los centros de poder ha sido crítica en salvar

mucha de su biodiversidad de bosque seco. Al principio, la ruta terrestre de Nicaragua a los centros de agricultura/indígenas en Nicoya, aparentemente corría hacia el sur de Rivas a La Cruz, a Puerto Soley, a Santa Rosa, a la intersección en Liberia (el semáforo sobre la Carretera Interamericana), y entonces doblaba hacia la Península Nicoya. Solo un breve segmento corría hacia el sur hacia el monasterio en Bagaces. Acceso a la parte central de tierra firme de Guanacaste lo era a través del Golfo de Nicoya, por bote desde Puntarenas y entonces subiendo por el Río Bebedero hasta Cañas, o por diligencia desde Puntarenas hasta las minas de oro en Abangares. El transporte desde la Meseta Central hasta Nicoya cruzaba el Golfo Nicoya a través de bote/transbordador. No fue hasta la Segunda Guerra Mundial (1939-1945) que se construyó la Carretera Interamericana, al sur, de Rivas a Liberia, a Bagaces, a Cañas para doblar hacia el interior hacia San José en Puntarenas (aunque desde el principio había carreteras primitivas, para carretas de bueyes, de San José a Puntarenas). Los bosques lluviosos y los suampos de las llanuras de San Carlos del norte de Costa Rica aparentemente bloquearon la posibilidad alterna de La Cruz a Santa

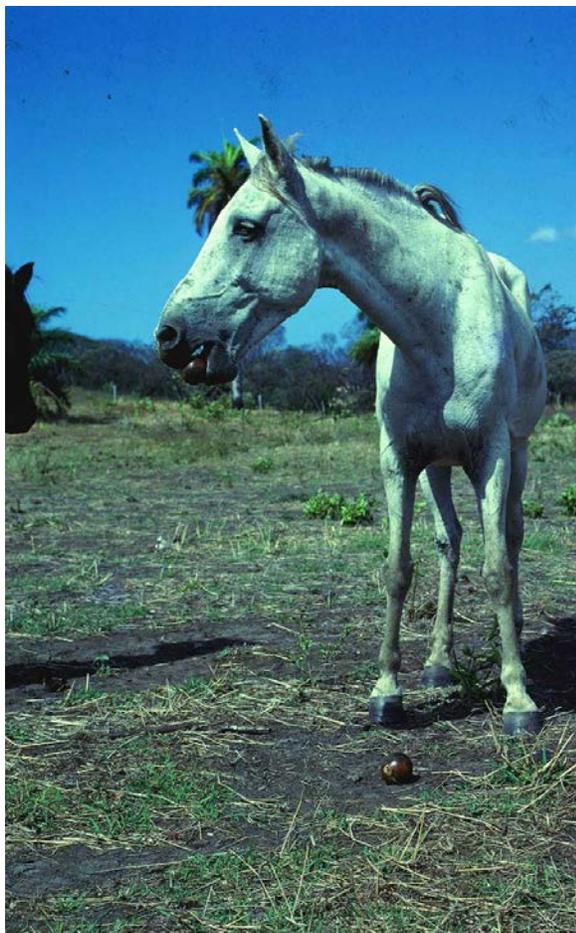


Fig. 10.12 Una megafauna del Pleistoceno – el caballo fue evolucionado en el Nuevo Mundo y sobrevivió en el Viejo Mundo, para ser reintroducido por los españoles que estaban llegando en siglo xvi (1501-1600). Éste está rompiendo una fruta nativa costarricense de la megafauna del Pleistoceno antes de sacarle el interior dulce y negro con su lengua. (vea Fig. 10.11) Sector Santa Rosa, ACG, 1978.

Cecilia, a Upala, a Puerto Viejo de Sarapiquí (y entonces sobre las montañas de San Miguel a Heredia). Así, la nueva Carretera Interamericana cortó directamente a través de los grandes ranchos que generalmente se habían extendido desde los climas más costeros hasta los climas más húmedos de las estribaciones del lado Pacífico de la Cordillera de Guanacaste colindando con la planicie costera hacia el sur a Esparza. El acceso proveído por la Carretera

Interamericana cambió toda la economía política de la Provincia de Guanacaste entera, y de la región del ACG en específico – haciendo así más fácil la ganadería y la agricultura a través de la Meseta Central y sus mercados, en vez de tener que cruzar la frontera nicaragüense para ir hacia el norte. Esto cambió otra vez cuando la “invasión” turística comenzó con caravanas de extranjeros entre las décadas de los sesenta y setenta (1960-1979) y con un flujo continuo de turistas por esta nueva carretera – una chispa de desarrollo turístico temprano para el área de Liberia. Sin embargo, esto fue abruptamente interrumpido por la “Guerra Futbolística” en julio de 1969 en el Salvador (Durham 1979) y después por las guerras en Nicaragua (1970-1987) (Weissberg 2001). En adición, para 1987, el auge de la ganadería costarricense (Janzen 1988) empezaba a morir y la industria ganadera fue oficialmente “matada” por el gobierno costarricense en una reunión con la industria ganadera en agosto de 1994. En aquel entonces el Ministro de Agricultura y Ganadería (Mario Carvajal) y el Ministro de Ambiente y Energía (René Castro) se reunieron con representantes de la industria ganadera en la Estación Experimental Forestal Horizontes del ACG (observación personal); la reunión anunció que la política gubernamental sería la de no dar más préstamos bancarios a la extensa industria ganadera (observación personal).

Todo indica que para mediados del siglo xx (1901-2000), el único bosque seco original que quedaba en lo que hoy es el ACG, lo era unos pocos pedazos dispersos: de una a veinte hectáreas en la Mesa Santa Rosa (principalmente centrados sobre barrancos severos y sobre corrientes de agua), en algunas partes de las laderas del Cerro El Hacha, y las 2,000 ha de laderas todavía-boscosas de la punta de la Península Santa Elena que dan hacia el mar (Fig. 10.15). Como se mencionó anteriormente,



Fig. 10.13 Cerro El Hacha, el núcleo de un volcán de seis millones de años que una vez fue una isla en el Lago de Nicaragua, visto desde una torre de vigilancia de incendios en el Cerro Pedregal sobre los pendientes superiores del Volcán Cacao. Su porción superior amarilla está cubierta de un pasto nativo *Trachypogon plumosus*, una población extendida por incendios hechos por el hombre de pequeñas poblaciones que una vez ocuparon lugares de perturbaciones naturales. Los pastizales amarillos en las tierras bajas son pastos de jaragua (*Hyparrhenia rufa*) introducidos del este de África.

hasta el magnífico boque de árboles altos del Ojochal es, obviamente, crecimiento nuevo sobre el yacimiento de una aldea indígena muy grande (hay mucha osamenta mamífera, fragmentos de vasijas, y conchas de moluscos a solo unos centímetros bajo la superficie del suelo). Hasta el Bosque Húmedo maduro cerca de la Casona Santa Rosa tuvo sus grandes árboles de caoba removidos a principios de la década de los cuarenta (1940-1949). La carretera utilizada

para la extracción de estos troncos por medio de bueyes hasta el Pacífico, para su transporte a través del Canal de Panamá a la industria caribeña de construcción de barcos, lo es la carretera que hoy en día va a Playa Naranjo. El nombre de Playa Potrero Grande refleja la enorme llanura aluvial, el *potrero* (pastizal) que había sido quemado del bosque seco que colindaba con el manglar y el suampo de agua fresca de Playa Potrero Grande. El talado y la agricultura de

las llanuras detrás de Playa Naranjo y de Playa Potrero Grande ya estaba en marcha para mediados de la década de los sesenta (1960-1969).

En 1966, cuando el gobierno de Costa Rica expropió a la Casona Santa Rosa y las 1000 ha a su alrededor para convertirlas en un monumento nacional y en un área recreacional para empleados gubernamentales, el dueño, Anastasio Somoza, en ese momento dictador de Nicaragua, contestó que con mucho gusto se las donaría a Costa Rica. Costa Rica rechazó la donación e insistió en su expropiación y en el pago acompañante. En enero de 1967, el gobierno costarricense, representado por el Sr. Walter Hine, invitó al Dr. Kenton Miller (fallecido), un joven profesor de biología de conservación (Miller 1980) de la Universidad de Michigan, a visitar a Santa Rosa y a elaborar un plan para su desarrollo como un lugar histórico y recreacional, como en la tradición estadounidense de incorporar los campos de batalla y otros eventos históricos a los parques nacionales. En ese entonces, el Dr. Miller estaba enseñando en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), la estación experimental cerca de Turrialba auspiciada por la Organización de los Estados Americanos (OEA). Su padre lo estaba visitando en Costa Rica e hicieron de ello una excursión. Llegaron a la Casona Santa Rosa pasando por una “carretera horrible de 12 km” a salidas de la Carretera Interamericana (Kenton Miller, comunicación personal). La Casona había sido la antigua sede de la Hacienda Santa Rosa cuando esta era un rancho activo; los vaqueros opinaron que los Millers deberían de continuar hacia la costa, y ver la playa, lo cual hicieron. En ese proceso entraron por la cara norte del Cañón Del Tigre conteniendo el Río Poza Salada. Se hablaba de que en ese lugar un cazador local cazaba

de cinco a diez jaguares por año, jaguares probablemente bien subsidiados por el comer de los miles de ganado y tortugas marinas anidando en las playas. Miller regresó a San José a sugerirle al emergente servicio de parques nacionales que, en vez de decretar un pequeño monumento, deberían decretar un parque nacional desde la Carretera Interamericana hasta la costa y afuera, sobre el mar, hasta el límite nacional de 12 millas náuticas. Este decreto produjo el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) con 9900 ha terrestres, nacido el 27 de marzo de 1971 durante el gobierno del presidente Daniel Oduber. El joven Álvaro Ugalde (fallecido), quien, junto con Mario Boza y Pedro León, dedicó su vida al desarrollo del sistema de parques nacionales costarricense (Wallace 1992), fue su primer director. En 1977 su tamaño terrestre aumentó a unas 10,800 ha terrestres por medio de la expropiación de una porción de un rancho vecino que era dueño del terreno detrás de la parte sur de Playa Naranjo. También en ese momento esta versión del PNSR contenía unas 23 000 ha de área marina, aunque generalmente esto no está incluido en declaraciones sobre su tamaño inicial y esencialmente fue ignorado en ese momento.

El decreto que creó el primer parque nacional de bosque seco de Costa Rica fue manchado por erróneamente considerar a los pastizales y a los viejos campos poblados por pastos introducidos (en gran parte *jaragua* o *Hyparrhenia rufa* de África Oriental) ser como “sabanas”, con una apariencia y un romanticismo análogo al de los pastizales africanos. En este contexto, los fuegos anuales de la estación seca antropomórfica parecían ser algo casi natural y además, los fuegos eran algo tan grande, que unos pocos “*guardaparques*” sin presupuesto no podían ni soñar el eliminarles. En el mejor de los casos ellos podían prevenir el que los fuegos consumieran a los edificios. La restauración



Fig. 10.14 Estación Argelia, la estación administrativa para Playa Naranjo en el Sector Santa Rosa, y originalmente la casa utilizada para los grandes trabajos de extracción de sal en el estuario detrás de ella (julio de 1973). Note la ladera limpia (para el cultivo) de bosque seco detrás de la estación, el tipo de claro que caracterizaba a todos los pendientes cerca del océano, pendientes que probablemente también fueron aclarados de su bosque maduro siglos antes por medio de la tala rasa para entonces transportar los tucos (los trozos de madera) por el océano.

ni si quiera formaba parte del concepto de administración, aunque por supuesto empezó a ocurrir accidentalmente en las tierras de cultivo y en los pastizales dentro del parque cerca de la Casona. El enfoque del personal del PNSR lo era el parar la caza (lo cual parecía ser tanto un insulto al “Jardín del Rey” como lo era biológicamente indeseable), el sacar a los colonos agricultores/usurpadores, el detener el talado adicional de árboles, y simplemente el poder sobrevivir. A la vez que estas cosas gradualmente empezaron a ser controladas, el enfoque entonces cambió hacia el expulsar a más de 2000 cabezas de ganado que todavía estaban forrajeando a

través del Parque Nacional Santa Rosa. Esta expulsión era no solo porque “es un parque nacional” pero también porque el ganado y los caballos simbolizaban a la gente, algo que era un anatema al sistema de parques nacionales dondequiera en ese momento (y el que regularmente resultaba en la destrucción de edificios, carreteras, árboles frutales, etc., en las fincas que eran incorporadas a las tierras del sistema de parques nacionales emergente).

La decisión histórica la ganó el *Servicio de Parques Nacionales* (SPN) de Costa Rica en 1976, informándole al dueño del lindero sur del Sector Santa Rosa que tenía que sacar a su ganado del parque o se



Fig. 10.15 La Península Santa Elena vista desde un área sobre su base donde se conecta con el continente volcánico (9 de enero de 1988). El pasto amarillo a primera plana es casi todo *Trachypogon plumosus*, un pasto nativo (incomible para el ganado). Este pasto ha sido promovido a través de siglos de incendios anuales los cuales han eliminado al bosque seco maduro caducifolio bajo y de color gris que todavía viste unas 2000 ha de los pendientes más al exterior de la península. La línea de pasto que está avanzando, donde los incendios moviéndose a favor del viento paran, es fácilmente visible como los retazos de bosque en los barrancos rocallosos donde hay poco pasto para servir de combustible. El pantano de agua dulce de Punta Respingue está cuesta arriba con una antigua deforestación de jaragua y *Trachypogon* por atrás, y la Playa Potrero Grande se desliza a través del viejo bosque de manglar poblado por árboles de la misma edad.

les dispararía. Unas 1000 cabezas de ganado fueron removidas, y en 1977 la Guardia Rural vino a Santa Rosa y mató a tiros a más de 1000 cabezas de ganado. Cada zopilote en Costa Rica parecía estar en Santa Rosa, y este era el único momento en que zopilotes anidando han sido encontrados ahí. En ese momento, no existía en Santa Rosa un programa de control de fuego efectivo. La eliminación del ganado resultó en la eliminación de las “chopeadoras”

(máquinas de cortar césped) bióticas. Por muchos siglos antes de este momento, había existido un equilibrio crudo entre los pedazos de bosque seco muy fragmentados, los pastizales bien pastoreados, y los incendios prendidos por los humanos (Janzen 1988c, 2002). Cada fuego anual quemaba los pastizales cortados a fondo y recortaba los bordes del bosque secundario/vegetación leñosa de carácter sucesional (Figs. 10.16 y 10.17).

Los incendios en los años secos (o más tarde en la estación seca) quemaban más adentro del margen del bosque, expandiendo los pastizales. Los incendios en los años mojados (o más temprano en la estación seca) no mataban a la vegetación leñosa marginal, encogiéndolo los pastizales. Si un área no se quemaba durante varios años, entonces el fuego cuando llegaba era más severo. Cuando el ganado se eliminaba, el resultado era instantáneo y altamente predecible. Los pastos africanos crecían en formaciones densas a una altura de uno a dos metros (Fig. 10.18), y el combustible para los fuegos anuales era suficiente como para crear una pared de llamas de uno a cuatro metros de altura que consumía, en enormes bocados, a los márgenes del bosque (Figs. 10.19 y 10.20). Los árboles y los pedazos de bosque que habían convivido con los incendios de pasto pastados por el ganado eran incinerados, y los fuegos quemaban viento abajo a través de todo el sotobosque del bosque denso. Para 1984 ya era obvio que las múltiples formaciones antiguas de bosque seco secundario de varias edades y hasta los minúsculos fragmentos de bosque “original” (bosque maduro) serían quemados hasta ser completamente eliminado si no se hacía algo (Janzen 1988d, e). Un programa de eliminación de incendios fue iniciado por investigadores biólogos visitantes y el personal de Santa Rosa. El estado actual de Santa Rosa y del ACG, de estar en gran parte cubiertos con varias etapas de vegetación leñosa de carácter sucesional, es un resultado directo de este programa (compare Figs. 10.21 y 10.22). No existen incendios naturales en un ACG “natural”. No existen caídas de rayos durante la estación seca; una caída de rayo durante la estación lluviosa podría incendiar a un pastizal secado por el *veranillo* o a un árbol muerto, pero ese incendio no quema más allá del límite del área seca. La costumbre

costarricense de denominar a los incendios como “incendios forestales” es una denominación errónea, ya que un bosque del ACG intacto y viviente básicamente no se quema; son los pastizales de pastos y de hierbas bajas los que se queman, con el calor matando a las plántulas de árboles y a otros árboles jóvenes, permitiendo así el que penetre más luz solar, lo cual a su vez genera más combustible para el próximo incendio durante la estación seca.

La Biología y la Conservación del Bosque Seco Actual en el ACG

Definiendo un Bosque Seco en los Trópicos Costarricenses

El único ecosistema de área silvestre “natural” que probablemente sobreviva en el noroeste de Costa Rica lo es el ACG mismo. El resto del área (o sus pedazos y pedacitos de bosque los cuales gradualmente están muriendo a causa de la fragmentación e insularidad; Janzen 2001) está destinada a convertirse (o ya se ha convertido) en una agroindustria intensiva o en desarrollo turístico. Tal es el caso con la mayoría de las áreas silvestres restantes, las cuales no están específicamente protegidas/conservadas en Costa Rica. Por lo tanto, nos enfocamos solo en el “Área Silvestre Protegida” (ASP) del ACG, en vez de intentar darles una descripción generalizada de todo el noroeste de la Provincia Guanacaste como ésta puede haber sido cuando los españoles llegaron, pues eso sería en gran parte, un ejercicio conjetural.

El “bosque seco tropical” generalmente se entiende ser un bosque natural el cual crece en las tierras bajas del trópico, en lugares donde el clima tiene una estación seca relativamente libre de lluvia, muy notable y ocurriendo con regularidad, de cuatro a ocho meses de duración. Sin embargo, durante los otros meses del año,



Fig. 10.16 Pastizal en la estación lluviosa pastoreado a fondo (también quemado durante la estación seca previa). Sector Santa Rosa, junio de 1975. Compare con las Figs. 10.17 -10.20.

estas áreas reciben un total de 0.5 a tres metros de lluvia, lo suficiente como para sostener lo que cualquiera llamaría un “bosque” (también conocido como muchas plantas leñosas con un dosel leñoso cerrado). El bosque seco y sus variaciones se conocen por muchos nombres en clasificaciones de la vegetación y en documentos legales – bosque estacional, bosque caducifolio, bosque semihúmedo, bosque seco, etc. Pero por lo general los nombres del bosque seco se entienden ser en contraste al bosque nuboso, al bosque lluvioso, a los ecosistemas marinos, y al desierto – los otros cuatro ecosistemas naturales principales del trópico. El ACG carece de un desierto, aunque partes de los eriales serpentinicos de la Península Santa Elena ciertamente son desérticos en su apariencia. El bosque seco del ACG

representa a menos de 1% del bosque seco que una vez se extendía desde las estribaciones detrás de Mazatlán, México, hacia el sur, cubriendo un área desde la planicie costera del Pacífico hasta el Canal de Panamá, con una interrupción de bosque lluvioso a cercanías del puerto de San José (Puerto de Hierra), Guatemala, y por la costa desde eso de Carara, Costa Rica, hasta poco después de cruzar la frontera panameña (Janzen 1988a). Este bosque seco también se extendía a través del Istmo Mexicano de Tehuantepec, y desde ahí hacia el norte hasta las llanuras de Veracruz, a Tampico, y hacia el sur al Yucatán, y entonces en pedazos, en el interior de Beliz, Guatemala, y Honduras. Otras grandes extensiones de bosque seco tropical una vez cubrieron mucho de Venezuela, Colombia, Bolivia, Paraguay, Brasil, del este al sur de África, la



Fig. 10.17 Pastizal en la estación seca pastoreado a fondo después de un incendio usual durante la estación seca, Sector Santa Rosa, marzo de 1976. Compare con las Figs. 10.16, 10.18-10.20.

India, Pakistán, Tailandia, Camboya, Vietnam, Sri Lanka, Birmania, y el norte de Australia (Murphy y Lugo 1986, Pennington et al. 2006, Bullock et al. 1995, Dirzo et al. 2011).

Explicítamente no le llamamos “bosque” a una plantación de árboles por la obvia razón de que es un cultivo y que existe bajo reglas de biodiversidad y bajo reglas económicas muy distintas a las de un bosque que ocurre naturalmente, de cualquier edad. El crear una plantación de árboles no es el realizar una “replantación forestal”.

