

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

C A T I E

PROGRAMA EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN

Caracterización de la iluminación de micrositios de regeneración de 14 especies arbóreas en un bosque húmedo intervenido en Costa Rica, y el efecto de la intervención sobre la abundancia de la regeneración natural

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico de Postgrado y Capacitación del Programa de Enseñanza en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar el grado de

Magister Scientiae

por:

Juan Clemente Díaz Gonzales

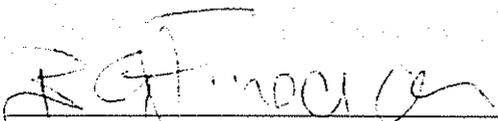
Turrialba, Costa Rica

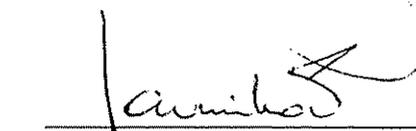
1995

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Jefatura del Area de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

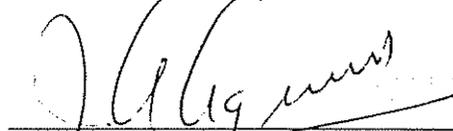
MAGISTER SCIENTIAE

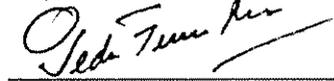
FIRMANTES:

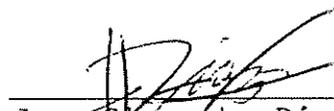

Bryan Finegan, Ph.D.
Profesor Consejero


Daniel Marmillo, Ph.D.
Miembro Comité Asesor


José Joaquín Campos, Ph.D.
Miembro Comité Asesor


Juan Antonio Aguirre, Ph.D.
Jefe Area de Postgrado


Pedro Ferreira, Ph.D.
Director, Programa de Enseñanza


Juan Clemente Díaz González
Candidato

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento al Dr. Bryan G. Finegan por su valioso asesoramiento y constante apoyo como profesor consejero durante los cursos de la maestría, el desarrollo del anteproyecto y todo el trabajo de tesis.

A los demás miembros del comité de tesis, Drs. Daniel Marmillod, José Joaquín Campos, por sus contribuciones en la elaboración de la tesis, y al Dr. Cesar Sabogal por sus aportes en la elaboración del anteproyecto y como antiguo miembro de comité.

A mis compañeros Norma Vera y Luis Diego Delgado, con quienes intercambiamos opiniones, conocimientos y compartimos la experiencia de trabajar en el bosque.

A los Srs. Vicente Herra, Jorge Jimenez, Marvin Gomez, Jorge Arias, Por su desinteresado y eficaz desempeño en el trabajo de campo y por su contribución al conocimiento de las plantas y el bosque de la Tirimbina. A Grace Saenz, Alvaro Chavez, y a los demás miembros del Proyecto CATIE-COSUDE.

Al Dr. Pedro Ferreira por su asesoramiento en el análisis multivariado, a Johnny Perez y Gustavo Lopez por su contribución en el procesamiento de los datos, a los demás miembros del centro de cómputo, A todos los miembros de Postgrado y todo el personal de la Biblioteca Orton.

A Ulrike Wagner por su apoyo y por sus revisiones al manuscrito, a Alex Tineo y la familia Arze, a mis compañeros de la maestría y a las demás personas que contribuyeron a terminar la tesis.

Mi enorme agradecimiento al gobierno del Reino de los Países Bajos, con cuya contribución fue posible realizar mis estudios de maestría en el CATIE.

A MI MADRE,
A MIS HERMANOS,
A LA MEMORIA DE MI PADRE.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	iii
DEDICATORIA	iv
CONTENIDO	v
LISTA DE CUADROS	vii
LISTA DE FIGURAS	x
RESUMEN	xi
SUMMARY	xiii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Criterios de clasificación de especies forestales	3
2.1.1 Estrategias de selección r y K	3
2.1.2 Temperamento de árboles tropicales	5
2.1.3 Concepto de gremio	10
2.1.4 Variación de historias de vida	12
2.2 Factores utilizados en la clasificación de especies forestales	14
2.2.1 Requerimientos de iluminación	14
2.2.2 Características de las semillas y biología reproductiva	18
2.2.3 Tasas de crecimiento y arquitectura	20
2.2.4 Ambiente de regeneración	21
2.3 Conclusiones	24
3. METODOLOGÍA	28
3.1 Ubicación y descripción del área de estudio	28
3.2 Evaluaciones de los individuos de regeneración natural	31