Casi todo el bosque seco tropical ha sido convertido en pastizal, cultivo, urbanidad, y en bosque de sucesión secundaria después de muchos tipos de usos

por parte de los humanos – para la caza, el cultivo, los incendios, la explotación, la irrigación, etc. El resto del bosque seco tropical generalmente es cazado, incendiado, o selectivamente talado. Cerca de una cuarta parte de los bosques de Costa Rica era lo que generalmente podría llamarse bosque seco. Mucho menos de 1% de lo que originalmente fue bosque seco tropical tiene estatus formal de conservación a nivel global. Una vez más de la mitad de los trópicos boscosos eran bosques secos (Murphy y Lugo 1986). El problema básico de la conservación lo es el que en general, para los ocupantes humanos, desde los antiguos hasta los modernos, los ecosistemas de bosque seco, aún con su larga estación



Fig. 10.18 Desarrollo de los pastos de jaraguá después de eliminar al ganado, Sector Santa Rosa, octubre de 1980. Compare con Figs. 10.16-10.17 y 10.19-10.20. Sr. Roberto Espinoza para escala.

seca, son substancialmente más fáciles de utilizar que lo que lo son los bosques lluviosos y los bosques nubosos. La larga estación seca reduce las plagas, facilita el almacenaje de comestibles, hace más fácil el remover el bosque (por medio de incendios), fomenta menos enfermedades humanas, hace más fácil el transporte terrestre, etc. La única manera de conservar bloques de bosque seco maduro de tamaño suficiente como para mantener una biodiversidad a nivel continental lo es a través de su restauración a nivel de paisaje, tal como está ocurriendo en todas partes del ACG de acuerdo a su plan original (Janzen 1988a, 2000a).

Además, los pocos bosques secos que todavía contienen poblaciones significativas de la mayoría de sus especies – poblaciones lo suficientes como para permitir una restauración natural a grande escala – lo son esos que o están tan lejos de la sociedad humana moderna que están relativamente intactos, o que si están cerca de una sociedad moderna tal como lo está el ACG, están sobre suelos tan pobres que nunca han sido talados a fondo de su biodiversidad de bosque seco.

Como su ecosistema en general es tan hospitalario, y como ha sido remplazado tan completamente por agroecosistemas, el bosque seco tropical es poco conocido y poco entendido tanto por la comunidad científica académica como por la comunidad de conservación, por lo menos comparado con los bosques tropicales lluviosos. Esto significa que la restauración no está en el intentar reconstruir algo que es visualizado o entendido en detalle, sino que está en el “devolverle” el terreno a la naturaleza y dejar que las especies existentes se lo peleen entre sí mismas y reconstruyan su propio ecosistema. Serán las futuras y lejanas generaciones las que nuevamente volverán a ver lo que parecían los bosques secos tropicales, más o menos, cuando las personas primero comenzaron a asaltarles de manera intensiva. Sin embargo, esta filosofía tiene una importante advertencia. Los bosques secos tropicales que sean restaurados a estatus de bosques maduros serán todos, independientemente de su tamaño, islas ecológicas (y por lo tanto hasta cierto punto depauperadas) en un océano de agropaisaje. Adicionalmente, les faltarán por lo menos algunos de los otros ecosistemas con los cuales originalmente intercambiaban especies migratorias, y de los cuales recibían colonos ecológicos (y evolucionarios). En realidad, el proceso de conservación de las islas de bosque Mesoamericano nos regresa a los

archipiélagos de hace unos 20 millones de años, con las otras islas rodeadas por agropaisaje en vez de agua de mar. Algunas de esas islas estarán compuestas en gran parte de bosque seco con bosque lluvioso contiguo y hasta bosque nuboso (tal como ocurre en el ACG), mientras que otras estarán compuestas en gran parte de bosques lluviosos y contendrán bosque nuboso montañoso en las elevaciones intermedias y altas. No hay escape de esta inconveniente realidad. Finalmente, los patrones climáticos erráticos, de calentamiento, y de secamiento del cambio climático actual (y durante los últimos 20 años) están alterando y creando nuevas mezclas de sobrevivientes con consecuencias sumamente impredecibles en todos los ecosistemas del ACG.

Como muchas especies de plantas responden a fuertes cambios estacionales en la disponibilidad de agua de lluvia perdiendo su follaje en la estación seca (Figs. 10.23 y 10.24), los bosques secos tropicales son visiblemente y microclimatológicamente bastante distintos en la estación seca comparados a los varios tipos de ecosistemas de bosques tropicales lluviosos siempre verdes. Mientras que la reacción es menos visible al observador casual, la comunidad de animales del bosque seco responde con igual intensidad a la estación seca – muchas veces escapándose física o fisiológicamente de la escasez y la heterogeneidad del agua, y las subsiguientes reacciones por parte de las plantas, pero a veces también encontrando de la estación seca el ser la “mejor” época del año. Esto último lo es el caso con muchas especies de abejas solitarias que visitan flores, mamíferos depredadores de semillas e insectos, y depredadores que se orientan visualmente tal como los búhos, etc. (Janzen 2004). Sin embargo, detallados estudios, todavía en marcha, sobre la biodiversidad del bosque lluvioso adyacente al ACG están descubriendo una fuerte estacionalidad hasta

en el bosque lluvioso siempre verde y en el bosque nuboso, aunque no necesariamente tan impresionantemente sincronizados con o por los comienzos de la estación lluviosa como lo están las especies del bosque seco del ACG.

Tendemos a pasar por alto un impactante contraste entre el bosque seco y el bosque lluvioso adyacente porque somos en gran parte mamíferos diurnos. Por el día, la diferencia entre los dos ecosistemas adyacentes puede ser enorme, y especialmente durante la estación seca. Sin embargo, por la noche, las diferencias de temperatura y de humedad entre los dos ecosistemas son mucho menos severas. La biodiversidad nocturna lo demuestra muy bien a través de prominentes movimientos de un lado a otro entre los dos ecosistemas. Igualmente, el talado omnipresente y otros tipos de perturbaciones al bosque seco son relativamente menos dramáticas en sus efectos de aislamiento, calentamiento, y de secamiento sobre el bosque, que lo que lo es el caso cuando el bosque lluvioso adyacente es talado. El talado del bosque para establecer un pastizal en el bosque lluvioso es un “Valle de la Muerte” desde el punto de vista de muchas especies. Un talado de bosque para crear un pastizal en el bosque seco es algo más como un arranque temprano de la estación seca o una llegada tarde de las lluvias. El talado no es una circunstancia feliz, pero es algo que la mayoría de las especies del bosque seco han experimentado anteriormente en sus ciclos anuales (Janzen 1967c). En este contexto, es impactante el oír a colonos del bosque lluvioso, aislados del fuerte clima, como los que están en sus cuevas urbanizadas que “los protege” contra el clima, quejándose fuertemente sobre un leve cambio de temperatura o de humedad el cual ni siquiera sería tema de conversación para los colonos en el bosque seco.



Fig. 10.19 Incendio de la estación seca alimentado por jaragua que no ha sido pastoreado, Sector Santa Rosa (18 de marzo de 1987). Compare con las Figs. 10.16-10.18 y 10.20.



Fig. 10.20 Resultado de un incendio de la estación seca alimentado por jaragua que no ha sido pastoreado, Sector Santa Rosa, marzo de 1986. Compare con las Figs. 10.16-10.19 y note la vegetación leñosa que ha sido matada por el calor al borde del pastizal, los restos del cual serán consumidos por el incendio de la esta estación seca del próximo año a medida que se vaya comiendo la vegetación a lo largo del borde del bosque.

Clima del Bosque Seco

El ACG nació como dos cosas – como un monumento nacional en 1966, y en 1971, como un parque nacional para la conservación de remanentes de un bosque seco tropical. Este último ocurrió a pesar de que los viejos pastizales, los campos, y los enormes bloques de bosque secundario fueron hechos por el hombre. La biodiversidad del bosque seco y el clima de “Guanacaste” que le acompaña, son bastante distintos comparado al otro 75% del país, el cual generalmente es más mojado. En esta sección nos imaginamos a Santa Rosa, a 10 grados de latitud Norte, ser el centro del bosque seco del ACG, y entonces

examinamos el clima hacia el exterior, hacia otros ecosistemas.

Clásicamente, en los días “antes del Cambio Climático”, a principios de mayo, cerca del final de la larga estación seca, el ecuador térmico pasa por encima en su camino al norte, al trópico de Cáncer. El calor se acumula debido a la radiación directa diaria y a eso del 15 de mayo la masa de aire que yace sobre Santa Rosa es calentada lo suficiente por el sol y por la radiación del suelo como para ascender a través de las masas de aire que yacen sobre el área. Esto también genera un área de baja presión que hala el aire húmedo del Pacífico. El aire húmedo ascendente es enfriado en las altitudes elevadas y el



Fig. 10.21 El borde de un bosque de jaragua el cual era característico de decenas de miles de hectáreas de la Mesa Santa Rosa del bosque seco del ACG central a principios del proceso de restauración (30 de diciembre de 1980) y quemado cada uno a tres años. Este pastizal tiene por lo menos 200 años de edad y previamente fue poblado por zacates (pastos) nativos. El bosque a mano izquierda y en el trasfondo es de encino (*Quercus oleoides*) de vieja sucesión después del talado y del quemado. Compare con la Fig. 10.22.

condensado de las imponentes nubes cumulonimbo suelta una fuerte lluvia entre eso de las dos de la tarde y la medianoche. La larga estación lluviosa ha comenzado (Fig. 10.25). El ecuador térmico continúa hacia el norte hasta que llega al trópico de Cáncer (latitud 23.5° N), y con ello su influencia de calentamiento sobre Santa Rosa va gradualmente disminuyendo durante estos meses. Por consiguiente, las lluvias provocadas por el calor al igual disminuyen hasta finales de julio o hasta principios de agosto, y Santa Rosa entra en una corta estación seca (el *veranillo* o “pequeño verano”). Ya para la primera semana de septiembre el ecuador térmico

que está regresando pasa por encima de Santa Rosa camino hacia el sur, calentando el paisaje ya calentado, nuevamente haciendo que el aire húmedo y caliente que es halado del Pacífico ascienda, y con ello fuertes lluvias. Esta segunda parte de la larga estación lluviosa, desde septiembre hasta finales de noviembre, generalmente es más mojada en aspecto, nubosidad, y en precipitación total comparada a los primeros dos meses de la estación lluviosa. Para eso de diciembre el ecuador térmico ya hace tiempo ha partido en su larga jornada sur al trópico de Capricornio y Santa Rosa se convierte en gran parte en un área sin lluvia, aunque el suelo y la vegetación húmeda



Fig. 10.22 Exactamente el mismo paisaje que el de la Fig. 10.21, después de 20 años sin incendios y sin ganado (2 de noviembre del 2000). El dosel de encinos todavía es visible y la mano de Winnie Hallwachs (centro) está posicionada a una altura de dos metros. El árbol de jícara aislado (*Crescentia alata*, Bignoniaceae) en la Fig. 10.21 está completamente sombreado por este nuevo bosque (y por lo tanto se está muriendo). La mayoría de este bosque joven está compuesto de yayo (*Rehdera trinervis*, Verbenaceae) dispersado por el viento, entremezclado con unas 70 otras especies leñosas dispersadas por el viento y por los vertebrados. Tal invasión forestal es característica de muchas decenas de miles de hectáreas de pastizales del ACG sin quemar. Aunque un pastoreo moderado acelera la invasión forestal (y reduce el daño causado por los incendios que se escapan), el ganado también causa daño considerable a los riachuelos y pozos de agua, y los sabaneros y sus perros no pueden resistir la caza.

mantienen un aspecto de estación lluviosa de uno a dos meses. Solo hay un secamiento gradual de las carreteras, las quebradas, los charcos, el follaje, etc. (en contraste al cambio abrupto de seco a mojado a principios de la estación lluviosa en mayo). Para eso de enero, los vientos alisios secos ya están soplando fuertemente desde el noreste al nivel del suelo. El efecto de sombra orográfica de la Cordillera de Guanacaste está en pleno apogeo y la larga estación seca (verano), desde diciembre

hasta mediados de mayo, caliente y seca a Santa Rosa a lo máximo, a un bosque de sucesión secundaria sin hojas, de gran susceptibilidad a incendios provocados por el hombre en pastizales y en áreas de sucesión temprana, en caminos de tierra secos y transitables, en quietud herbívora, sol caliente, etc.

El esquema general descrito aquí arriba tiene algunas variaciones notables y significativas para la biología, aparte del impacto del cambio climático global (vea



Fig. 10.23 Bosque seco de 40 años de edad durante la estación lluviosa (junio), Sector Santa Rosa, mismo paisaje que el de la Fig. 10.24.



Fig. 10.24 Bosque seco de 40 años de edad durante la estación seca (abril), Sector Santa Rosa, mismo paisaje que el de la Fig. 10.23.

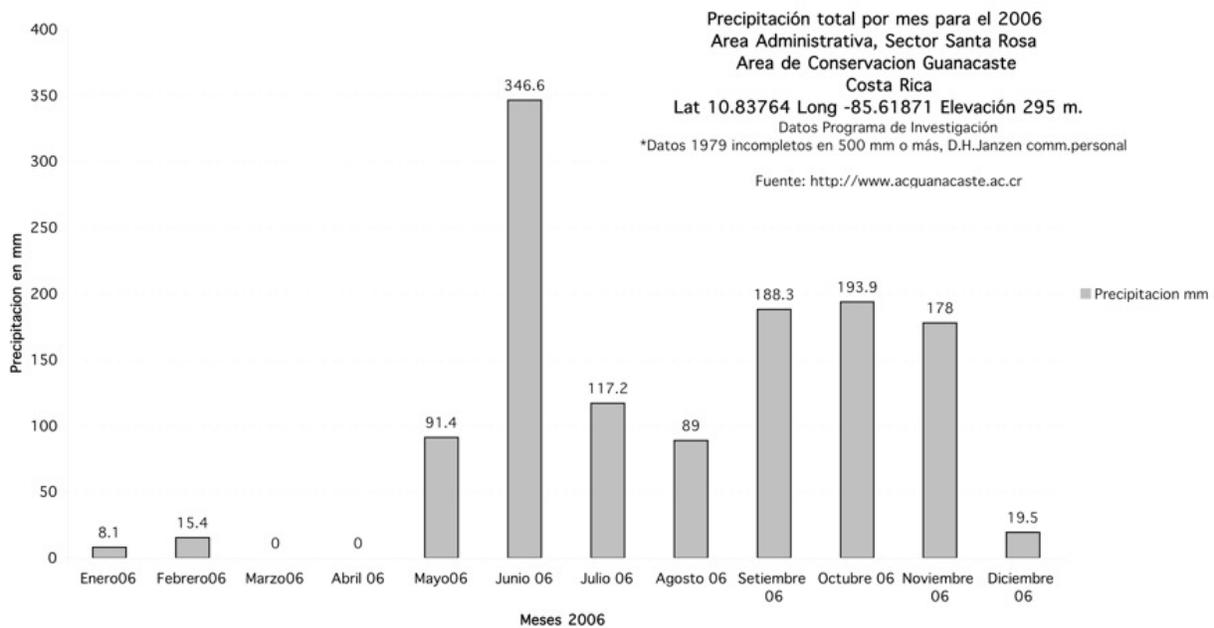


Fig. 10.25 Precipitación mensual en el Área Administrativa, Sector Santa Rosa para el año 2006, año durante el cual el veranillo de agosto resultó ser casi inexistente, y una lluvia excepcional cayó en la época de diciembre a febrero.

Fuente: Estación meteorológica de la Estación Biológica Santa Rosa; acreditación María Marta Chavarría.



Fig. 10.26 Petroglifo precolombino de una danta (*Tapirus bairdii*), Pedregal Orosí en los pendientes occidentales del Volcán Orosí (Fig. 10.6) (6 de enero del 2007).

Fotografía cortesía de Alejandro Masis.

abajo más tarde). El “principio” de la larga estación lluviosa, el 15 de mayo, puede retrasarse desde solo unos días (común) hasta tanto como unas dos semanas (raramente), y su intensidad puede ser muy variable – desde de dos a cuatro días de fuertes diluvios por la tarde hasta solo unas leves lluvias por la noche. Como estas primeras lluvias surgen a base de las altísimas nubes cumulonimbos, y no como parte de una generalmente extensa tormenta de lluvia, estas primeras lluvias a menudo caen fuertemente sobre un solo lugar y a solo a unos cientos de metros cae muy poca lluvia. Una variación distintivamente distinta lo es cuando se calienta lo suficientemente a finales de abril o a principios de mayo como para entonces generar una fuerte lluvia a base de nubes cumulonimbos de uno a dos días (como ocurrió en el 2007 y en el 2011). La temperatura general es enfriada por estas lluvias “atípicas”, a veces causando el que la verdadera estación lluviosa comience tanto como una semana tarde. Esta variante en particular puede causar el que algunas especies actúen como si la estación lluviosa en verdad hubiese comenzado a finales de abril. Por ejemplo, en el 2007 no hubo una aparición general, masiva, y sincronizada de Lampyridae (*luciérnagas*) con el principio de la estación lluviosa a mediados de mayo, aparentemente porque su aparición anual estacional ocurrió cuando cayeron unas fuertes lluvias a finales de abril del 2007.

Una variante de clima bastante distinto lo es el que la duración y la intensidad de la corta estación seca de finales de julio a agosto es muy variable (vea Fig. 10.25 para un ejemplo de un *veranillo* poco desarrollado en el 2006). La corta estación seca es una época de inactividad en las pupas e inactividad sexual entre las mariposas nocturnas y diurnas de Santa Rosa, una inactividad la cual generalmente

es interrumpida por un segundo pico de fuertes lluvias a principios de septiembre (Janzen 1987, 1988f, 2004). Si la corta estación seca es una excepcionalmente seca y caliente, las pupas de las mariposas nocturnas que normalmente se hubiesen mantenido inactivas hasta el próximo mayo pueden eclosionar con la llegada de las lluvias de septiembre. Por ejemplo, los adultos de las mariposas nocturnas *Xylophanes turbata*, *Manduca dilucida*, y *Manduca lanuginosa* (Sphingidae) pueden ser (poco usualmente) capturados en una trampa de luz en septiembre. Usualmente estos se mantienen como pupas inactivas subterráneas de junio o julio hasta el próximo mayo. Esto es solo uno de muchos pequeños indicios que el secamiento y el calentamiento del bosque seco del Sector Santa Rosa va a cambiar su biología general por medio del cambio climático.

El estrechamiento (de diciembre a enero) de la larga estación lluviosa hasta principios de la larga estación seca es altamente variable en su intensidad, dependiendo en cuánta lluvia haya caído durante la estación lluviosa completa, y su patrón. La duración de la frondosidad de la estación seca también es impactada por la intensidad de los fuertes vientos alisios secos soplando al nivel de los árboles a través de Santa Rosa desde diciembre hasta mediados de marzo, después de haber pasado sobre la Cordillera de Guanacaste. En marzo, cuando estos vientos se detienen repentinamente, las temperaturas aumentan rápidamente a las de la estación seca principalmente sin vientos y de intensas temperaturas máximas diarias de 33 a 35°C, las cuales duran hasta los comienzos de la larga estación lluviosa en mayo. Sin embargo, como se ha mencionado anteriormente, a eso de mediados de marzo este aumento en temperatura a menudo trae de uno a dos días de fuertes lluvias temprano



Fig. 10.27 Una danta (*Tapirus bairdii*) con su cría en la estación seca del bosque seco de la Península Santa Elena (31 de marzo del 2007); compare con la Fig. 10.26.

Fotografía cortesía Luciano Capelli.

por la tarde, un “arranque falso” el cual no parece engañar a ninguna de las especies pero el cual puede empapar a los turistas que están acampando, contando con una estación seca sin lluvia.

La estacionalidad semi-ordenada descrita aquí arriba, creada por la combinación de la travesía estacional y ordenada del ecuador térmico de un lado al otro del ACG, la proximidad al Océano Pacífico, y la sombra orográfica de la Cordillera de Guanacaste, es fuertemente interrumpida por huracanes en cualquiera de los dos océanos. Un huracán del Caribe trae de dos a cinco días de nubosidad pesada al bosque seco de Santa Rosa y frecuentes lluvias intensas entremezcladas con lluvias más livianas y con lloviznas. Si se combinan con los picos lluviosos de mayo a junio o de septiembre a octubre, las quebradas temporales estacionales de Santa Rosa pueden llenarse fuertemente hasta formar ríos temporales (Figs. 10.28 y 10.29). Sin embargo, cabe notar el que (aparentemente) debido a que su cubierta forestal es una cubierta densa y relativamente sin perturbación, hasta durante un huracán las quebradas de los pendientes superiores de los volcanes del ACG fluyen fuertemente pero no crecen de manera

substantial, con las inundaciones y la mayor erosión siendo más notables en las elevaciones bajas donde existe una masiva escorrentía lateral de los pastizales y del joven bosque secundario saturado (por ejemplo, Figs. 10.28 a 10.31).