3.2.1 Selección de especies	31
3.2.2 Identificación de las especies	31
3.2.3 División de renovales en clases de tamaño	33
3.2.4 Evaluación de la regeneración natural	34
3.2.4.1 Caracterización de la iluminación del micrositio de regeneración	34
3.2.4.2 Censos y mediciones de la regeneración natural	37
3.3 Análisis de procedimientos estadísticos	38
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	41
4.1 Patrones de abundancia de la regeneración	41
4.2 Microhábitat de la regeneración	46
4.2.1 Índice de iluminación de copa	46
4.2.2 Fase de bosque o ciclo de regeneración	58
4.3 Coeficiente de elongación	61
4.4 Definición de gremios : análisis multivariado	66
4.4.1 Curvas de distribución de microhábitats	66
4.4.2 Asignación de gremios con análisis discriminante canónico	71
4.4.3 Análisis de correlación de la variables empleadas en la clasificación de gremios	76
5. CONCLUSIONES	80
6. RECOMENDACIONES	83
7. LITERATURA CONSULTADA	84
8. ANEXOS	

Lista de Cuadros

en el texto :		Pag.
Cuadro 1	Especies seleccionadas para el estudio. El código entre paréntesis indica el número de colección de las muestras depositadas en el Herbario Nacional de Costa Rica y en el herbario del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales	32
Cuadro 2	Valores de iluminación de la copa y definiciones (Dawkins y Field, 1978; modificada por Clark y Clark, 1987).	35
Cuadro 3	Abundancia de la regeneración de las especies por tipo de bosque en la clase de tamaño latizal bajo (2), y significancia de la prueba Kruskal-Wallis entre tipos de bosque.	42
Cuadro 4	Abundancia de la regeneración de los gremios ecológicos subjetivos preliminares (Finegan, com. pers.) entre tipos de bosque, la significancia de la prueba Kruskal-Wallis. >0.05 .	45
Cuadro 5a	Bosque con liberación. Ordenación de las especies por su iluminación mediante agrupaciones efectuadas con la prueba Duncan (obtenidas por ranqueo de medianas de iluminación de copas, $\alpha = 0.05$, medianas de iluminación de copas obtenidas por interpolación; Zokal et al, 1981). () número de individuos evaluados	47
Cuadro 5b	Bosque aprovechado. Ordenación de las especies por su iluminación mediante agrupaciones efectuadas con la prueba Duncan (obtenidas por ranqueo de medianas de iluminación de copas, $\alpha = 0.05$, medianas de iluminación de copas obtenidas por interpolación; Zokal et al, 1981). () número de individuos evaluados	48
Cuadro 5c	Bosque primario. Ordenación de las especies por su iluminación mediante agrupaciones efectuadas con la prueba Duncan (obtenidas por ranqueo de medianas de iluminación de copas, $\alpha = 0.05$. Medianas de iluminación de copas obtenidas por interpolación; Zokal et al, 1981). () número de individuos evaluados.	49

Cuadro 6	Comparación de proporciones (en negritas) de tipos de iluminación entre tipos de bosque, prueba Kruskal - wallis. La luz baja fué obtenida por agrupación de los valores de iluminación de copas 1, 1.5; la luz media agrupando los valores 2 y 2.5; la luz media agrupando los valores 2 y 2.5; la luz alta agrupando los valores 3, 4 y 5 de iluminación de copa.	57
Cuadro 7	Comparación de abundancias (N) de fase de bosque entre tipos de bosque, prueba Kruskall-Wallis. Significancia 5%. Fases de bosque : 1 =claro, 2 =Reconstrucción, 3 =Madura.	60
Cuadro 8	Comparación de proporciones (%) de fases de bosque por Parcela entre tipos de bosque, prueba Kruskall-Wallis. significancia 5%. Fases de bosque: 1 =Claro, 2 =Reconstrucción, 3 =Madura.	60
Cuadro 9	Coefficientes de Pearson para la correlación entre el coeficiente de elongación medio por especie y clase de tamaño. * Valores faltantes calculados por regresión.	63
Cuadro 10	Coefficientes de elongación para iluminación oblicua (incluye índices de iluminación de copas 1, 1.5, 2.0 y 2,5; Cuadro 2), y para iluminación vertical (incluye índices de iluminación de copas 3 , 4 y 5; Cuadro 2). En las clases de tamaño latizal bajo y latizal alto. y cociente entre iluminación vertical e iluminación oblicua para las clases de tamaño latizal bajo y latizal alto.	65
Cuadro 11	Agrupación de las especies en gremios ecológicos mediante análisis discriminante con eliminación de grupos de variables, * Observación reclasificada.	74
Cuadro 12	Coefficientes de correlación de Pearson de las variables analizadas, los números entre parentesis indican la significancia de la variable	77