El moverse fuera del clima de bosque seco “clásico” de Santa Rosa sobre la Mesa Santa Rosa (de 250 a 300 m de elevación) hacia el mar no rinde ningunas sorpresas o disyunciones climáticas mayores. Debido a la alta porosidad de la Península Santa Elena, la porción costera del ecosistema del bosque seco del ACG es visiblemente más seco, como lo es expresado por la morfología y por las especies de su biodiversidad (vea el aspecto general del ecosistema en la Fig. 10.32). Hacia el norte, el clima gradualmente se humedece; Piedras Blancas en la frontera con Nicaragua tenía una composición de especies de árboles (antes de su deforestación) similar a la de Cabo Blanco y la de Puntarenas a Carara (Fig. 10.33), con palmas de *Attalea rostrata* (antes conocida como *Scheelea rostrata*) y árboles espavel (*Anacardium excelsum*). Esta gran extensión de intergradación de bosque seco a bosque lluvioso, entre el Pacífico, el Lago de Nicaragua, y el área de La Cruz, y entonces hacia el este hacia Santa

Cecilia, ha sido destruido de manera tan completa que es difícil imaginar lo que fue originalmente. Al sur, hacia Liberia, la composición actual de especies de insectos sugiere que el clima era algo más húmedo que en el Sector Santa Rosa, pero es muy difícil distinguir esa posibilidad de los efectos de tener menos viento, mejor suelo, y planicies de inundación más húmedas que hoy están ocupadas por los pastizales y por los cultivos. Ciertamente, al sur del ACG, la estación lluviosa llegaba algunos días más temprano a medida que el ecuador térmico se movía gradualmente hacia el norte, día a día, a mediados de mayo.

Pero moviéndose hacia el noreste y hacia el este desde Santa Rosa, varias disyunciones climáticas emergen. Primero, el principio de la larga estación lluviosa en el bosque seco de Santa Rosa – un alivio del fuerte efecto de sombra orográfica – no se extiende lejos dentro de la Cordillera de Guanacaste y al lado del Caribe. Es algo común el sentarse en la Estación Biológica Cacao, a 1150 m de elevación en el Volcán Cacao, en lo que todavía es la estación seca a finales de mayo y observar un torrencial de lluvia caer sobre el Sector Santa Rosa. Igualmente, las estaciones de bosque lluvioso del ACG (Estación Biológica Pitilla, Estación Biológica San Gerardo, Estación Biológica Caribe) pueden estar sufriendo escasez de agua esperando que la estación lluviosa de mayo llegue a toda fuerza, mientras el Sector Santa Rosa está hecho un barrizal. Al igual, de semanas a meses de clima lluvioso son algo común en el lado del Caribe de la Cordillera de Guanacaste durante ambas las cortas y las largas estaciones secas de Santa Rosa.

Segundo, a medida que uno se traslada del Sector Santa Rosa hacia los volcanes, los pendientes occidentales de elevación baja a elevación media de la Cordillera de Guanacaste rápidamente se convierten en pendientes siempre verdes, progresivamente

con menos especies de árboles deciduos, debido al aumento en precipitación total y al enfriamiento que viene con el aumento en elevación. Este efecto es exacerbado por los riachuelos/ríos que siempre corren por estos pendientes, alimentados por ambos, por el condensado de nubes y por la lluvia.

Sin embargo, estas quebradas no fluyen hacia la Mesa Santa Rosa (donde todas las quebradas son de flujo estacional intermitente) sino que fluyen hacia el Pacífico a través del drenaje del Río Tempisque o hacia el Caribe a través del Lago de Nicaragua (a través del Río Sapoá, Río Ánimas, Río Mena). Mientras que el bosque seco original del Sector Santa Rosa (antes de la deforestación europea) se intergradó de manera abrupta desde las llanuras de la Mesa Santa Rosa y la costa abajo, hasta el más húmedo, casi bosque lluvioso de los pendientes occidentales, este se intergrada más suavemente si se le sigue alrededor del pendiente en la parte noroeste del Volcán Orosí a su intergradación completa a elevación baja (de 200 a 800 m) con el bosque lluvioso del Caribe (Fig. 10.5). Aunque esta enorme zona de intergradación del Sector Del Oro, la única intergradación seco-lluvioso a elevación baja en Costa Rica, ha sido destruida en un 90%, primero por el talado de árboles y pastizales, y después por la agricultura contemporánea, suficientes remanentes permanecen cerca de los canales de ríos como para tenuemente percibir lo que una vez fue.

En resumen, las dos, la biodiversidad del bosque seco del Pacífico de Costa Rica y la biodiversidad del Caribe de elevación intermedia a baja, se pueden encontrar viviendo en la misma hectárea en los bosques del Sector Del Oro. Por ejemplo, *Maniklara zapota* (bosque lluvioso) de frutas grande y *Manilkara chicle* (bosque seco) de frutas más pequeñas crecen uno al lado del otro, y en elevaciones más bajas



Fig. 10.28 El Río Tempisque en Potrerillos, Carretera Interamericana, margen del ACG y recogiendo toda la escorrentía del lado Pacífico del ACG de lado occidental del Volcán Cacao y del Volcán Orosí; nivel durante una estación de lluvia normal (22 de julio del 2003); compare con la Fig. 10.29.

Enterolobium schomburkii (bosque lluvioso) de frutas pequeñas y *Enterolobium cyclocarpum* (bosque seco) de frutas grandes se pueden encontrar en la misma hectárea. Sin embargo, hoy en día, el estudio de los detalles de esta interdigitación de dos importantes ecosistemas es casi imposible debido a la insolación del hábitat creada por los pastizales, los campos, las plantaciones, las carreteras, etc. Hacen que prácticamente todo sea un “efecto de borde.” El efecto de borde mezcla a muchas especies en la misma olla en vez de permitir los contactos a escala fina de especie-a-especie que deben de haber ocurrido originalmente cuando todo era bosque maduro y las

perturbaciones eran “naturales” (Janzen 1986a, b).

Las elevaciones superiores de la Cordillera de Guanacaste muy probablemente estuvieron ligeramente glaciadas en el último período fresco Pleistoceno, a no más de hace unos 20 000 años. El Volcán Orosí, en estos momentos con 20 000 años de edad, habría sido en ese momento recientemente formado, y los otros volcanes más ancianos se habrían estado vegetando. Estrechadas bandas altitudinales de diferentes clases de bosque tropical habrían marchado hacia arriba en los pendientes, desde el bosque seco de tierras bajas más intolerantes al frío (del lado Pacífico) y el bosque lluvioso (del lado



10.29 El Río Tempisque en Potrerillos, Carretera Interamericana, margen del ACG y recogiendo toda la escorrentía del lado Pacífico del ACG del lado occidental del Volcán Cacao y del Volcán Orosí; nivel de inundación durante un huracán del Caribe (huracán Mitch - octubre de 1999); compare con la Fig. 10.28. *Fotografía cortesía de Felipe Chavarría.*

Atlántico) hacia arriba, hasta el bosque nuboso más tolerante al frío en la cima. Sin embargo, al pico de la última glaciación el nivel del mar estaba aproximadamente a unos 100 metros bajo los niveles actuales, así que hubiera habido más espacio lineal sobre el cual extender el gradiente por lo menos en el bosque seco del lado del Pacífico.

A medida que el clima gradualmente se calentara, las bandas de elevación media continuas (a través de la Cordillera) se hubieran movido hacia arriba y se hubiesen fragmentado en islas de elevación superior (progresivamente más pequeñas) por medio de los valles de elevación media entre ellas.

Por ejemplo, uno de estos valles hoy en día lo es el paso montañoso de Quebrada Grande-Nueva Zelandia-Dos Ríos. Hoy en día, estos bosques nubosos insulares de elevación más alta (representado como un área azul en la Fig. 10.2), y su biodiversidad, están literalmente siendo cocidos de las cimas de la Cordillera a medida que el calentamiento global calienta (y seca) a esta parte de Costa Rica (y también a otras montañas tropicales). Al igual, amenazante a estas islas ecológicas lo es el que las elevaciones más altas están siendo reducidas en tamaño y calidad como refugios de la estación seca para los pájaros y los insectos voladores de las tierras bajas los cuales

pasan partes del año en elevaciones altas y más frescas (por ejemplo, Hunt et al. 1999; Fig. 10.34). Tal vez todavía más desafortunadas, esas porciones de biodiversidad de bosque nuboso que pueden tolerar el aumento en temperaturas y la pérdida de lluvia/nubosidad ahora están siendo sometidas a una invasión de nuevos competidores y de regímenes de depredadores/parásitos de las tierras bajas. Por ejemplo, la hormiga arriera *Eciton burchelli* y otras especies de hormigas ahora están forrajeando hasta el pico del Volcán Cacao (1650 m) y atacando directamente a *Polistes* durmientes (Hunt et al. 1999) de las tierras bajas (en 1985 no había ningunas hormigas visibles a 1000 m y más arriba, en el mismo volcán). Un caso particularmente dramático de este impacto probablemente está ocurriendo ahora en los pequeños pedazos de bosque nuboso remanente, inaccesibles a 700 m de elevación en las cimas de las montañas de la Península Santa Elena, y a lo largo de las elevaciones más altas del macizo Rincón de la Vieja.

La tendencia general a largo plazo de un aumento en la precipitación (debido al cambio climático) en los trópicos, está concentrada bien al sur de Costa Rica (Adler y Gu 2007) pero aparentemente se está moviendo lentamente hacia el norte para cubrir la región desde el ACG hasta El Salvador (Sachs y Myhrvold 2011). En el ACG, en conjunto, el cambio climático global está calentado y secando a todos los ecosistemas – y está reduciendo la cantidad total de agua que está llegando por medio de la precipitación, así como también está reduciendo la cantidad de agua condensándose sobre la vegetación en las partes superiores de la Cordillera de Guanacaste. Esto está reduciendo el flujo anual y estacional de los ríos desde los volcanes, especialmente durante las estaciones secas. Cuando la estación lluviosa del bosque seco es más corta,

menos intensa, y más errática con respecto a los días en que comienza y termina, hay efectos visibles sobre la biodiversidad. A la misma vez las consecuencias de segundo orden son rampantes, consecuencias tales como la descomposición de la hojarasca ocurriendo de manera menos completa en una estación lluviosa seca, presuntamente afectando a todos los organismos que dependen del reciclaje de la hojarasca, además dejando más combustible disponible para un fuego antropogénico en la estación seca.

A medida que la estación seca avanza, los riachuelos temporales fluyen menos y dejan charcas temporeras de duración más corta. Esto acorta la actividad de las especies acuáticas y reduce la capacidad (y las distribuciones microgeográficas) de las especies que dependen del agua. A medida que el ACG se va secando, hay una reducción en la cantidad y en la diversidad de la invasión anual del bosque seco durante la estación lluviosa por parte de “especies del bosque lluvioso,” especies las cuales efectúan un traslado generacional del este al oeste durante la estación lluviosa. También hay una reducción en el número de especies que sobreviven durante varios años en hábitats pequeños y húmedos como fragmentos residuales de poblaciones que una vez fueron más grandes. Fenómenos meteorológicos particulares utilizados por la biota del bosque seco como indicadores para la reproducción, la inactividad, la migración, el crecimiento, y otros eventos periódicos, tales como la sincronización del comienzo de estación lluviosa de mayo, o el clima fresco y ventoso en noviembre, puede estar fuera de fase con otros procesos o especies que se necesitan como mutualistas o como depredadores/huéspedes. Estaciones particulares necesarias para el almacenaje de grasa, para los pichones aprender a volar, el crecimiento, la migración, la inactividad, etc., pueden no ser tan largas como es

necesario, pueden estar fuera de sincronía con otros eventos o hasta puedan durar demasiado de mucho tiempo. El huracán ocasional u otra intensa tormenta tropical que descarga de 0.5 a 1.5 m de precipitación durante unas cuantas semanas ciertamente no compensa ni por la falta de sincronía ni por el secamiento que está pasando, aun si resulta en que el promedio anual de precipitación se quede más o menos igual año por año (por ejemplo, Fig. 10.35).

En teoría y probablemente en práctica, parte de la salvación de la biodiversidad del bosque seco del ACG ante el cambio climático lo es el tener la oportunidad de moverse de oeste a este, subiendo por el gradiente de humedad y hasta algún punto, también más arriba hasta unas elevaciones más frescas. Esto ha sido una parte integral en la razón fundamental de expandir al ACG y a su biodiversidad hacia el este más mojado durante la pasada década (http://janzen.sas.upenn.edu/RR/Rincón_rainforest.htm) y actualmente es el ímpetu para una expansión todavía más hacia el este. (<http://janzen.bio.upenn.edu/saveit.html>; <http://www.gdfcf.org>). Sin embargo, el calentamiento también significa que las especies en las porciones más altas y más al este del gradiente de humedad/elevación no tienen a donde huir, dado que la porción superior colinda con el aire, y la sección este colinda con el agropaisaje y con elevaciones más bajas. En el ACG, una parte de la discusión con respecto a su administración en el futuro será si se debería contemplar el traslado de especies de las elevaciones de 1400 a 1600 m en las partes superiores del Volcán Orosí y del Volcán Cacao a las elevaciones superiores del complejo (hasta 2000 m) de Rincón de la Vieja, un tipo de “operación rescate del Arca de Noé” local, o si simplemente dejar que sus poblaciones en Orosí y en Cacao mueran (asumiendo que estas especies ya existen en Rincón de la Vieja), tal como pasaría con las

islas más pequeñas y bajas en el archipiélago oceánico seguido un aumento en el nivel del mar. Esta “conversación sobre la *conservación*” tendrá que formar parte de una discusión más amplia (por ejemplo, Thomasa 2011) sobre el qué hacer cuando otra área de conservación más distante quisiera ver las partes elevadas de la Cordillera de Guanacaste como un refugio. Esta conversación a su vez pertenece en una discusión todavía más amplia sobre el qué hacer con las especies, los hábitats y los diminutos fragmentos de ecosistemas que gradualmente van a desaparecer a manera que el ACG entero se mueve durante los siglos a través de sus etapas de sucesión para convertirse una vez más en bosque maduro – y a eso uno nuevo, en vista del cambio climático.

Regresando a la pregunta del impacto del cambio climático sobre el ACG, no existe una respuesta directa – aparte de “una perturbación.” Mientras que el clima sin dudas, está cambiando como lo es percibido por los humanos y por otros que están viviendo ahí, y por los récords de las estaciones meteorológicas, por los múltiples cambios bióticos del bosque seco del ACG que son evidentes hasta sin tener que buscarlos explícitamente, tienen por lo menos cuatro causas. Todas las cuatro causas están entrelazadas y se influyen unas a las otras: (1) el cambio climático de por sí, (2) el cambio de clima/hábitat de sucesión, la restauración, y la desfragmentación leñosa ocurriendo a través de todos los ecosistemas del ACG (muchas especies se convierten en algo común, muchas otras especies se convierten algo más raras o mucho menos fáciles de encontrar), (3) la insularidad del ACG como unidad (sí, la riqueza de especies de su equilibrio final no va a ser tan grande como cuando formaba parte de una extensión de ecosistemas naturales continuos) y ocupaba muchas de sus Zonas de Vida Holdridge



Fig. 10.30 Cafetal, cabecera del Río Cuajiniquil, un cauce estacional típico del ACG durante la estación seca (15 de marzo de 1999). Compare con la Fig. 10.31.

(Fig. 10.33), y finalmente, (4) la muerte gradual de los individuos, las poblaciones, y los ecosistemas “ muertos vivos ” (Janzen 2001) que caracterizan a la biodiversidad que parece estar sobreviviendo en el agro-paisaje circundante (y en el paisaje marino). Adicionalmente, llegarán otras macroinfluencias (por ejemplo, especies exóticas invasoras, el contundente deseo humano por la extracción de recursos específicos [especialmente el agua y la energía geotermal], los cambios evolucionarios en las especies una vez ampliamente distribuidas, el aumento del nivel del mar, etc.). Una característica notable e inconveniente del ACG lo es el

que cada vez que un tema particular de conservación se convierte en un foco de atención – el biocombustible, las especies introducidas, el cambio climático, la fragmentación, la expansión territorial, la extracción del agua, lo que sea, – ese tema no se puede discutir y tratar en aislamiento de los otros retos y las otras características. Se debe buscar una solución o una acción integrada, sin embargo, a la misma vez, la administración tiene que resistir la tentación de dejar que todas las consideraciones se enreden al punto de que no haya una acción. Esto significa que las soluciones necesitan ser integrales – la llamada “ estrategia ecosistemática ” (Janzen 2000a, 2000b)



Fig. 10.31 Cafetal, cabecera del Río Cuajiniquil, un cauce estacional típico del ACG en plena estación lluviosa significativamente aumentado por el borde del Huracán Mitch (30 de octubre de 1998). Compare con la Fig. 10.30.

biológicamente y sociológicamente – sin embargo, también necesitan tomar acciones específicas y rápidas para un problema en específico aún si, debido a otras consideraciones, la solución no es una solución perfecta. Cuando la víctima se está desangrando, uno para la pérdida de sangre, aún si resulta en cicatrices y más tarde en una amputación.

Estacionalidad del Bosque Seco

La característica más extraordinaria del bosque seco del ACG lo es su fuerte estacionalidad, a la cual se ha aludido

brevemente en la sección anterior (y vea Figs. 10.23, 10.24, 10.25, 10.30, 10.31, 10.33, y vea a Herrera, capítulo 2 de este volumen). La estacionalidad del bosque seco, y su impacto sobre los organismos, amerita muchos libros llenos de descripciones, análisis, y discusiones sobre el tema. Aquí tocamos solo algunos de los más sorprendentes aspectos de la estacionalidad para nosotros como biólogos criados fuera del trópico, viviendo en el ACG durante todas las estaciones del año.

Estacionalidad de la Migración de Insectos



Fig. 10.32 En el horizonte, el oscuro bosque de encino siempreverde (roble de tierras bajas, *Quercus oleoides*) en el salpicón de toba volcánica blanca (vea la Fig. 10.3) cubriendo la vegetación serpentina de la Península Santa Elena (dispersada de verde a amarillo, a color café, a vegetación gris y caducifolia) en la Angostura (25 de marzo del 2002).

Cuando las fuertes lluvias comienzan a caer sobre el bosque seco del ACG a mediados de mayo (Fig. 10.25), un gran número de insectos aparecen de manera repentina en cualquier sistema de censo - mariposas nocturnas y escarabajos en las trampas de luz (Fig. 10.36), avispas y moscas en las trampas Malaise, orugas en el follaje, defoliación por parte de las orugas y de los escarabajos, orugas traídas a pájaros anidando, nidos de avispas siendo construidos, etc. Anteriormente se decía que estos picos eran a resultado de “eclosionar con las lluvias,” pero es algo mucho más complejo que eso. A medida que estudiamos a cada especie en detalle,

descubrimos que cada una tiene su propia relación compleja con el rompimiento de la larga (y caliente) estación seca (verano). Cuánto más se conoce, más difícil se hace el resumir estos conjuntos de relaciones.