en el anexo :

- Cuadro 13 Clase brinzal. Abundancia de la regeneración de las especies por tipo de bosque o intensidad de intervención, y la significancia de la prueba Kruskal-Wallis entre tipos de bosque. Existen diferencias significativas si Probabilidad $|Z| \leq 0.05$
- Cuadro 14 Clase latizal alto. Abundancia de la regeneración de las especies por tipo de bosque o intensidad de intervención, y la significancia de la prueba Mann-Whitney entre el tipo de bosque testigo y primario. Existen diferencias significativas si Probabilidad $|Z| \leq 0.05$
- Cuadro 15 Clase fustal. Abundancia de la regeneración de las especies por tipo de bosque o intensidad de intervención, y la significancia de la prueba Mann-Whitney entre el tipo de bosque testigo y primario. Existen diferencias significativas si Probabilidad $|Z| \leq 0.05$
- Cuadro 16 Variables con sus valores, utilizadas en el análisis discriminante canónico.

Lista de figuras :	pag.
Fig. 1 Ubicación de la zona de estudio y la representación de Costa rica (recuadro inserto). Adaptado de petrucci, 1991.	29
Fig. 2 Indices de iluminación de copas. Adaptado de Hutchinson (1992). Iluminación oblicua únicamente, incluye: Alta iluminación lateral (2.5), Iluminación lateral media (2.0), iluminación lateral baja (1.5).	36
Fig 3 Agrupación de las especies en gremios ecológicos según la distribución de sus clases de tamaño en el microhábitat de iluminación (Clark y Clark, 1992). los números indican las clases de tamaño, código de las especies en el Cuadro 1.	68

DIAZ G., J. 1995. Caracterización de la iluminación de micrositios de regeneración de 14 especies arbóreas en un bosque húmedo intervenido en Costa Rica, y el efecto de la intervención sobre la abundancia de la regeneración natural. Tesis M.Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 91 p.

PALABRAS CLAVES : Gremios ecológicos, regeneración natural, iluminación de copas, brinzales, latizales, fustales, intolerantes, heliófitas, tolerantes, tratamientos silviculturales, bosque primario, bosque intervenido, refinamiento, liberación, fase de bosque, coeficiente de elongación, micrositio de regeneración, análisis multivariado.

RESUMEN

Los principales objetivos de esta investigación tuvieron como fines: clasificar 14 especies forestales en gremios ecológicos en función de los requerimientos de luz en sus micrositios de regeneración, y evaluar los efectos de los distintos grados de intervención silvicultural en la abundancia de la regeneración natural.

El estudio se realizó en un bosque tropical húmedo premontano, transición a basal, sobre una superficie efectiva de nueve hectáreas, correspondiendo tres hectáreas por tratamiento. Los tratamientos fueron: bosque aprovechado con refinamiento-liberación, bosque aprovechado y bosque primario.

Por pruebas estadísticas no paramétricas, se pudo verificar que la intensidad de intervención tuvo efecto en el aumento de la regeneración sólo en pocas especies. Este efecto sólo fué notable en la clase de tamaño que corresponde a aquella que se regeneró poco después de la intervención. Otra probable causa de percibir diferencias entre pocas especies sea la alta variabilidad de la abundancia entre parcelas dentro de las intensidades de intervención. Cuando las especies fueron agrupadas en gremios, recién se pudo comprobar el efecto del tipo de bosque en la abundancia de la regeneración, también sólo en las clases de tamaño menores, correspondientes a los individuos de las clases de tamaño regenerados después de la intervención.