Sin embargo, todas ellas tienen a gran medida, la fenología de sus vidas atada a la estacionalidad del comienzo del final de la larga estación seca, y del comienzo de la larga estación lluviosa (Janzen 1983b, 1984a, 1987, 1988f). Como un ejemplo, el gran número de mariposas nocturnas que aparecen en una trampa de luz durante el período que abarca desde principios de mayo (de una a dos semanas antes de la estación lluviosa) hasta finales de mayo (dos

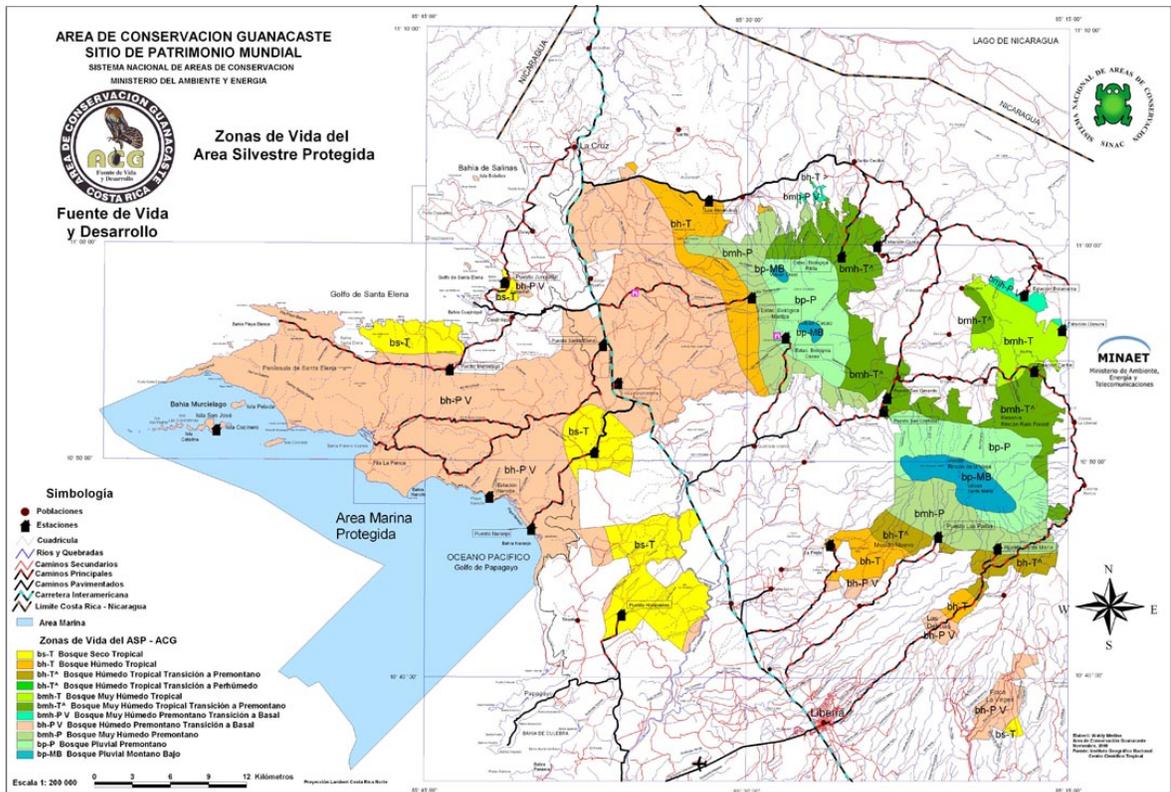


Fig. 10.33 Zonas de Vida Holdridge del ACG, demostrando su amplia variedad expresada en el transecto cambiante corriendo hacia el este desde el sector seco del Pacífico hacia el bosque nuboso y de ahí hasta el bosque lluvioso del Atlántico.

Fuente: Waldy Medina, septiembre del 2007.

semanas después del arranque de las lluvias) tienen tres orígenes principales. Hay un conjunto de especies que han sido pupas durmientes suspendidas en capullos de seda (algunas pocas tal como *Rothschildia erycina* y *R. lebeau*, *Automeris zozimanaguana* [anteriormente *A. zugana*], y *A. tridens*, algunas Megalopygidae y Limacodidae) en el follaje. Hay un conjunto que pasa la estación seca como pupas inactivas en la hojarasca o en el suelo (en general) desde junio del año anterior (por ejemplo, *Manduca dilucida*, *M. lanuginosa*, *Xylophanes turbata*, *X. juanita*, *Schausiella santarosensis*, *Arsenura arianae*, *Eutelia furcata*, *Euscirrhopterus poeyi*, *Neotuerta sabulosa*, *Dysodia speculifera*, *Holochroa ochra*, *Protographium epidaus*, *P. philolaus*, etc.) En terminología entomológica muchas de estas especies son univoltinas, lo cual

significa que solo producen una generación por año. Estas especies están “migrando” desde un microecosistema de bosque seco – desde una cámara de inactividad pupal o prepupal bajo tierra o en la hojarasca, hacia el bosque seco empapado de agua al comienzo de las lluvias. Han estado escondidas durante 11 meses, “esperando” el no ser descubiertas por un depredador o por un parásito. Su señal para eclosión varía desde un calor extremo, y tal vez un calendario interno, hasta el enfriamiento que llega con la primera lluvia. Varias de ellas son conspicuas al emerger como adultos días o semanas antes de llegar la lluvia (Janzen 1988f), indicando la habilidad de la pupa de “anticipar” las lluvias. Segundo, hay muchas especies así, que han estado en el bosque como adultos en estasis reproductivo (en diapausa reproductiva o en estivación en

terminología entomológica), escondiéndose como adultos inactivos en las grietas de la corteza de los árboles y en otros rincones y en otras grietas. Cuando las noches frescas y húmedas de las lluvias llegan, o alguna otra señal asociada con el clima llega, se “prenden” para volar, aparear, y buscar plantas alimenticias sobre las cuales poner sus huevos, comenzando así un período de una a dos o hasta de tres a cuatro generaciones durante la estación lluviosa. La última generación de adultos a eclosionar al final de la larga estación lluviosa de diciembre a enero nuevamente se esconde para pasar la larga estación seca (o a veces los adultos a la misma vez se esconden y buscan comida en las frutas que se están descomponiendo). Este grupo contiene muchas especies de pequeñas Noctuidae y Erebidae con muchas especies de *Eulepidotis* y de *Letis* siendo ejemplos conspicuos; pero mariposas diurnas tales como *Eunica monima*, *Myscelia pattenia*, *Eurema दौरा*, *Urbanus proteus*, *Callicore pitheas*, *Archaeoprepona demophon*, e *Historis acheronta* hacen lo mismo (Janzen 1983b). Nuevamente, muchas de las especies de mariposas nocturnas de este tipo aparecen en una trampa de luz de bosque seco de uno a diez días antes de que las lluvias en sí comiencen.

Y tercero, hay un conjunto de especies que llegan migrando desde la parte más mojada del ACG – desde el bosque lluvioso, el bosque nuboso, e intergradaciones (Janzen 1988g). Estas especies se fueron del bosque seco del ACG al final de su primera generación a fines de junio a julio, o en algunos pocos casos al final de la estación lluviosa, aparentemente volando “al otro lado” de Costa Rica para ser adultos sexualmente inactivos (pero alimentándose) y entonces regresar 10 meses más tarde, o para tener una o más generaciones en el bosque lluvioso hasta el bosque nuboso antes de que sus crías

regresen al bosque seco a principios de la próxima estación lluviosa (Janzen 1988b, Haber y Stevenson 2004). Aparentemente algunos miembros de estas poblaciones permanecen en el bosque seco del ACG alimentándose en las flores por un tiempo después que la estación de orugas ha pasado, y a veces tienen una segunda generación ligera durante el segundo pico de fuertes lluvias de septiembre a noviembre (por ejemplo, las mariposas nocturnas en Sphingidae, como *Pachylia ficus*, *Xylophanes chiron*, *X. anubus*, *Aellopos fadus*, *Enyo ocypete*). Este ciclo de migración estacional se está viendo aquí desde el punto de vista del bosque seco como punto céntrico.

Alternativamente, algunas de estas especies pueden visualizarse como una especie del bosque lluvioso que, a principios de la estación lluviosa, se extiende hasta el bosque seco para tener una generación grande al momento de un follaje sobreabundante y comestible combinado con una población mínima de depredadores y de parasitoides (los cuales están saciados por el gran pico sincronizado de presas), y entonces “retrocede” al bosque lluvioso para generaciones subsiguientes.

Sin embargo, la situación es todavía más compleja de lo que parecía durante las primeras décadas de estudio de los insectos del bosque seco de Santa Rosa. El inventario de insectos y de orugas (Janzen 1996, Janzen et al. 2009) del ACG tuvo mucha satisfacción al encontrar muchas “especies de bosque seco” de las orugas Sphingidae en el bosque lluvioso del ACG en un momento del año en el que estas han desaparecido del bosque seco después de su primera generación de mayo a julio. Sin embargo, cuando los adultos criados de todas estas especies fueron identificados a base de su código de barras de ADN (Janzen et al. 2005, 2009, Holloway 2006), se descubrió que, por ejemplo, *Xylophanes*

porcus y *X. libya*, cada una de estas especies estaba compuesta de dos poblaciones distintas (= dos especies). Otras especies sí parecen ser una sola población, migrando como previamente se pensaba. Mientras que *X. porcus* no parece tener un rasgo morfológico que distinga a la población de bosque seco de la población de bosque lluvioso, *X. libya* sí lo tiene. Sus especímenes de bosque seco son de un color más claro, un rasgo el cual normalmente hubiese sido interpretado como un ecofenotipo, excepto que los adultos de la población del bosque seco identificados por ADN, criados de las orugas del bosque lluvioso capturadas en la naturaleza son tan claros en color como sus congéneres del lado seco del ACG. Esto significa que cuando las orugas de *X. libya* del bosque seco desaparecen del bosque seco durante nueve meses del año, es posible que la población en realidad no ha desaparecido, sino que en vez puede que simplemente sea invisible a nuestros métodos de captura (el no estar atraídas a las luces y el no estar generando orugas). Alternativamente puede que estén viviendo en la interfaz más húmeda entre bosque seco y bosque lluvioso en la base occidental de los volcanes. Solo más inventarios podrán determinar lo que está pasando. Sin embargo, cuando los adultos capturados en las luces a través de los años –especímenes acumulados por el inventario nacional de biodiversidad de INBio y de origen de oruga desconocido – fueron identificados a base de su código de barras de ADN (vea Janzen et al. 2005), se encontró que de hecho existen tres poblaciones adultas de *X. libya* (= especies) volando libremente – esas del bosque seco del Pacífico, esas del bosque lluvioso del Atlántico a elevaciones intermedias, y las del bosque lluvioso del Atlántico a elevaciones bajas. Y adultos de las tres poblaciones han sido colectados de una sola trampa de luz en la Estación Biológica

Pitilla, ubicada en lo que es bosque lluvioso del Atlántico a una elevación intermedia (700 m), pero a solo algunas decenas de kilómetros de ambos, del bosque seco del Pacífico y del bosque lluvioso de las tierras bajas en el lado noreste del Volcán Orosí-Orosilito. Es mucho más complejo de lo que parece, el tema de las especies y las migraciones de *X. libya*, y esto probablemente también lo es el caso con muchas de las especies de mariposas nocturnas y diurnas del ACG.

Un fenómeno migratorio estacional muy visible a los humanos lo es la única generación anual de un conjunto de especies de mariposas de la Pieridae, grandes, amarillas y blancas. Comienza con la llegada al bosque seco de hembras individuales y desapercibidas (y tal vez de machos, pero estos no han sido censados) que forman parte de un grupo de especies presente durante las primeras dos semanas alrededor del arranque de las lluvias, especies que depositan sus huevos sobre hojas recientemente extendidas (por ejemplo, *Phoebis philea* y *P. sennae* sobre *Senna* spp.; *Anteos maerula* y *A. clorinde* sobre *Senna atomaria*; *Aprhissa statira* sobre *Callichlamys latifolia* y *Xylophragma seemannianum*). Estas especies de mariposas también están presentes en el bosque lluvioso de elevación baja a intermedia, en donde sus orugas ocasionalmente han sido encontradas por el inventario de orugas del ACG durante todas las épocas del año. Los adultos criados de estas orugas tienen el mismo código de barras de ADN que el de la generación de mayo a junio en el bosque seco del ACG. La generación de adultos del bosque seco logra eclosionar en grandes cantidades durante la segunda mitad de junio y entonces se encuentran a ambos sexos, volando al este en grandes cantidades, de regreso al bosque lluvioso. Centenares por hora, de cinco a ocho especies de estas



Fig. 10.34 Avispas sociales (y cazadoras de orugas de mariposas) *Polistes instabilis* (Vespidae) o catalinas del bosque nuboso del Sector Santa Rosa pasando la estación seca estivando/hibernando en una cavidad (edificio) en el bosque nuboso a 1150 m de altura en el Volcán Cacao (Estación Biológica Cacao, 18 de enero del 2007); estas avispas son principalmente hembras, derivadas de cientos de pequeños nidos en las tierras bajas durante la estación lluviosa previa. Ellas regresarán a las tierras bajas a principios de la próxima estación lluviosa para solitariamente fundar nuevos nidos conocidos como “lengua de vaca”.

mariposas, pueden atravesar un punto único en la carretera de entrada al Sector Santa Rosa. Durante el resto de la estación lluviosa, ocasionalmente se puede encontrar la oruga de una de estas especies (más comúnmente, *Phoebis philea*) en el bosque seco del ACG, y se puede ver a algún adulto. Durante la larga estación seca, se encuentra solo el escaso adulto (y si no fuesen grandes y amarillos, su densidad es tan baja que no serían apercibidos). Para complicar aún más el caso, a medida que la vegetación leñosa de carácter sucesional – también conocida como restauración forestal – ha progresado en el bosque seco del ACG, la densidad de estas especies cada año ha

disminuido de manera constante a par con la reducción de las poblaciones de las plantas alimenticias de sus orugas, plantas que son bajas, herbáceas, de tipo arbusto, y sombreadas por los árboles que están creciendo. En el mismo bosque seco, dos especies crípticas, color anaranjado brillante y casi idénticas, *Phoebis argante* y *Phoebis hersilia*, están teniendo generaciones continuas, casi durante todo el año, sobre las plantas alimenticias, siempreverdes (y algo ribereñas) – *Inga vera* y *Zygia longifolia* (records de plantas alimenticias en Janzen y Hallwachs 2011, discusión en Janzen et al. 2009).

Un ejemplo conspicuo de la

migración e inactividad reproductiva estacional del bosque seco del ACG lo es demostrado por la (anteriormente) avispa social común *Polistes instabilis* (Hunt et al. 1999; Fig. 10.34) la cual es un depredador de las orugas de las tierras bajas. Esta avispa construye nidos de papel-maché sin tapa (“lengua de vaca” o “catalinas”) iniciados por hembras individuales (o tal vez también por un pequeño grupo de hembras) colgando de ramitas dentro de un follaje denso de uno a dos metros sobre el suelo en las tierras bajas del bosque seco del ACG a principios de la larga estación lluviosa (estos nidos también eran comúnmente construidos bajo los aleros de los edificios). Las avispas buscan a las orugas activamente, las mastican en pedazos, y cargan los pedazos a sus larvas. El tamaño del nido crece rápidamente hasta que, para eso de fines de junio, se pueden encontrar de 10 a 30 avispas en el nido. A través del resto de la estación lluviosa, el nido crece más lentamente, pero para eso de diciembre puede tener tantas como unas 100 avispas. A veces entre noviembre y enero, el nido es abandonado y las avispas vuelan al bosque nuboso a más de 1,000 m de elevación en el Volcán Cacao (Hunt et al. 1999). Miles de avispas, en su mayoría hembras con algunos machos dispersados entre ellas, se juntan en árboles ahuecados (y en edificios cuando estos están disponibles) en el clima frío y nebuloso para pasar la larga estación seca inactivas. En efecto, se han puesto dentro de un refrigerador. En los días calientes, algunas se activan y vuelan fuera de las cavidades – no para el forrajeo pero para “solearse” sobre el follaje. Cuando las lluvias comienzan en Santa Rosa, las avispas desaparecen del bosque nuboso de manera abrupta, y aparecen abajo en el bosque seco en las tierras bajas, construyendo sus nidos. Durante los últimos 20 años de cambio climático, a medida que las nubes han ido trasladándose más arriba en el Volcán

Cacao, los árboles ahuecados ocupados por avispas ahora se encuentran más arriba en el volcán, y con menos avispas dentro de ellos. Igualmente, malo para las avispas, las hormigas arrieras *Eciton* (mayores depredadores de nidos de avispas *Polistes*) ahora han llegado a la cima (que está calentándose) del Volcán Cacao, añadiendo así todavía otro reto de la estación seca a la sobrevivencia de las avispas. Durante el mismo período de tiempo, los nidos de la estación lluviosa se han hecho notablemente más escasos en las tierras bajas del bosque seco. Muy pocos de los individuos de *P. instabilis* permanecen en el bosque seco durante la larga estación seca; aunque no se han localizado nidos activos, los adultos sí se encuentran bebiendo de los pozos de agua.

Mientras que esta reducción obvia en la densidad de la avispa *P. instabilis* probablemente es debido a la reducción en el tamaño y en la calidad del “refrigerador” en el cual las avispas hibernan en la cima del volcán, también pudiera ser a causa de un declive general en la densidad de orugas por la que está atravesando el bosque seco de Santa Rosa durante este mismo tiempo. Hasta podría ser asociado con temperaturas más frescas en el microhábitat de bosque seco a nivel raso, más fuertemente sombreado, ocupado por estas avispas durante la estación lluviosa, a la vez que la sucesión forestal avanza; las temperaturas más frescas resultan en un crecimiento larval más lento y por lo tanto en poblaciones de tamaños más pequeños. Mientras que esta avispa demuestra una migración estacional inequívoca en el ACG, exactamente análoga a la de las mariposas monarcas (*Danaus plexippus*) en su migración anual del Canadá a México, sí tiene una gran distribución de bosque seco neotropical desde México hasta Panamá (http://zipcodezoo.com/Animals/P/Polistes_instabilis.asp). A través de toda su

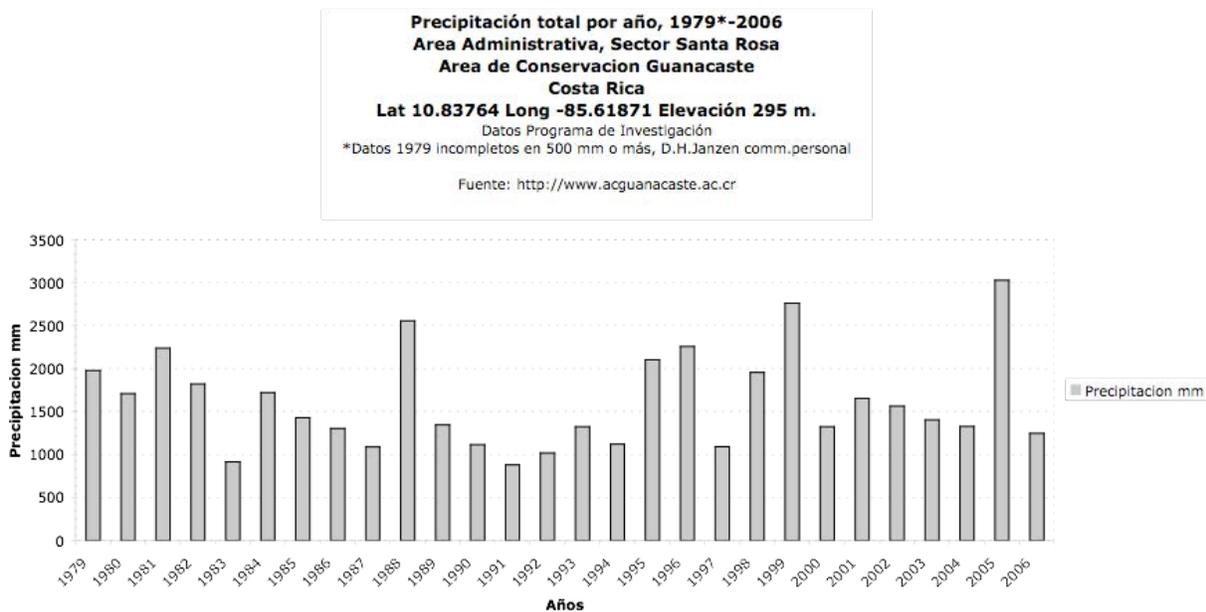


Fig. 10.35 Precipitación total registrada, por la estación meteorológica, en el Área Administrativa del ACG en el bosque seco del Sector Santa Rosa. Para poder apreciar la desecación general de este aporte de la estación lluviosa de bosque seco, uno necesita restar la pesada carga (0.5 a 1.0 m) de precipitación que ocurre en el transcurso de unos pocos días durante el evento de un huracán en la vecindad (por ejemplo, 1988, 1999, 2005), y reconocer que desde mediados de la década de los ochentas, el comienzo de la estación lluviosa ha estado caracterizado por lluvias esporádicas, en vez de muchos días consecutivos de precipitación intensa como en el pasado.

distribución se encuentra a solo unas decenas de kilómetros de las elevaciones más altas por donde pudiese estar pasando durante la larga estación seca.

Sin embargo, también lo es el caso que algunos nidos activos de *P. instabilis* sobrevivieron la estación seca en el Sector Santa Rosa en las décadas de los ochenta (1980-1989) y de los noventa (1990-1999), cuando la densidad de nidos de la estación lluviosa en general era fácilmente 100 veces más grande que la del presente. Estos nidos podrían servir como fuente de reproductores a seleccionarse rápidamente para una población no migratoria si el refrigerador volcánico desaparece y la densidad de las orugas en las tierras bajas se mantiene lo suficientemente alta como para sostener una población de avispa lo suficientemente grande durante la estación lluviosa y así tener suficientes nidos para que algunas

logren sobrevivir durante la larga (principalmente libre de orugas) estación seca. La estación seca también significa una fuerte depredación de los nidos por parte de los monos capuchinos blancos y de las hormigas arrieras *Eciton*, y la ausencia de charcos de agua para beber a través de extensas áreas. Alternativamente, estos nidos de estación seca pueden haber sido miembros aberrantes, enfermos, o de otra manera sin futuro en la población, y no ofrecen ningún escape genético a una especie atada a una migración estacional al bosque nuboso del volcán como manera de escapar la época hostil y seca del año.

Estacionalidad de la Reproducción de las Plantas y las Interacciones Planta-Animal

La inactividad reproductiva por parte de los organismos adultos es más claramente demostrada por los árboles del bosque seco



Fig. 10.36 Mariposas nocturnas atraídas a las luces fluorescentes potenciadas por baterías en el bosque seco del ACG, solo cuatro días después del comienzo de la estación lluviosa (19 de mayo del 2007). Hay por lo menos 300 especies de mariposas nocturnas captadas en esta fotografía, algunas de las cuales se han vuelto activas después de pasar la estación seca como adultos inactivos.

del ACG. Cada especie florece, y madura sus semillas, durante períodos específicos del año, muchas durante la estación seca y algunas durante la estación lluviosa. Ellas demuestran fuertes sincronías dentro de y entre años. Detrás de esta fenología existen tres colecciones principales de impulsos evolucionarios derivados de la estacionalidad: (1) la competencia entre individuos vegetativos durante la estación lluviosa favorece de manera selectiva al uso mínimo de productos y reservas para florecer y para madurar semillas en este momento; este es el momento en que el crecimiento vegetativo es más factible y necesario en las interacciones competitivas copa-a-copa y raíz-a-raíz (por ejemplo, Janzen 1967a, 1978, 1982); (2) interacciones

coevolucionarias, influenciadas (en gran parte) por la estacionalidad, con los polinizadores, los que dispersan semillas, y los depredadores de semillas evolutivamente impulsan la fenología evolucionaria; y (3) las “mejores” condiciones físicas para el crecimiento de plántulas y de flores/frutos seleccionan para la sincronización de la reproducción. Estas tres tendencias y sus interacciones generan una colección increíblemente diversa de patrones de inactividad tanto reproductiva como vegetativa, específicos a las especies y específicos al ecosistema. Cuando se le añade el cambio climático y el cambio de microclima generado por la sucesión, los patrones y sus desvíos de la idea de una “talla única” se convierten aún más

complejos.

La inactividad reproductiva de un árbol grande del bosque seco del ACG, *Hymenea courbaril* (“guapinol”; Fabaceae, la familia de frijoles) ofrece múltiples ejemplos. Los botones de flores son visibles inmediatamente después que en enero botan la cosecha de hojas de 11.5 meses y las remplazan con un nuevo conjunto de hojas durante una a dos semanas; en otras palabras, aunque parece tener hojas durante todo el año, *H. courbaril*, como adulto, no es siempreverde. Los botones de flores son producidos entre enero y febrero (temprano en la estación seca). Después de una depredación masiva de botones por parte de las larvas de tres especies de gorgojo *Anthonomus* (Clark 1992; *Anthonomus* es el género del gorgojo de algodón y es en el Curculionidae), los botones se abren a convertirse en flores que son visitadas y a veces polinizadas por murciélagos *Glossophaga* (vea a Teixeira de Moraes y Sebbenn 2011) desde finales de febrero hasta principios de abril. En la mayoría de los años no se establecen ningunos frutos de estas flores perfectas. Los árboles están, esencialmente, actuando como machos, presuntamente con su polen siendo cargado por los murciélagos volando lejos (hasta por lo menos unos siete kilómetros), a árboles distantes los cuales sí darán una cosecha completa ese año. Durante esos años “machos”, el árbol no está invirtiendo en el costo de la producción de frutos. Durante largos intervalos, un grupo grande de árboles *H. courbaril* tiene muchos miembros que dan una cosecha de 100 a 2000 (grandes) frutos por individuo. La última cosecha masiva y sincronizada de frutos de *H. courbaril* en el Bosque Húmedo del bosque seco del Sector Santa Rosa lo fue en 1983, hace más de 33 años. En el 2007 un pequeño grupo de árboles en el Sendero Natural del Sector Santa Rosa tuvo su primera cosecha grande en 24 años (y es

muy posible que algunos habían sido polinizados por “machos” floreciendo en el Bosque Húmedo a una distancia de tres a cuatro kilómetros). En un año de fructificación, las frutas jóvenes y verdes gradualmente acumulan masa y reservas hasta fines de la larga estación lluviosa. Las frutas maduras caen del árbol desde finales de diciembre hasta principios de febrero (once meses después de florecer). Una vez que están sobre el suelo, estos duros frutos de la megafauna grande (Janzen y Martin 1982) hoy en día son roídos por las guatusas o agutíes (*Dasyprocta punctata*) y sus semillas son masticadas en pedacitos para poder ser dispersadas/almacenadas bajo tierra para ser comidas más tarde (Hallwachs 1986).

A través de decenas de millones de años (el ámbar neotropical comercial está compuesto por la resina fosilizada de 30 a 40 millones de años de edad de *H. courbaril*) el círculo de dispersión de *H. courbaril* también incluyó a animales lo suficientemente grandes como para poder crujir las duras frutas con sus molares y tragarse las semillas enteras (también grandes y duras), lo cual a su vez generaba un patrón de semillas dispersadas bastante distinta a la que ocurre hoy con las guatusas siendo el agente principal de dispersión de semillas (Hallwachs 1986). Cuando las frutas alcanzan su tamaño completo, pero mientras todavía se encuentran en el dosel y protegidas por una cáscara gruesa, rica en resina (la pared de la fruta), dos especies de gorgojos *Rhinochenus* (Curculionidae) ovipositan a través de la pared de la fruta y sus grandes larvas depredan las semillas de esta (Janzen 1974, 1975).

Cada año unos pocos árboles producen de una a veinte frutas, presuntamente “accidentes fisiológicos,” y este constante y escaso goteo de frutas es lo que sostiene a la población de *Rhinochenus* a la vez de ser una de muchas especies de

semillas y frutas que sostienen a la población de guatusas. Durante todo este ciclo existen aspectos estacionales. Las frutas caídas (entregadas a los agentes de dispersión de semillas) son cosechadas (y sus semillas dispersadas) por las guatusas a tasas muy distintas durante la estación lluviosa y durante la estación seca, presuntamente debido a la disponibilidad de comida alterna y debido al alto y (revelador) sonido de crujir (roer) una de las frutas muy duras durante la estación seca (Hallwachs 1986). Los minúsculos gorgojos *Anthonomus* tienen solo una generación de febrero a marzo y entonces eclosionan inmediatamente como adultos de los abortados botones de flores caídos. Entonces tienen que esconderse en alguna grieta en una corteza de árbol o en una hoja seca enrollada por el resto de la estación seca y durante todos los seis meses de la estación lluviosa, hasta el principio de la próxima estación seca antes de que haya nuevamente un lugar de ovoposición disponible en un botón de flor. El florecer en el bosque seco libre de agua obvia el tener flores y polen fisiológicamente resistentes a la lluvia, y ocurre durante un momento del año en que no hay otras flores que se conozcan ser visitadas por murciélagos en el bosque seco maduro del ACG. El árbol también está invirtiendo recursos de florecimiento durante la estación seca, cuando no hay ninguna amenaza de competencia vegetativa de copa a copa con otros árboles grandes. La evitación de competencia entre copas muy bien pudiera ser la razón por la cual *H. courbaril* ha sido seleccionada para deshacerse de su cosecha de hojas viejas y crecer una nueva cosecha temprano en la estación seca (en lugar de en otro momento del año) *antes* de la expansión y del florecer de los botones, aunque no explica el por qué suelta una cosecha completa, de lo que parecen ser hojas perfectamente normales, y demuestran ser

capaces de resistir todos los rigores de la estación seca. El árbol hasta crece su diámetro leñoso de manera estacional, resultando así en anillos de crecimiento muy bien definidos, de septiembre a octubre, los cuales permiten el que se cuente la edad de un árbol usando un corte transversal (en forma de rueda) pulido del mismo.

La ligera defoliación de árboles adultos, jóvenes, y de plántulas de *H. courbaril* por parte de los gusanos también es altamente estacional, ocurriendo casi por completo de mayo a junio durante la primera parte de la estación lluviosa (y conspicuamente no al momento de la producción de hojas nuevas en enero). Hasta las espectaculares defoliaciones completas de las copas de *H. courbaril* por parte de las grandes orugas de *Schausiella santarosensis* (Saturniidae), observadas entre el 2003 y el 2008 (y ausentes entre el 2010 y el 2012) en el Bosque Húmedo en el Sector Santa Rosa, se limitan a las primeras seis semanas de la estación lluviosa. Una gran parte de las orugas *S. santarosensis*, específicas al huésped y monófagas, son univoltinas y se mantienen como pupas inactivas en la hojarasca durante 11 meses. Los árboles defoliados vuelven a llenarse de hojas más pequeñas, gradualmente y débilmente, durante la segunda mitad de la estación lluviosa. Todos estos eventos estacionales pueden ser, y probablemente son, interrumpidos o desplazados en el calendario por el cambio climático. ¡Ahora, multiplique eso por 400 especies de árboles de bosque seco en los mismos 10 kilómetros cuadrados!

Sucesión, Restauración y Conservación del Bosque Seco

Fragmentación y Restauración del Bosque Seco

El Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) fue establecido en 1971 como un acto de

conservación de retazos o fragmentos de bosque seco de “ahora mismo.” Aún en ese entonces no se les entendía ser retazos o fragmentos tanto como lo eran, pues estaban incrustados en viejos campos cultivados y pastizales los cuales eran incorrectamente llamados “sabanas” (p. ej., Daubenmire 1972). Estos retazos o fragmentos también estaban desapareciendo ante el avance de una sociedad agrícola y ganadera local, nacional, e internacional (Gobierno de Costa Rica 1998).

La integración del PNSR como parte del “Proyecto Parque Nacional Guanacaste (PPNG)” en 1985, fue impulsado por el concepto de “restauración de bosque seco tropical” (Janzen 1988a, 2002). Durante las próximas dos décadas el PPNG se transformó y se convirtió en el ACG (Allen 1988, 2001, Janzen 2000a). Si hubiese habido alguna enorme porción de bosque seco Mesoamericano maduro u original todavía intacto para preservar en 1985 (como existían y como todavía existen grandes áreas de bosque lluvioso en otras partes del mundo) y si el bosque seco todavía hubiese estado relativamente bien conservado en otras partes del trópico, hubiese habido poco incentivo para inventar el concepto y la estrategia del PPNG por medio de su restauración. En la terminología simplista de esos días “como no existe un bosque seco conservado, lo suficientemente grande como para sobrevivir biológicamente y sociológicamente, es necesario el restaurar uno.” En ese momento, el mantra de conservación lo era “decrétalo, cómpralo, y consévalo ahora, antes de que sea talado, porque una vez talado, desaparece para siempre.” Aunque había cierta verdad en este mantra, también era obvio por parte de los muchos ejemplos de restauración “accidental”, ocurriendo naturalmente, que un bosque podía ser restaurado si las fuentes de semillas (de animales y de plantas) se

encontraban dentro de la distancia de dispersión (por ejemplo, viviendo en la vegetación leñosa de carácter sucesional en pequeños claros donde árboles han muerto, en derrumbes de tierra, en los viejos cauces de los ríos, en las fincas y en los ranchos abandonados/fracasados/descuidados, etc.). A medida de unos años, y estimulado por la propaganda que estaba siendo generada por el PPNG, se convirtió algo generalmente aceptado el que la audiencia donante y la audiencia legislativa, podía entender dos mensajes – sí, salvar al bosque seco si todavía está ahí, pero volver a crecerlo si ya no está ahí. Una gran cantidad de actividad de agricultura/ganadería/plantación es, en efecto, dedicada a bloquear la restauración o la sucesión (el quemar pastos, el matar elefantes, el deshierbar los sembradíos del sotobosque, etc.). Para citar a un viejo rancharo vecino del ACG en 1986, “Por supuesto que el bosque regresará si lo dejas. ¿Porque creen que quemamos los pastizales?”

El paisaje de bosque seco del ACG y el de los ecosistemas más mojados al este de éste, se están restaurando ellos mismos (Janzen 2000a, 2002). A medida que se han ido eliminando la caza, la tala de árboles, el quemado, los potreros, y el cultivo, se les ha permitido a los fragmentos de población silvestre el volver a invadir y a ocupar sus terrenos originales. Pero existía una condición subyacente muy claramente generada por los humanos. Aunque el ACG había sufrido más de cuatro siglos de intervención europea, y en lugares selectos, como se mencionó anteriormente, milenios de intervención indígena, en general es un lugar bastante inhospitable para la ganadería y para la agricultura de subsistencia. Bajo mucho de su bosque seco había suelos verdaderamente pobres, algunos de los peores en Costa Rica – suelos volcánicos recientes y sin intemperización debajo del bosque seco en general, y serpentina rica en

minerales en Santa Elena. ACG se encontraba muy lejos de los centros de poder social y político, y de los mercados en Nicaragua y en la Meseta Central de Costa Rica. Sin embargo, la producción de carne para las fincas de índigo de El Salvador y las mulas para el transporte a cruzar el istmo desde el Río San Juan o el Lago de Nicaragua hasta el Pacífico, y la Carretera Interamericana en la década de los cuarenta (1940-1949) sí causó significantes impactos por medio de la ganadería. Las pendientes de sus volcanes son muy inclinadas y mojadas con lluvia y neblina/nubes. No tenía grandes ríos navegables, pero sí tenía muchos ríos pequeños y rocallosos (y no tenía absolutamente ninguno fluyendo constantemente en la Mesa Santa Rosa). La mano de obra indígena explotable parece haber sido generalmente mínima al momento de la colonización europea original. Todas estas cosas, como se mencionó anteriormente, se reflejan en los archivos coloniales en Granada, los cuales indican que la Hacienda Santa Rosa tuvo más de 40 dueños distintos durante el transcurso de 400 años. Este cambio de posesión es completamente congruente con la observación que, a pesar del enorme impacto del uso del terreno por parte de los europeos, éste no fue un uso exhaustivo. De hecho, este uso e impacto fue mucho menor que el impacto y el uso vivido por las propiedades ubicadas sobre un suelo y un clima bueno, y cerca de los centros sociales, (propiedades las cuales hubiesen sido poseídas por un linaje familiar de varias generaciones).

Como consecuencia, hasta tan recientemente como de 1965 a 1985, la Mesa Santa Rosa y sus alrededores, contenían fragmentos de poblaciones con fácilmente un 99% de las especies que estaban presentes cuando los europeos llegaron (solo el gigantesco oso hormiguero, *Myrmecophaga tridactyla*, se le conoce

haberse perdido). Estas especies sobrevivientes estaban entremezcladas por dondequiera en un mosaico extremadamente diverso de diferentes edades e historias de daño incompleto al ecosistema (aunque algunos de los pastizales y antiguos campos eran de un área de cientos de hectáreas de grande y muchos individuos, y poblaciones eran de los “muertos vivientes”). El área de bosque seco del ACG estaba salpicada de árboles individuales, de pequeños pedazos de bosque secundario, de barrancas arboladas, y de pendientes rocallosos (vea la Fig. 10.9). Los bosques más mojados en las pendientes occidentales de los volcanes estaban balaceados por pastizales o campos de una a trecientas hectáreas. A menudo estos bosques eran colindados por extensiones forestales de igual tamaño que o no habían sido taladas, o que solo habían sido taladas para maderas de alta calidad y entonces habían sido ignoradas. Era como si les hubiese pasado un huracán. Lo mismo era cierto en el caso de las pendientes orientales y norteñas de los volcanes cubiertos de bosque lluvioso. Pero, en estos últimos, extensiones todavía más grandes estaban cubiertas por bosque maduro o solo por bosque talado para maderas de alta calidad sin ganadería o cultivo subsiguiente.

En 1985, durante el enfoque original de restaurar el bosque seco del Sector Santa Rosa (mucho antes de que entendiéramos la importancia de incorporar los bosques más mojados de la Cordillera de Guanacaste y de más allá), la decisión de manejo más obvia lo era el parar/eliminar los incendios hechos por el hombre (Janzen 2000a, 2002). De 1986 a 1988, se intentaron experimentos minimalistas en el sembrado de árboles en los pastizales, pero se hizo inmediatamente obvio el hecho de que cuando enfrentado con 60,000 ha de pastizal con retazos y fragmentos de bosque seco dispersos, el uso correcto del presupuesto y de los recursos administrativos no estaba en el sembrar

árboles, pero sí estaba en el parar los incendios y dejar que la naturaleza misma se encargara de la repoblación forestal. La política rápidamente se convirtió en la de “dejar que las especies de plantas entren en estado de mutualismo con los animales y se peleen entre ellos mismos, y así ellos mismos determinar cuáles especies y cual composición comunitaria eventualmente lleguen a ocupar cual tipo de suelo, pendiente, condición de humedad, elevación, etc. en particular.” La vegetación leñosa de carácter sucesional ocurriendo de manera natural en los pastizales, comenzó tan pronto como se eliminaron los incendios. Sin embargo, inicialmente fue algo desalentador el que se necesitaba de unos tres a cinco años para que las plantas leñosas fuesen lo suficientemente altas como para poder ser generalmente visibles sobre los océanos de pastizales sin pastoreo y el poder empezar a sombrear fuertemente sobre los pastos africanos introducidos, pastos que medían de uno a dos metros de altura (Janzen 2002). Después de este retraso de tres a cinco años, el personal y la planificación del ACG se sentían que estaban, sin duda alguna, en el camino adecuado y que todo el trabajo de eliminar los incendios valía el esfuerzo.

Esta invasión de los pastizales del bosque seco – el “ensuciarles” – por medio de una sucesión secundaria libre de incendios fue sin duda alguna ayudada por cuatro factores biológicos. Estos cuatro factores generalmente ya eran entendidos antes de esta aplicación pragmática de ecología de sucesión antropogénica y los cuatro son, desde un punto de vista cualitativo, distintos en los pastizales del bosque lluvioso del ACG.

Primero, más de 100 especies comunes de árboles, de bejucos, y de arbustos del bosque seco del ACG tienen semillas dispersadas por el viento. Había una lluvia continua y con el viento de estas

semillas, oriundas de los adultos regados, sobreviviendo en los bordes de los pastizales. El bosque lluvioso del ACG se caracteriza por tener muy pocas especies cuyas semillas son dispersadas por el viento.

Segundo, los vertebrados del bosque seco, casi todos son frugívoros y por lo tanto recipientes ambulantes o voladores de semillas, apunto de ser defecadas, escupidas, o enterradas. Generalmente estos vertebrados están expuestos al calor, el sol, y la sequedad durante sus ciclos vitales. Por lo tanto, generalmente están dispuestos a (o forzados a) cruzar el sol, el calor, el viento/, y la exposición de los pastizales y posarse dentro o debajo de los árboles aislados en los pastizales. Así logran dispersar en los pastizales a cientos de especies de semillas que solo pueden ser dispersadas por animales. Además, sus sombras de semillas son muy distintas a esas creadas por el viento y pueden extenderse a muchos kilómetros de distancia (Janzen 1988c). En este contexto, algún pequeño pájaro o murciélago, o hasta un animal más grande (coyote, coatí, ctenosaur, zarigüeya o zorrillo, saíno, venado cola blanca) que pareciera ser de menor importancia para la conservación porque parece no ser amenazado con extinción, puede ser de enorme importancia en el proceso de restauración. Lo mismo aplica a la importancia de plantas leñosas individuales – muy pocas especies del bosque seco (por ejemplo, solo la “caoba” [o *Swietenia macrophylla*] y el “cocobolo” [*Dalbergia retusa*] de los invasores originales en el proceso de restauración de Santa Rosa son considerados por la legislatura costarricense como especies amenazadas). Los animales del bosque lluvioso, en general, evitan el sol y la hostilidad de los pastizales, y por lo tanto no son buenos dispersadores de semillas hacia los pastizales.

Tercero, las plántulas de plantas leñosas encontraron las esporas de hongos

micorrizas para sus raíces en los pastizales del bosque seco sin árboles, debido a que anualmente estos hongos producen esporas que son dispersadas por el viento durante la estación seca. En el bosque lluvioso las esporas de hongos micorrizas generalmente son dispersadas por el flujo de aguas sobre la superficie y por lo tanto generalmente son escasos o ausentes en los pastizales que no contienen árboles.

Cuarto, mientras que la planta juvenil de bosque seco que está intentando establecerse en un pastizal de bosque seco (con un hábitat tipo “valle de la muerte”) sí se encuentra con retos climáticos severos, estos retos no son de ninguna manera tan distintos a los retos con los que se encuentra dentro de su propio bosque seco “normal.” Sin embargo, los retos climáticos con los que se encuentran las plantas leñosas juveniles del bosque lluvioso que están intentando sobrevivir en un pastizal de bosque lluvioso (el pleno sol y la sequía errática), son relativamente mucho más severos.

En los primeros años de control y eliminación de incendios forestales en el bosque seco del ACG existían tres métodos claves, y cada uno en su momento, tuvo su importancia y su lugar especial. Primero que nada, fue la decisión de realmente eliminar a los incendios ambos, en el ACG y a veces antes de que el incendio llegara al ACG. Esto requería: 1) fondos para equipo menor, y 2) la disposición de realizar el que algo tan simple como una escoba (mejores escobas mojadas, empapadas de agua, en cantidades) y el esfuerzo de mano de obra podían extinguir muchas clases de incendios de pastos. La mayoría de los incendios estaban quemando en la hojarasca o en pastos, y no el bosque vivo leñoso en sí. Y ello requería: 3) el que se permitiera tener una iniciativa individual a base de equipo, que funcionara las 24 horas del día con un personal (especializado) a tiempo completo,

con un programa que fuese responsable de extinguir todos los incendios y también que fuese permitido a recibir el aplauso apropiado. En otras palabras, el control y la eliminación de incendios era un “problema de las personas,” en vez de un problema biológico.

Segundo, por primera vez en la historia del ACG, cortafuegos y contraquemados fueron prendidos y manejados, frecuentemente de noche. El utilizar a incendios para combatir incendios era una herramienta razonable y familiar para los vecinos residentes de Guanacaste empleados como parte del equipo de incendios, y el incendiar a un parque nacional no era para ellos un anatema.

Tercero, en áreas grandes del ACG, el ganado se dejaba en pastizales sucios durante uno a tres años después de que se compraba la tierra. A finales de la década 1 de los ochenta (1980-1989) había tantas como unas 7000 cabezas de ganado en el ACG durante el momento ideal para utilizar al ganado como chopeadoras bióticas (y hasta dispersaban algunas semillas). Sí, hasta cierto punto se comieron plantas de hojas anchas, pero también salvaron a muchísimas más al eliminar el pasto (reduciendo así el combustible disponible para los incendios y reduciendo la competencia por parte del pasto). Sin duda, la manera más rápida de crear una vegetación leñosa joven (también conocida como una invasión forestal) en un pastizal de bosque seco del ACG lo era teniendo una densidad moderada de ganado acoplada con una eliminación total de los incendios. Sin embargo, una vez que la vegetación leñosa había logrado un comienzo firme en el proceso de restauración forestal, se removía al ganado porque éste también puede mantener al bosque en un estado de sucesión desviada a través de herbivoría y pisoteo selectivo, y porque perturban a los riachuelos, los estanques, los pantanos y a

otras fuentes de agua. Los caballos son algo más complejos, porque (a) son animales nativos (el caballo fue inventado a través de la evolución en el Nuevo Mundo); (b) son buenos dispersores de semillas (Janzen 1981a, 1981b, 1982b) (el guanacaste, *Enterolobium cyclocarpum*, está en camino a su extinción en el ACG y a través de mucho de la provincia de Guanacaste debido a la eliminación de los caballos); (c) están presentes en cantidades mucho más bajas que el ganado; (d) son menos dañinos a las corrientes de agua. Para hacer de todo esto algo aún más complejo, sin embargo, se necesita notar que el bosque seco del ACG que existía antes que los humanos, tenía un complemento de grandes mamíferos vegetarianos (y sus depredadores y carroñeros) los cuales le habrían hecho un “daño” substancial a la vegetación y a las corrientes de agua en lo que hoy pensamos es un bosque seco maduro prístino. Ningún charco en África Oriental se mantiene claro y limpio durante la estación seca. Aunque es una decisión fácil el excluir al ganado una vez que el proceso de restauración leñosa está bien encaminado, también es posible el hacer un argumento a favor de mantener un sector del bosque seco del ACG con caballos de campo, sin enjaular, y con algún tipo de depredación artificial para mantener su población a un nivel razonable, tal como lo haríamos si hoy alguien descubriese una población de perezosos gigantes terrestres.

En términos generales, el bosque seco de Santa Rosa invade (e invadió) a los pastizales abandonados metiéndose poco a poco, con el viento desde el lado del pastizal situado contra el viento. Por lo tanto, los accidentes de cual especie, de qué edad, que por casualidad está creciendo del lado contra el viento influencia la naturaleza de la invasión de sucesión durante siglos. La otra clase de invasión lo es el pedazo gradualmente engrandeciendo, de vegetación dispersada por animales, que se

acumula debajo de y al lado de un gran árbol aislado en un pastizal (Janzen 1988c). Nuevamente, los accidentes de cual especie de agentes de dispersión en particular resultan estar visitando una percha o un árbol de sombra determinará la estructura del bosque resultante durante muchos siglos.

Estos dos procesos de invasión gradualmente se funden a medida que la vegetación se apodera del pastizal. Y, a medida que el bosque se hace más sombrero y denso, hay más movimiento lateral por parte de vertebrados más grandes y más atados al suelo. Estos grandes vertebrados traen semillas más grandes, muchas de las cuales son semillas de aparentes especies de árboles siempreverdes (por ejemplo, las guatusas como dispersores de semillas, Hallwachs 1986). Esto a su vez comienza el proceso, de siglos de duración, necesario para recuperar el aspecto en gran parte siempreverde a semi-siempreverde del bosque que una vez cubrió a la Mesa Santa Rosa. En resumen, el bosque que inicialmente invade es casi completamente deciduo durante la larga estación seca. La excepción lo es cuando un coyote (*Canis latrans*) va al bosque, come de las frutas caídas de *Manilkara chicle* (un árbol longevo y aparentemente siempreverde), y defeca sus semillas en la sombra de un árbol de pastizal aislado. Esto eventualmente crea un lugar muy sombreado en el bosque deciduo que se está regenerando. Este bosque secundario, compuesto de especies con a) plántulas que crecen rápidamente y que demandan luz, b) grandes cosechas anuales de pequeñas semillas, y c) árboles con vidas relativamente cortas, es el primer dueño del terreno previamente ocupado por un bosque semi-siempreverde (eliminado por medio de las talas o simplemente aclarado). El bosque maduro final, casi desconocido a los residentes de la provincia de Guanacaste, pero fácilmente accesible en el Bosque Húmedo del Sector Santa Rosa,

contiene todas estas especies, pero a densidades mucho más bajas y entremezcladas con unas cinco a quince especies de árboles del dosel aparentemente siempreverdes. En realidad, estos árboles no son siempreverdes, pero ellos sueltan y remplazan sus hojas a través de un período de solo unas semanas durante un momento del año idiosincrático para la especie, y por lo tanto parecen ser siempreverdes, como se describió anteriormente para *Hymenaea courbaril* (guapinol).

Un pastizal, al llenarse de plantas leñosas juveniles que están creciendo rápidamente (grandes números de individuos de la misma especie), tiene varias consecuencias visibles. Primero, estas plantas juveniles en gran parte no se reproducen, lo que significa que el lugar es muy pobre en términos de comida para muchas de las especies de depredadores de semillas y de comedores de frutas del ACG. Por lo tanto, un océano de bosque joven puede ser para ellos un desierto de sombra. Segundo, las partes vegetativas que están creciendo, y las cuales potencialmente sirven de alimento para los animales que comen ramitas y hojas anchas, son literalmente trasladadas a un nivel demasiado de alto como para que los animales confinados al suelo puedan llegar a ellas. Esto lo hace mucho más difícil para que el ser humano, también confinado al suelo, pueda verlas cuando están siendo consumidas. A consecuencia de esto, el biólogo, turista, o administrador puede pensar que una especie de animal se está convirtiendo en una especie escasa, cuando puede que ésta simplemente se haya movido más arriba, fuera de la vista. Al igual, puede que su población se haya “diluido” en el océano de plantas juveniles. Tercero, muchas especies de hierbas, de arbustos bajos, de bejucos, y hasta de plantas leñosas más grandes con su crecimiento retrasado, ya no están insoladas cerca del nivel del

suelo (como lo estaban antes cuando vivían al borde del pastizal). O se extinguirán localmente o persistirán como unos pocos y relativamente invisibles individuos que llegan al dosel que está subiendo (donde pueden seguir reproduciéndose, pero donde son casi invisibles al observador basado en el suelo). Cuarto, debido a razones todavía no bien entendidas y relacionadas a la sombra y a enfermedades, la ola de juveniles sobrevivientes que aparecen en el pastizal cuando se detienen los incendios, no continúa a aparecer anualmente en el sotobosque de los adultos exitosos que ahora están reproduciéndose en el dosel. Los juveniles, en gran parte, luego mueren a resultado de la competencia y de la herbivoría. Por ejemplo, es algo impactante el encontrarse con una formación grande y ampliamente espaciada de árboles adultos de guácimo (*Guazuma ulmifolia*) llenando a un viejo pastizal, generando anualmente billones de semillas viables, pero sin guácimos juveniles creciendo abajo en su sombra moteada o hasta en los claros creados por las muertes de árboles adultos o por otras especies de árboles que se encuentran entre los adultos de *G. ulmifolia*. Es probable que eso se debe a que el suelo saturado de plántulas de esta especie que están germinando, rápidamente se convierte en una zona de matanza debido a la explosión demográfica de hongos letales y específicos a esa población de plántulas. Este fenómeno se hace muy evidente debajo de los árboles de guanacaste de semillas grandes, en donde ninguna plántula sobrevive pasado unos 50 cm de altura, y las plántulas que sobreviven requieren de un dispersor de semillas que las suelte relativamente lejos de un árbol adulto que esté soltando semillas.

El programa inicial de control/liquidación de incendios del ACG no era y todavía no es perfecto. Mientras que la mayoría del bosque seco del ACG y de los

pastizales/campos acompañantes no han sido quemados desde eso de 1984 a 1986, unas pocas áreas sí han sido quemadas a intervalos de dos a diez años, y todavía menos áreas han sido quemadas con más frecuencia.

La relación entre el incendio ocasional y el proceso de sucesión es altamente variable. En general, mientras más tiempo pasa sin el sitio tener un incendio, más sombra hay y por lo tanto, menos vegetación herbácea hay a ras del suelo para servir de combustible a un incendio de estación seca. Los suelos de muy baja calidad (por ejemplo, la toba volcánica, la serpentina) restauran sus bosques lo más lento de todos, lo que significa que pueden permanecer como “vegetación abierta” al ser impactados por incendios solo cada una pocas décadas. A diferencia, los suelos de alta calidad y más húmedos pueden volver a vegetarse con plantas leñosas tan rápidamente que ahora, después de varias décadas sin incendios, son casi imposibles de quemar (y ciertamente un incendio de hojarasca puede ser rápidamente extinguido en ellos). Como parte de la meta de manejo de no dejar el que los incendios desvíen el proceso de sucesión de la vegetación leñosa, tal vez la estrategia más importante lo es la de evitar un segundo incendio el próximo año, en un bosque de sucesión temprana ya quemado. Esto es porque el primer incendio abre el dosel lo suficiente (por medio del calor matando a los tallos leñosos, más que por medio del consumo directo de las plantas leñosas) como para permitir un desarrollo herbáceo substancial cerca del suelo. Esto significa que el próximo año el incendio quema de manera mucho más intensa porque el suelo está más seco y contiene más combustible. Segundo, el incendio del primer año puede herir la base de un gran árbol grande sin tumbarlo). Entonces, el incendio del segundo año quema dentro y a través del

área herida y muerta, tumbando así al árbol y creando un claro que se llena de vegetación herbácea y de combustible. Tercero, las reservas de raíces de una planta leñosa a menudo son suficientes como para substancialmente reemplazar la copa frondosa y generadora de sombra después de un solo incendio, pero a menudo la planta no puede hacer esto si se quema, de nuevo, al próximo año (Janzen 2002).

Las únicas “praderas” naturales en el ACG lo son esas que están creciendo en los viejos flujos de lodo volcánico en los pendientes occidentales del Volcán Rincón de la Vieja, y las de los suamos tales como Punta Respingue en la Península Santa Elena. Eventualmente, estas áreas abiertas serán invadidas, otra vez, por los mismos tipos de bosques que en estos momentos ocupan los otros pendientes del mismo complejo volcánico, si su manejo y si el cambio climático a través de los siglos se los permite. Todas las praderas, (en realidad los viejos pastizales, a veces incorrectamente llamados “sabanas”) en los suelos buenos del ACG son praderas antropogénicas, en gran parte ocupadas por pastos africanos introducidos. Ahora que el asalto contemporáneo por parte de los incendios ha terminado, estas praderas se están llenando rápidamente con muchas clases de bosque secundario. Vale notar que, por razones obvias, el cambio climático puede causar el que cualquier hectárea se llene a un estado de equilibrio distinto al que tuvo en los tiempos pre-europeos.

Esos “pastizales” sobre suelos pobres, por ejemplo, esos que están sobre la serpentina de Santa Elena, sobre la toba volcánica desde el Volcán Cacao hasta Santa María y hasta Liberia, o sobre el núcleo volcánico del Cerro El Hacha (Fig. 10.13) – en gran parte están cubiertos de una sola especie de pasto nativo (*Trachypogon plumosus*, ‘crin de macho’) mezclado con cientos de especies de plantas herbáceas.

Estas praderas están siendo ocupadas nuevamente por el bosque mucho más lentamente que los pastizales que se encuentran sobre suelos de alta calidad. Aún con la liquidación de incendios hechos por el hombre, estas praderas tomarán varios siglos para lograr encogerse a su antiguo, pequeño, y fracturado hábitat de acantilados, de crestas rocallosas, de cicatrices de derrumbes de tierra, de márgenes de barrancos, etc., empotrados en un bosque de dosel cerrado. Vale la pena mencionar que los únicos incendios “naturales” que ocurren en el ACG ocurren cuando un relámpago de la estación lluviosa cae sobre un árbol (los relámpagos no ocurren durante la larga estación seca). Si ese árbol se encuentra en un pastizal (especialmente en uno sin pastorear), es posible que éste prenda un incendio de pasto que queme hasta el borde del bosque y pare. Esto fue un evento ocasional entre la década de los setenta y de los ochenta (1970-1989) en los pastizales abandonados del Sector Santa Rosa. Si el árbol al que le cae un relámpago está muerto y en el bosque, es posible que el árbol se queme, dejando un puñado de ceniza blanca donde estaba ubicado, pero la hojarasca (y la vegetación que la rodea) es demasiado húmeda como para quemarse más allá de este punto.

Los pastizales del ACG en el bosque nuboso, en el bosque lluvioso, y en las zonas de intergradación del ecosistema demuestran una invasión y una restauración forestal muy distinta a la del bosque seco del ACG. Si un pastizal de bosque lluvioso ya bien establecido y limpio simplemente es abandonado, a menudo crece una formación densa de pastos, a nivel de la cintura, de una de cualquiera de las decenas de especies de pastos introducidos del Viejo Mundo que le ocupan. Aún décadas más tarde ese pastizal de bosque lluvioso se encuentra, todavía en gran parte, en esa misma condición. El pastoreo, el arado, el quemado, y el

sembrado de plántulas, intenso o ligero, hace poco para acelerar la invasión forestal, aunque eventualmente puede ayudar. Las razones son las cuatro mencionadas anteriormente: los pastizales del bosque lluvioso no tienen casi ningunas plantas leñosas dispersadas por el viento en su vecindad, les desagradan a los potenciales dispersores de semillas del bosque lluvioso, son muy poco rociadas con las esporas micorrizógenas dispersadas por el viento, y son un microclima extremo para las plantas juveniles del bosque lluvioso. Sin embargo, viendo que un sotobosque de bosque lluvioso se desarrolla dentro de la fuerte sombra de las plantaciones de melina abandonas (*Gmelina arborea*), el ACG ha tenido éxito en eliminar pastizales de bosque lluvioso ya bien establecidos sembrándolos con melina como si fuese para una plantación de madera. *G. arborea* es un árbol de la familia Verbenaceae oriundo del sureste de Asia y cultivado para su uso en la manufactura de la fibra de cartón y de madera barata. En el ACG, la “plantación” de melina sombrea a los pastos de bosque lluvioso hasta eliminarlos. Esta plantación se “abandona”, de uno a dos años después de sembrada y eventualmente muere de edad avanzada después de unos 10 a 20 años. Los árboles juveniles de melina tampoco sobreviven la sombra de la plantación.

Todos los problemas relacionados con la restauración del bosque lluvioso de elevación media en los antiguos pastizales del ACG son exacerbados por el aumento en elevación de los lados occidentales y más secos de la Cordillera de Guanacaste, pero con una nueva complicación. Como las elevaciones superiores son menos ricas en especies, y convirtiéndose aún menos ricas con el cambio climático, hay aún menos especies para contribuir a la invasión de viejos pastizales. La caja de herramientas para la restauración tiene menos herramientas.

En adición, en los pendientes occidentales de la Cordillera, a medida que se iban talando los bosques, su naturaleza de hábitat más xérico y su humedad aún más abundante hicieron de ellos un hábitat perfecto para ser invadido por las plantas y los animales de las tierras bajas del bosque seco de Guanacaste. Esta invasión le da a la mezcla de área silvestre-más-agropaisaje un aspecto más seco, más “aspecto de bosque seco”, de lo que el lugar “debería” tener. Estas especies de “malas hierbas” en sí también aumentarán el bloqueo competitivo de regreso por parte de las especies nativas de bosque lluvioso. En los pendientes orientales/norteños, y por lo tanto más mojados de la Cordillera dentro del ACG, ocurre el mismo proceso, aunque éste involucra a aún menos especies invasoras de bosque seco que se han trasladado al lado mojado.

Debido a una variedad de razones sociológicas, la decisión de proteger y restaurar por completo a la porción marina del ACG tuvo un arranque muy lento, y hoy en día está aproximadamente donde estaba el esfuerzo terrestre a eso de los años 1985 a 1990. Hay la eliminación de la pesca deportiva y de grandes pescadores comerciales, y ahora solo existe una leve pesca furtiva por parte de pescadores artesanos (= cazadores marinos). Debido al difícil acceso, las playas del bosque seco en sí mismas, por lo menos las de las partes más remotas de la Península Santa Elena, se mantienen casi tan prístinas en sus formaciones rocallosas y en su vegetación playera como ninguna otra playa en la costa del Pacífico de Costa Rica. Esto se hizo evidente solo durante una detallada examinación (Janzen 1998) asociada con el caso legal para la expropiación de la Hacienda Santa Elena para su inclusión en el ACG. Bajo la superficie del océano, la excepcionalmente alta biodiversidad del Sector Marino sobrevivió como poblaciones

fracturadas y cazadas por los humanos en gran parte debido a la hostilidad del área (ventosa, rocallosa, llena de corrientes). Sin embargo, el área fue rebasada por pescadores desesperados, empujados hacia el sur por las guerras en Nicaragua en el período de las décadas desde los sesenta hasta los noventa (1960-1999). Como el daño fue en gran parte a través de la caza/la caza furtiva bajo el agua, y como las poblaciones marinas que son impactadas solo en parte parecen demostrar una buena restauración natural por sí mismas cuando no se les molesta, el reto principal del ACG lo es el continuar a eliminar de manera gradual-a-abrupta la pesca artesana del Sector Marino, y el dejar que la naturaleza siga su propio curso en su restauración.

Sin dudas, la especie invasora más dañina en el ACG lo es *Homo sapiens*. Para el ACG poder sobrevivir como un área silvestre terrestre (y un área silvestre marina) conservada, hasta un futuro indefinido, tendrá que soportar y tolerar indefinidamente a un nivel ligero de este impacto (carreteras, líneas de alta tensión, la presencia de las personas, senderos, edificios, luces, sonidos, pesticidas, olores, especies invasoras, insularización, etc.). Este impacto es un costo inevitable para el ACG ser aceptado como una institución social con estatus completo y maduro dentro de Costa Rica. El próximo invasor, más visible lo es *Hyparrhenia rufa*, o “jaragua”, los pastos oriundos del Este de África introducidos a Costa Rica en la década de los años veinte (1920-1929), ha resultado ser un reto trivial a medida que la vegetación leñosa se restaura a sí misma a través del bosque seco del ACG en los suelos “buenos” ocupados por el pasto *jaragua*. Esto se debe simplemente a que el pasto *jaragua* es muy susceptible a la sombra. Los suelos pobres son “invadidos” por *Trachypogon plumosus*, el cual aparentemente es nativo a los lugares de

perturbaciones naturales en el bosque seco del ACG. Sin embargo, esta especie también se va disminuyendo a una presencia trivial a medida que la vegetación leñosa reaparece (más lentamente) sobre los suelos pobres. Las porciones de bosque lluvioso y de bosque nuboso del ACG son fuertemente invadidas por un conjunto de pastos africanos y de varios cientos de especies de plantas y de animales del bosque seco de Guanacaste. Sin embargo, estos también se van disminuyendo hasta cero, o muy cerca a eso, a medida que el bosque se restaura a sí mismo o es restaurado con melina, excepto en los lados de las carreteras, los edificios y en otros lugares los cuales se mantienen abiertos deliberadamente.

La generalmente observada inhabilidad de las plantas de jardín y de los animales para poder invadir a los ecosistemas tropicales del continente, que todavía están sin perturbar, está en pleno juego en el ACG. El bosque seco en sí mismo demuestra muchos ejemplos de asociados-humanos arrojándose hacia la extinción local en las áreas silvestres terrestres del ACG ahora que sus criadores humanos han sido eliminados (por ejemplo, *Musa*, *Citrus*, *Cassia grandis*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Spondia purpurea*, *Persea americana*, *Hyparrhenia rufa*, *Vachellia farnesiana*, *Crescentia alata*, *Acrocomia aculeata*, etc.).

Los hábitats isleños del ACG son un caso distinto. La población sobreabundante de *Rattus norvegicus* en la Isla San José de las Islas Murciélagos en el Sector Marino, aún ausente como un animal salvaje en el continente, es un ejemplo conspicuo. Sin embargo, el ACG continental probablemente va a sufrir múltiples invasores que no son tan fácilmente eliminados como lo es el pasto *jaragua*. Durante los últimos diez años, el personal del ACG ha notado una población creciente de la orquídea terrestre africana introducida *Oeceoclades maculata*

en el sotobosque de la vegetación ligeramente perturbada de la intergradación de bosque seco y bosque lluvioso en el Sector Orosí a una elevación de 400 a 600 m y por lo tanto hacia el Pacífico en el bosque seco. Como es un invasor extenso, aparentemente tolerante a muchas circunstancias ecológicas, no eliminado por la sombra, y sin herbivoría visible, esta planta podría convertirse en una tremenda mala hierba en el ACG.

La invasión de abejas de miel africanizadas (*Apis mellifera*) pasó por el bosque seco del ACG en 1984, aumentó a una alta densidad (de 1986 a 1988), y ahora se ha encogido a una población casi no-existente pero persistentemente presente a una densidad muy baja. No se sabe cuántas especies de abejas nativas sin aguijón (*Trigona*, *Melipona*) y cuántas otras abejas *A. mellifera* ha impactado de manera competitiva. Mientras que esta abeja ahora es un miembro establecido de la fauna silvestre del ACG, su impacto parece no ser mucho más que el de una sola, otra especie de abeja social de igual volumen/peso.

Un gran signo de interrogación cuelga sobre la cabeza del pez tilapia del Viejo Mundo (*Oreochromis* spp.), deliberadamente y accidentalmente introducido a los ríos, estanques, y corrientes silvestres costarricenses. La tilapia se ha encontrado en el Río Tempisque arriba de la Carretera Interamericana, pero otras especies de peces y de insectos acuáticos todavía también están presentes. Mientras que el impacto potencial de la tilapia es enorme, la realidad en sí no se conoce y esta no está siendo monitoreada. Las truchas (*Onchorhynchus* spp.) introducidas ampliamente con un impacto desastroso sobre la biodiversidad de las corrientes en otras partes de Costa Rica, todavía no han vuelto (agradecidamente) a aparecer en ningunas de las aguas del ACG. Al momento, el más espantoso potencial lo

es la mangosta (“*mongoose*”) del Viejo Mundo que ha sido introducida y que se ha establecido en el norte de América del Sur. (Hays y Conant 2007). Si este animal llegase a extenderse hacia el norte, a través del agropaisaje hasta Costa Rica y puntos al norte, sería un tremendo desastre para el gran número de especies de vertebrados que hacen sus nidos en el suelo dondequiera en Costa Rica, con los ecosistemas del ACG no siendo la excepción.

El ACG, su bosque seco, y sus tres ecosistemas adyacentes, en general se encuentran amenazados, aunque a diferentes grados, por los tres retos más importantes (de hoy en día) a los que se está enfrentando toda la biodiversidad silvestre terrera costarricense – la conversión de vegetación aún no protegida al cultivo de los llamados biocombustibles, el cambio climático, y la apatía por parte de la sociedad. El reto de la fragmentación al ACG se está sanando algo a sí mismo por medio de una restauración masiva de vegetación entre fragmentos. La apatía verdaderamente solo puede ser abordada con la diseminación de información y de experiencia sobre la biodiversidad silvestre del ACG a todos los sectores sociales, y estimulando a toda la sociedad a hacer uso no-dañino del ACG a través de los dos, el conocimiento y la experiencia práctica directa (por ejemplo, la invención de aparatos personales para identificación a base de ADN, Janzen 2005, Janzen y Hallwachs 2011, Janzen et al. 2005, 2009, 2011, Holloway 2006). El Programa de Educación Biológica (PEB) del ACG sirviendo a todos los 2000 niños escolares, vecinos del parque (y más programas como este para los adultos) es un ejemplo muy directo, de un programa de contacto personal, de uno a uno, con más de dos décadas de duración, consumiendo un 20% del presupuesto anual del ACG. Al otro lado de la escala yacen artículos generales (por ejemplo, Miller et al. 2006,

2007) tales como este capítulo diseñado para todo tipo de usuario, incluyendo siendo traducido al español para el personal del ACG mismo. Los artículos científicos y la información basada en la red de internet (<http://www.gdfcf.org>; <http://www.acguanacaste.ac.cr>) componen un tercer eje.

El cambio climático en realidad puede ser combatido por el ACG mismo solo por medio de (a) la restauración de sus ecosistemas, un proceso que está moviéndose hacia delante casi tan rápidamente como la naturaleza lo puede hacer, (b) la compra continua de más y más terrenos diversos (especialmente al este y los pendientes de los volcanes) para añadirle a los terrenos del ACG (por ejemplo, <http://acguanacaste.ac.cr>, http://janzen.bio.upenn.edu/caterpillars/RR/Rincón_rainforest.htm, <http://janzen.bio.upenn.edu/saveit.html>, <http://www.gdfcf.org>), (c) minimizando el impacto humano directo sobre las partes más frágiles (tales como minimizando el sistema de senderos a través del bosque nuboso y controlando el acampar en las áreas detrás de las playas), y (d) teniendo un personal de la más alta calidad intelectual, compuesto de residentes locales y socio-económicamente integrados con las comunidades vecinas.

Las funciones de arca de Noé para las especies que están buscando amparo de los efectos del cambio climático, por medio de su traslado deliberado de otro lugar, necesitarán ser consideradas cuidadosamente contra el potencial de algún daño por parte de estas especies nativas, pero introducidas (Thomasa 2011). Tales operaciones de arca de Noé, también tienen que tomar en cuenta que el calentamiento y el secamiento a través del cambio climático también permite el que las especies de las tierras bajas se trasladen a elevaciones más altas y por lo tanto contratan, construyen, o perturban a nuevas asociaciones de presas,

parásitos, mutualistas, comensales, y otras formas de simbiosis.

El potencial de poder convertir a la vegetación silvestre explícitamente no protegida en biocombustible es el nuevo problema que se presenta en el horizonte para toda la conservación, costarricense y global. El agropaisaje que rodea al ACG ciertamente no está inmune a este problema social. Si no fuera por la presente obsesión que está arrasando al mundo con lo del biocombustible, el ACG por lo menos tuviese una oportunidad de competir con todos los usos más clásicos del agropaisaje al comprar nuevos terrenos para su inclusión. Ante el abandono general del agropaisaje que rodea al ACG, son las dos cosas: el que áreas grandes se han dejado en una condición semisalvaje boscosa (a menudo regenerándose), y el que los terrenos con poco rendimiento agronómico clásico son felizmente vendidos para su conservación a precios razonables (a menos que estén ubicados en las eternamente populares regiones costeras preferidas por el turismo y para el desarrollo de segundas viviendas). El complejo de ecosistemas entrelazados del ACG ha sido construido por medio de semejantes compras durante las últimas dos décadas. Las porciones de este agropaisaje que están semiabandonadas y las que están regenerándose también sostienen poblaciones silvestres de algunas especies, poblaciones más grandes de lo que sería el caso si el único hábitat disponible a ellas lo fuese el ACG.

La agroindustria estándar (las naranjas, los melones, la caña de azúcar, el corazón de palma, la piña, el arroz, los pastizales mejorados, los cultivos de tubérculos, etc.) está avanzando sobre estas tierras con una velocidad perceptible. Sin embargo, su inviabilidad agrícola general (sin hacer una gran inversión) antes de la llegada de los biocombustibles es su verdadera protección, especialmente en un

mundo en donde menos y menos personas optan vivir una vida difícil, como agricultores de subsistencia, sin los beneficios de una sociedad urbana y de una clase media. En gran parte esto es debido a la educación costarricense, a comunicación y a transporte mejorados, y a la democracia en todos los niveles. Ahora, los biocombustibles derivados de la libremente creciente biomasa silvestre están llegando al nivel técnico y al nivel de inversión a través del cual cada pedazo de vegetación silvestre potencialmente es un cultivo, con el etanol o hasta con la gasolina (Wald 2012) siendo el producto de cosecha y el más de un billón de automóviles globales siendo el consumidor. Esto ahora está subiendo el costo de la compra de tierras para la conservación y disminuirá en gran medida la cantidad de agropaisaje que permanecerá en un estado semisalvaje. Esto a su vez significa que el ACG se encuentra aún más cerca de lo que será su futuro tamaño y su configuración final, una isla ecológica rodeada de un océano de agroindustria de inversión alta, cada vez más hostil a la biodiversidad, para cultivos clásicos y para el cultivo de etanol/gasolina derivados de la biomasa silvestre.

La Sucesión Antropogénica y La Dinámica de Poblaciones Distorsionada

El bosque seco del ACG ampliamente demuestra un problema el cual ha atormentado a los ecólogos de campo y a los biólogos evolucionarios, sin hablar de los conservacionistas, los observadores de aves, los cazadores, y a todos los usuarios de la biodiversidad silvestre. Sus cientos de miles de especies interactuando en un solo lugar tienen rasgos morfológicos, fisiológicos, de comportamiento, etc. los cuales han evolucionado a través de interacciones con otras especies y a través de interacciones con un conjunto de otras condiciones físicas, sin hablar de interacciones con otros lugares

geográficos. Aunque los compañeros específicos en esa historia evolucionaria pueden ser que ya no existan en un ecosistema maduro del presente, ciertamente hay un conjunto de demográficas y de rasgos de los participantes característicos de un ecosistema maduro. Hay algunos ecosistemas de bosque tropical relativamente intacto (también conocido como “maduro”) que sí existen, o que han existido recientemente, de los cuales se puede obtener una idea de estos conjuntos. Sin embargo, el ecosistema de bosque seco en general, y específicamente el de los bosques secos del ACG y en otras partes de Costa Rica, no están bendecidos con tal “patrón de referencia” contra el cual medir y contrastar las interacciones que pudiéramos ver hoy en día. Para el bosque seco del ACG, estamos viendo las consecuencias de una perturbación aleatoria o al azar masiva, a corto plazo y hecha por el hombre. Esta perturbación ha estado en marcha durante los últimos cuatro siglos (sin hablar de la previa perturbación de la extinción de la megafauna, un tipo de animal que siempre ha estado presente hasta cierto punto excepto en las islas). Hay un apareamiento muy pobre entre la estructura demográfica y comunitaria de las interacciones inter- e intraespecíficas del bosque seco de hoy, y lo que estas interacciones hubiesen sido durante la historia evolucionaria de estas especies.

Todo el ACG está pasando por un cambio sucesional después de la interferencia humana. Esto comenzó con la extinción de la megafauna unos 9500 años antes del presente (AP) (Janzen y Martin 1982). Para Mesoamérica, solo la danta (el tapir) de Baird (Figs. 10.26, 10.27) sobrevivió. Esta extinción alteró severamente las muchas interacciones planta-animal que estaban basadas en la megafauna y en las especies y la vegetación que ellas dispersaban, machacaban, comían,

y de alguna otra manera “perturbaban” (por ejemplo, Hallwachs 1986, Janzen 1985b). Solamente podemos inferir un poco sobre los cambios sucesionales que siguieron a esta extinción, pero estos habrían implicado el encogimiento dramático de muchas poblaciones, y el encogimiento de su cobertura microgeográfica y ecosistémica, para una gran variedad de plantas dispersadas y apoyadas por la megafauna. Estas plantas hubieran incluido desde las hierbas de semillas pequeñas (Janzen 1984b) hasta los árboles de semillas grandes (Janzen 1982b, 1985b, Janzen y Martin 1982). Lo opuesto también habría ocurrido. Una vez liberadas de esta herbivoría, las especies fuertemente comidas habrían aumentado en densidad y en ocupación del ecosistema. Todos estos cambios se ven reflejados en los cambios dramáticos que se dan en la estructura comunitaria y en las densidades de especies de los hábitats africanos contemporáneos cuando la megafauna moderna se extingue, y en los pastizales modernos del ACG cuando el ganado y los caballos (y los incendios) son eliminados.

Las comunidades del ACG libres de megafauna del Pleistoceno fueron impactadas gradualmente por sus usuarios indígenas (por ejemplo, Titiz y Sanford 2007) e impactadas muy intensamente por cuatro siglos de brutalidad europea, antes de que se les permitiera, a eso de principios de 1985, comenzar el proceso de sucesión a través de múltiples siglos, para volver a algo. La biología tropical como la conocemos hoy en día esencialmente está basada por completo en nuestras percepciones de lo usual derivadas a través de la observación de las densidades de población, de las distribuciones de población, y de las estructuras comunitarias en este estado altamente perturbado. Ahora que el terreno del ACG se ha designado como un área silvestre conservada en perpetuidad, la sucesión generará, y ahora

está generando, densidades, distribuciones, y estructuras muy distintas y novedosas.

Una porción de este fenómeno es demostrada a través de los cambios conspicuos en la densidad de población (y ubicación micrográfica) de los organismos de bosque seco del ACG durante las últimas dos décadas de sucesión, más o menos comenzando con la eliminación de lo siguiente: los incendios hechos por el hombre, de la tala adicional de árboles, del ganado, y de la caza a mediados de la década de los ochenta (1980-1989). No importa cuál sea la localización dentro del ACG, existe una disminución general en el tamaño de muchas poblaciones de animales a través del bosque seco del ACG (y tal vez a través de los bosques adyacentes más mojados, pero las densidades ahí siempre han sido tan bajas que es mucho más difícil el poder detectar una disminución). No nos está claro cuánto de esto se debe al cambio climático, cuánto se debe a enfermedades introducidas, cuánto se debe a cambios sucesionales a través de la restauración forestal, cuánto se debe al ACG y a la insularidad de ecosistema específico, y cuánto se debe a la sinergia (o la falta de la misma) entre estas fuerzas mayores. Además, la cantidad de observaciones locales, detalladas, y a través de múltiples años que se necesitarán para poder entender “el porqué y el cómo,” es tan grande que no se logrará durante el período de vigencia de los grandes cambios sucesionales que están ocurriendo en este momento.

Tal vez la observación más fácil lo es la disminución conspicua en la densidad y en la ocupación de ecosistemas de muchas especies de plantas de bosque seco a la misma vez que los impactos humanos son fuertemente reducidos. Por ejemplo, entre las décadas de los sesenta y los ochenta (1960-1989), y presuntamente durante varios siglos antes de esto, el arbolito cornezuelo del bosque seco del ACG (*Acacia collinsii*,

conocido ahora como *Vachellia collinsii*) conocido con sus tres especies de hormigas de cornezuelo *Pseudomyrmex* (“*acacia-ants*”) (Belt 1985, Janzen 1983c) y mutualistas obligadas, eran plantas muy comunes en los pastizales, en interfaces entre los pastizales y el bosque, al lado de los caminos, y en lugares “naturalmente perturbados” tales como los claros en el bosque, derrumbes, barrancos, y acantilados. Hoy en día la densidad general de esta planta (y por lo tanto de sus colonias de hormigas) en el ACG no pasa de un 5% de lo que era hace unos 20 años. La población sobreviviente de cornezuelos tiene una proporción muy alta de individuos viejos muriendo de edad avanzada. Los cornezuelos juveniles son algo muy raro aún en lugares de perturbaciones naturales y en lugares de perturbaciones hechas por el hombre (lugares muchos de los cuales fueron colonizados previamente por el flujo de semillas de los lugares perturbados antropogénicamente; por ejemplo, Janzen 1983d). No será algo sorprendente si la planta se encuentra extinta (o casi extinta) en el ACG dentro de unos 50 años. La fuerte sombra creada por el dosel cerrado y ascendente, severamente debilita a las pocas *V. collinsii* que germinan y que son lo suficientemente afortunadas como para adquirir una colonia saludable de *Pseudomyrmex*. Esto mismo resultó ser el caso con el cornezuelo *Vachellia cornigera* en pedazos de bosque seco y pastizales como los de Guanacaste en Veracruz, México; Janzen 1967b. También puede haber una importante disminución en la densidad de los murciélagos que comen frutas (*Corollia perspicillata*, *Glossophaga soricina*) y en la de las urracas copetonas (*Calocitta formosa*). Todos estos animales fueron importantes dispersores de semillas para los cornezuelos (al igual que para muchas otras especies de plantas), cuando existía una enorme comunidad de lugares

frecuentemente perturbados, llenos de hierbas, de bejucos, de arbustos, y de árboles que daban frutas en el bosque seco del ACG.

Muchas otras especies de sucesión temprana del bosque seco del ACG están “sufriendo” la misma disminución en densidad que *Vachellia collinsii* está sufriendo – *Casearia corymbosa* (conocida en la literatura antigua como *Casearia nitida*), *Cochlospermum vitifolium*, *Senna pallida* (conocida como *Cassia biflora* en la literatura antigua, por ejemplo Janzen 1980), *Senna atomaria*, *Bauhinia unguolata*, *Mavaciscus arborea*, *Cayaponia recemosa*, *Ipomoea digitata*, *Sida acuminata*, *Byrsonima crassifolia*, *Sida* spp., *Vachellia farnesiana*, y hasta *Guazuma ulmifolia*. Sin embargo, el guácimo (*G. ulmifolia*) puede crecer a ser un árbol de unos 20 metros de altura y puede persistir en algunas áreas de sucesión de pastizal a bosque durante más de 100 años. Algunas de las especies que están desapareciendo eran especies directamente dependientes del ganado, de los caballos, y de las personas para poder mantenerse como una “población” en el bosque seco del ACG. Por ejemplo, *Enterolobium cyclocarpum* (árbol introducido, árbol nacional de Costa Rica y tocayo de la provincia de Guanacaste), *Crescentia alata*, *Spondias purpurea*, *Cassia grandis*, *Vachellia farnesiana*, y *Vachellia cornígera* (el cornezuelo de áreas más mojadas como en los márgenes del suampo de Palo Verde en Área de Conservación Tempisque, y hasta ahí puede haber sido introducida por el ganado traído de México hace varios siglos). Estos asociados de los pastizales son/eran tan omnipresentes a través del agropaisaje del bosque seco de Costa Rica que se piensa de ellos como si fuesen miembros característicos del bosque seco de la provincia de Guanacaste. Sin embargo, estas especies pueden desaparecer del bosque seco, en gran parte o en su totalidad,

en ausencia de una perturbación hecha por el hombre (probablemente como lo hicieron con la perturbación inicial de la extinción de la megafauna).

Generaciones futuras descubrirán cuales especies predominan en el bosque seco del ACG después de varios siglos de sucesión, y cuales especies se pierden por completo o se limitan a unos pocos lugares peculiares y perpetuamente perturbados (probablemente en los pendientes y en los barrancos empinados). Sin embargo, aún ahora es abundantemente claro el que los componentes de densidad y de estructura comunitaria de las interacciones de planta-animal serán muy distintos y novedosos una vez que el bosque seco del ACG vuelva a ser una comunidad relativamente “natural.” Por ejemplo, en la década de los ochenta (1980-1989) y aún más temprano era común el encontrar a grandes y saludables colonias de las tres especies de hormigas de cornezuelo, en cualquier hábitat del bosque seco del ACG, aunque existía cierto leve sesgo hacia *Pseudomyrmex flavicornis* ser más abundante en lugares muy insolados y *P. nigrocinctus* y *P. spinicola* ser más abundantes en el bosque joven sombreado. Cada una de estas tres especies probablemente fue la especie competitiva dominante en algún lugar de perturbación, de algún tipo en particular, ocurriendo de manera natural (por ejemplo, claros en el bosque en comparación a acantilados y derrumbes de tierra, en comparación a márgenes de corrientes de agua), pero las perturbaciones antropogénicas habían igualado el campo de juego ofreciéndole el pastizal sucio a todos. Hoy en día, el distintivo *P. flavicornis* negro, la especie más tolerante al sol y al calor, está casi extinta después de tres décadas de sucesión.

Un aspecto particularmente notable de sucesión de bosque seco después de una perturbación masiva, hecha por el hombre, lo es la reaparición de lenguas de tierra

intercaladas o de penínsulas de bosque más mojado y más siempreverde extendiéndose hacia fuera desde los bosques lluviosos siempreverdes colindando con el bosque seco del ACG en su margen oriental (Janzen 1986a, b). Sin embargo, simultáneamente, este fenómeno está siendo extinguido por el secamiento general del bosque seco del ACG, expresado en eventos tales como la desaparición, después de 1980, de “especies de bosque lluvioso y a veces de bosque seco” del Bosque Húmedo en el Sector Santa Rosa. Por ejemplo, los siguientes animales y las siguientes plantas estuvieron ahí pero ahora parecen faltar o casi faltar: *Anolis biporcatus*, *Ochroma lagopus*, *Ceiba pentandra*, *Banara guianensis*, *Piper marginatum*, *Piper psilorhachis* [antes conocida como *P. amalago*], *Cecropia obtusifolia*, *Trema micrantha*, *Muntingia calabura*, *Vismia baccifera*, *Phaenostictus mcleannani*, *Herpetotheres cachinnans*, *Chromacris colorata*, *Biblis hyperia*, *Nasutitermes sp.*, *Iguana iguana*, *Nyctomys nyctomys*, *Dasytus novemcinctus*, y *Didelphis virginiana*.

Conclusión

Con esa triste nota terminamos este discurso sobre algunas características salientes del bosque seco del ACG y de sus ecosistemas más mojados y más frescos e inmediatamente adyacentes. La biología del ecosistema de bosque seco del ACG merece tratarse con un libro de un volumen masivo, y con una página web masiva con imágenes y descripciones; una ya ha germinado (<http://www.acguanacaste.ac.cr> y vea también a <http://www/gdfcf.org>). Sin embargo, en la urgencia de tomar pasos de conservación para asegurar el que la mayor cantidad del ACG todavía esté con nosotros dentro de un milenio, la mayoría de esa documentación y análisis ha tenido que esperar. Si gastamos nuestras energías y

esfuerzos en esa tarea más agradable y más académica, entonces nos daremos la vuelta algún día y encontraremos que lo que hemos documentado ya ha desaparecido. Pero, si no logramos describirlo y hacerlo disponible a toda la sociedad, también desaparecerá.

Reconocimientos

Este ensayo y la información contenida en él han sido apoyados por el personal y por los parataxónomos del Área de Conservación Guanacaste (ACG) y por las ideas y la información de cientos de naturalistas, ecólogos, y taxónomos, así como por más de 9500 donantes al ACG, privados y gubernamentales, y por 45 años de generoso apoyo de nuestras investigaciones científicas y de estos esfuerzos de conservación por parte de National Science Foundation (Fundación Nacional de Ciencias, EEUU), Wege Foundation (Fundación Wege, EEUU) el Gobierno de Canadá, Biodiversity Institute of Ontario (Instituto de Biodiversidad de Ontario, Canadá), JRS Biodiversity Foundation (Fundación de Biodiversidad JRS, EEUU), Permian Global, University of Pennsylvania (Universidad de Pennsylvania, EEUU), y donantes privados muy generosos.

Referencias

- Adler, R.F., and G. Gu. 2007. Long-term increase in rainfall seen in tropics. https://www.nasa.gov/centers/goddard/news/topstory/2007/rainfall_increase.html
- Allen, W.H. 1988. Biocultural restoration of a tropical forest. *BioScience* 38(3): 156- 61.
- Allen, W.H. 2001. *Green Phoenix: Restoring the tropical forests of Guanacaste, Costa Rica*. New York: Oxford University Press. 301 pp.
- Belt, T. 1985. *The Naturalist in Nicaragua*. Chicago: University of Chicago Press. 403 pp. Reprint of 1874 publication.
- Bullock, S.H., H.A. Mooney, and E. Medina, eds. 1995. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press. 450 pp.
- Clark, W.E. 1992. The *Anthonomus marmoratus* species group (Coleoptera: Curculionidae). *Transactions of the American Entomological Society* 118: 129- 45.
- Cody, S, J.E. Richardson, V. Rull, C. Ellis, and R.T. Pennington. 2010. The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecogeography* 33:326-322.
- Daubenmire, R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Mees.) in derived savannah in northwestern Costa Rica. *Journal of Applied Ecology* 9:11-13.
- Dirzo, R. H.S. Young, H.A. Mooney, and G. Ceballos, eds. 2011. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Washington, DC: Island Press. 392 pp.
- Doubleday, C.W. 1886. *Reminiscences of the Filibuster War in Nicaragua*. New York: G.P. Putnam's Sons.
- Durham, W.H. 1979. *Scarcity and Survival in Central America: Ecological Origins of the Soccer War*. Stanford: Stanford University Press. 232 pp.
- Government of Costa Rica. 1998. Área de Conservación Guanacaste: Nomination for inclusion in the World Heritage List of natural properties. Submitted to UNESCO, July 1, 1998. 38 pp.
- Graham, A. 2003. Historical phytogeography of the Greater Antilles. *Brittonia* 55: 357-83.
- Haber, W.A., and R.D. Stevenson. 2004. Diversity, migration, and conservation of butterflies in northern Costa Rica. In G.W. Frankie, A. Mata, and S.B. Vinson, eds., *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a Seasonal Dry Forest*, 99-114. Berkeley: University of California Press.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). In A. Estrada and T. Fleming, eds., *Frugivores and Seed Dispersal*, 285-304. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers.
- Hays, S.T., and S. Conant. 2007. Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 1. A worldwide review of effects of the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus* (Carnivora, Herpestidae). *Pacific Science* 4(January): 1- 16.
- Hoernle, K., P. van den Bogaard, R. Weerner, B., Lissinna, F. Hauff, G. Alvarado, and D. Garbe-Schonberg. 2002. Missing history (16-71 Ma) of the Galapagos hotspot: implications for the tectonic and biological evolution of the Americas. *Geology* 30: 795-98.
- Holloway, M. 2006. Democratizing taxonomy. *Conservation in Practice* 7(2): 14-21.
- Hunt, J.H., R.J. Brodie, TP. Carithers, P.Z. Goldstein, and D.H. Janzen. 1999. Dry season migration by Costa Rican lowland paper wasps to high elevation cold dormancy sites. *Biotropica* 31(1): 192-96.
- Iturralde-Vincent, M.A., and R.D.E. MacPhee. 1999. Paleogeography of the Caribbean Region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- Jackson, J.B.C., and L. D'Croz. 1998. The ocean divided. In A.G. Coates, ed., *Central America: A Natural and Cultural History*, 38- 71. New Haven: Yale University Press.
- Jamison, J.C. 1909. *With Walker in Nicaragua, or Reminiscences of an Officer of the American Phalanx*. Columbia, MO: E.W. Stevens Publishing Company. 181 pp.
- Janzen, D.H. 1967a. Synchronization of sexual reproduction of trees with the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-37.
- Janzen, D.H. 1967b. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia comigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *University of Kansas Science Bulletin* 47: 315-558.
- Janzen, D.H. 1967c. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* 101: 233-49.
- Janzen, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83: 48-53.
- Janzen, D.H. 1975. Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. *Science* 189: 145-47.
- Janzen, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. In P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman, eds., *Tropical Trees as Living Systems*, 83-128. New York: Cambridge University Press.
- Janzen, D.H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *Journal of Ecology* 68: 929-52.
- Janzen, D.H. 1981a. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62: 593-601.
- Janzen, D.H. 1981b. Guanacaste tree seed-swallowing by Costa Rican range horses. *Ecology* 62: 587-92.
- Janzen, D.H. 1982a. Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents. *Oikos* 38: 150-56.

- Janzen, D.H. 1982b. How and why horses open *Crescentia alata* fruits. *Biotropica* 14: 149-52.
- Janzen, D.H. 1982c. Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. *Animal Behaviour* 30: 483- 89.
- Janzen, D.H. 1982d. Cenizero tree (Leguminosae: *Pithecellobium saman*) delayed fruit development in Costa Rican deciduous forests. *American Journal of Botany* 69: 1269-76.
- Janzen, D.H. 1983a. The Pleistocene hunters had help. *American Naturalist* 121: 598-99.
- Janzen, D.H. 1983b. Insects. In D.H. Janzen, ed., *Costa Rican Natural History*, 619-45. Chicago: University of Chicago Press.
- Janzen, D.H. 1983c. *Pseudomyrmex ferruginea* (Hormiga del Cornizuelo, Acacia ant). In D.H. Janzen, ed., *Costa Rican Natural History*, 762-64. Chicago: University of Chicago Press.
- Janzen, D.H. 1983d. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Dikos* 41: 402-10.
- Janzen, D.H. 1984a. Weather-related color polymorphism of *Rothschildia lebeau* (Satu rniidae). *Bulletin of the Entomological Society of America* 30(2): 16-20.
- Janzen, D.H. 1984b. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist* 123: 338-53.
- Janzen, D.H. 1985a. On ecological fitting. *Dikos* 45: 308-10.
- Janzen, D.H. 1985b. *Spondias mombin* is culturally deprived in megafauna-free forest. *Journal of Tropical Ecology* 1: 131-55.
- Janzen, D.H. 1986a. Blurry catastrophes. *Dikos* 47: 1-2.
- Janzen, D.H. 1986b. Lost plants. *Dikos* 46: 129-31.
- Janzen, D.H. 1986c. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what Where. In A. Estrada and T.H. Fleming, eds., *Frugivores and Seed Dispersal*, 251-71. Dordrecht, Holland: Dr. W. Junk Publishers.
- Janzen, D.H. 1987. How moths pass the dry season in a Costa Rican dry forest. *Insect Science and Its Application* 8: 489-500.
- Janzen, D.H. 1988a. Guanacaste National Park: tropical ecological and biocultural restoration. In J.J. Cairns, ed., *Rehabilitating Damaged Ecosystems*, Vol. II. 143-92. Boca Raton, FL: CR Press.
- Janzen, D.H. 1988b. Buy Costa Rican beef. *Dikos* 51: 257-58.
- Janzen, D.H. 1988c. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 105-16.
- Janzen, D.H. 1988d. Complexity is in the eye of the beholder. In F. Almeda and C.M. Pringle, eds., *Tropical Rainforests: Diversity and Conservation*, 29- 51. San Francisco: California Academy of Science and AAAS.
- Janzen, D.H. 1988e. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. In E.O. Wilson, ed., *Biodiversity*, 130-37. Washington, DC: National Academy Press.
- Janzen, D.H. 1988f. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* 20: 120-35.
- Janzen, D.H. 1988g. The migrant moths of Guanacaste. *Orion Nature Quarterly* 7: 38-41.
- Janzen, D.H. 1996. Prioritization of major groups of taxa for the All Taxa Biodiversity Inventory (ATBI) of the Guanacaste Conservation Area in northwestern Costa Rica, a biodiversity development project. *ASC Newsletter* 24(4): 45, 49-56.
- Janzen, D.H. 1998. Conservation analysis of the Santa Elena property, Peninsula Santa Elena, northwestern Costa Rica. Report to the Government of Costa Rica, Área de Conservación Guanacaste, ACG, Costa Rica. 129 pp. + 4 Appendices.
- Janzen, D.H. 2000a. Costa Rica's Área de Conservación Guanacaste a long march to survival through non-damaging biodevelopment. *Biodiversity* 1(2): 7-20.
- Janzen, D.H. 2000b. Ingredientes esenciales de un enfoque por ecosistemas para la conservación de la biodiversidad de las áreas silvestres tropicales. Address to SBSTTA for COP 5, CBD, Montreal, Feb 1, 2000. <http://www.mesoamerica.org.mx/Janzen2.htm>.
- Janzen, D.H. 2001. Latent extinctions-the living dead. In S.A. Levin, ed., *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 3, 689-99. New York: Academic Press.
- Janzen, D.H. 2002. Tropical dry forest: Área de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica. In M.R. Perrow and A.J. Davy, eds., *Handbook of Ecological Restoration*, Vol. 2, *Restoration in Practice*, 559-83. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Janzen, D.H. 2004. Ecology of dry forest wild land insects in the Área de Conservación Guanacaste. In G.W. Frankie, A. Mata, and S.B. Vinson, eds., *Biodiversity Conservation in Costa Rica*, 80-96. Berkeley: University of California Press.
- Janzen, D.H. 2005. How to conserve wild plants? Give the world the power to read them. Forward in G. Krupnick and J. Kress, eds., *Plant Conservation: A Natural History Approach*. Chicago: University of Chicago Press. 346 pp.
- Janzen, D.H., M. Hajibabaei, J.M. Burns, W. Hallwachs, E. Remigio, and P.D.N. Hebert. 2005. Wedding biodiversity inventory of a large and complex Lepidoptera fauna with DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360(1462): 1835- 46.
- Janzen, D.H., and W. Hallwachs. 2011a. Philosophy,

- navigation and use of a dynamic database ("ACG Caterpillars SRNP") for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Área de Conservación Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica. <http://janzen.sas.upenn.edu>.
- Janzen, D.H., and W. Hallwachs. 2011b. Joining inventory by parataxonomists with DNA barcoding of a large complex tropical conserved wildland in northwestern Costa Rica. *PLOS ONE* 6(8): e18123. doi:10.1371/journal.pone.0018123.
- Janzen, D.H., W. Hallwachs, P. Blandin, J.M. Burns, J. Cadiou, I. Chacon, T. Dapkey, A.R. Deans, M.E. Epstein, B. Espinoza, J.G. Franclemont, W.A. Haber, M. Hajibabaei, J.P.W. Hall, P.D.N. Hebert, I.D. Gauld, O.J. Harvey, A. Hausmann, I. Kitching, D. Lafontaine, J. Landry, C. Lemaire, J.Y. Miller, J.S. Miller, L. Miller, S.E. Miller, J. Montero, E. Munroe, S. Rab Green, S. Ratnasingham, J.E. Rawlins, R.K. Robbins, J.J. Rodriguez, R. Rougerie, M.J. Sharkey, M.A. Smith, M.A. Solis, J.B. Sullivan, P. Thiaucourt, D.B. Wahl, S.J. Weller, J.B. Whitfield, K.R. Willmott, D.M. Wood, N.E. Woodley, and J.J. Wilson. 2009. Integration of DNA barcoding into an ongoing inventory of complex tropical biodiversity. *Molecular Ecology Resources* 9(Suppl. 1): 1-26. doi: 10.1111/j.1755-0998.2009.02628.x.
- Janzen, D.H., W. Hallwachs, J.M. Burns, M. Hajibabaei, C. Bertrand, and P.D.N. Hebert. 2011. Reading the complex skipper fauna of one tropical place. *PLOS ONE* 6(8): e19874. doi: 10.1371/journal.pone.0019874.
- Janzen, D.H., and P.S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19-27.
- Johnson, K.P., and J.D. Weckstein. 2011. The Central American land bridge as an engine of diversification in New World doves. *Journal of Biogeography* 38: 1069-76. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02501.x.
- Kempton, K.A. 1997. Geologic evolution of the Rincón de la Vieja volcanic complex, northwestern Costa Rica. PhD diss., University of Texas at Austin. 189 pp.
- Kerr, R.A. 2007. Mammoth killer impact gets mixed reception from earth scientists. *Science* 316: 1264-65.
- Logan, W.B. 2005. *Oak: the frame of civilization*. New York: W.W. Norton. 320 pp.
- Marshall, L.G., S.D. Webb, J.J. Sepkoski, and D.M. Raup. 1982. Mammalian evolution and the great American interchange. *Science* 215: 351-57.
- Martin, P.S., 1973. The discovery of America. *Science* 179: 969-74.
- Miller, J.C., D.H. Janzen, and W. Hallwachs. 2006. *100 Caterpillars*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 264 pp.
- Miller, J.C., D.H. Janzen, and W. Hallwachs. 2007. *100 Butterflies and Moths*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 256 pp.
- Miller, K.R. 1980. Planificación de parques nacionales para el ecodesarrollo en Latinoamérica. Madrid: Fundación para la Ecología y la Protección del Medio Ambiente. 500 pp.
- Murphy, P.G., and A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Parsons, U. 1983. Beef cattle (*ganado*). In D.H. Janzen, ed., *Costa Rican Natural History*, 77-79. Chicago: University of Chicago Press.
- Pennington, R.T., G.P. Lewis, and J.A. Ratter, eds. 2006. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests*. Systematics Association Special Volume Series 69. Boca Raton, FL: CRC Press. 484 pp.
- Rich, P.V., and T.H. Rich. 1983. The Central American dispersal route: biotic history and paleogeography. In D.H. Janzen, ed., *Costa Rican Natural History*, 12-34. Chicago: University of Chicago Press.
- Ripple, W.J., and B. Van Valkenburgh. 2010. Linking top-down forces to the Pleistocene megafaunal extinctions. *BioScience* 60: 516-26.
- Sachs, J.P., and C.L. Myhrvold. 2011. A shifting band of rain. *Scientific American* 304: 60-65.
- Shane, D.R. 1986. *Hoofprints on the Forest: Cattle Ranching and the Destruction of Latin America's Tropical Forests*. Philadelphia: Philadelphia Institute for the Study of Human Issues. 159 pp.
- Teixeira de Moraes, M.L., and A.M. Sebbenn. 2011. Pollen dispersal between isolated trees in the Brazilian savannah: a case study of the neotropical tree *Hymenaea stigonocarpa*. *Biotropica* 43: 192-99.
- Thomas, C.D. 2011. Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 216-21.
- Titiz, B., and R.L. Sanford. 2007. Soil charcoal in tropical old-growth forest from the Continental Divide to sea level. *Biotropica* 39(6): 673-82.
- Tournon, J., and G. Alvarado. 1997. Carte géologique du Costa Rica/ Mapa geológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica. 79 pp. + map.
- Wald, M.L. 2012. Turning wood chips into gasoline. *New York Times* blog (November 8, 2012). 1 p.
- Wallace, D.R. 1992. *The Quetzal and the Macaw: The Story of Costa Rica's National Parks*. San Francisco: Sierra Club Books. 222 pp.
- Wallace, D.R. 1997. *The Monkey's Bridge: Mysteries of Evolution in Central America*. San Francisco: Sierra Club Books. 277 pp.
- Walter, K.S., and H.J. Gillett. 1998. *The 1997 IUCN Red List of Threatened Plants*. Cambridge: IUCN (World

- Conservation Union) and WCMC (World Conservation Monitoring Centre).
- Weissberg, A. 2001. *Nicaragua: An Introduction to the Sandinista Revolution*. New York: Pathfinder Press. 45 pp.
- Wells, W.V. 1856. *Walker's Expedition to Nicaragua: A History of the Central American War*. New York: Stringer and Townsend. 316 pp.
- Wight, S. F. 1860. *Adventures in California and Nicaragua in Rhyme: A Truthful Epic*. Boston: Alfred Mudge & Son. 84 pp.
- Zelenitsky, O.K., F. Therrien, G.M. Erickson, C.L. DeBuhr, Y. Kobayashi, D.A. Eberth, and F. Hadfield. 2012. Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins. *Science* 338:510-13.