Las otras variables tomadas en cuenta en la regeneración natural fueron: un índice de iluminación de copa, proporción en fase de bosque de claro o reconstrucción y coeficiente de elongación, para cada una de las cuatro clases de tamaño; cuando estas variables fueron analizadas por separado, fué difícil visualizar tendencias o formación de grupos de especies.

Mediante análisis multivariado, primero de las curvas de distribución de microhábitats y posteriormente por análisis discriminante canónico, se reclasificaron las especies en cuatro gremios ecológicos resultantes del estudio, siendo estos: heliófitas A, heliofitas B, intermedias y tolerantes. En el primer análisis se consideraron las variables de mediana del índice de iluminación de copa y proporción de fase de bosque, para cada una de las cuatro clases de tamaño. En el análisis discriminante canónico además se incluyeron las variables de abundancia y coeficiente de elongación para cada clase de tamaño igual que diámetros máximos y presencia en el banco de semillas para un total de 18 variables.

Finalmente con un análisis de correlación, se encontró que los grupos de variables de mediana del índice de iluminación de copa y proporción de fase de bosque, son los que contribuyen más a la agrupación de las especies en gremios ecológicos, confirmando la validez del análisis de las curvas de preferencias de micrositios.

Las especies consideradas para el estudio fueron:

***Apeiba membranacea*, *Calophyllum brasiliense*, *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*, *Croton killipianus*, *Laetia procera*, *Pentaclethra macroloba*, *Qualea paraense*, *Rollinia microsepala*, *Simarouba amara*, *Tapirira guianensis*, *Virola koschnyii*, *Virola sebífera*.**

DIAZ G., J. 1995. Characterization of the illumination of the regeneration microsites of 14 tree species in an intervened humid forest in Costa Rica and the effect of intervention on the abundance of natural regeneration. Master's thesis, Turrialba, C.R., CATIE. 91 p.

KEYWORDS : Ecological guilds, natural regeneration, crown illumination, saplings, poles, shade intolerant, heliophytes, shade tolerants, silvicultural treatments, primary forest, refinement, liberation, forest phase, elongation coefficient, regeneration microsite, multivariate analysis

SUMMARY

The principle objectives of this investigation were: to classify 14 forest species in terms of ecological guilds as a function of light requirements in their regeneration microsites, and to evaluate the effects of distinct levels of silvicultural intervention in the abundance of natural regeneration.

The study took place in Premontane Tropical Rainforest, at the transition point to Lowland Rainforest, in an area of nine hectares, three hectares corresponding to each treatment. The treatments were: harvested forest with refinement-liberation, harvested forest and primary forest.

By non-parametric statistical tests, it was verified that the intensity of intervention had the effect of increasing the regeneration of only a few species. This effect was only notable in the size class corresponding to that which regenerated shortly after the intervention. Another probable cause for the preception of differences between few species is the high variability in abundance between plots within the intensities of intervention. When the species were grouped in guilds, it was possible to compare the effects of the type of forest on the abundance of regeneration, also only in small size classes, corresponding to the individuals of size class regenerated after the intervention.

The other variables taken into account in the natural regeneration were: crown illumination index, proportion of forest in gap or reconstruction phase, and elongation coefficient, for each of the four size classes; when these variables were analysed separately, it was difficult visualise tendencies or the formation of groups of species.

By multivariate analysis, first by microhabitat distribution curves and later by discriminant canonical analysis, the species of four ecological guilds were reclassified as the following: heliophytes A, heliophytes B, intermediates and tolerant. The first analysis considered the variables of the median of the crown illumination index and the proportion in each forest phase, for each of the four size classes. Also included in the discriminant canonical analysis, were the variables of abundance and coefficient of elongation for each size class, equal to maximum diameters and presence in the seed bank for a total of 18 variables.

Finally with a correlation analysis, it was found that median variables for the crown illumination index and proportion in forest phases, contribute most to the grouping of the species into ecological guilds, confirming the validity of microsite preference curve analysis.

The species considered in the study were:

Apeiba membranacea, *Calophyllum brasiliense*, *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*, *Croton killipianus*, *Laetia procera*, *Pentaclethra macroloba*, *Qualea paraense*, *Rollinia microsepala*, *Simarouba amara*, *Tapirira guianensis*, *Viola koschnyi*, *Viola sebifera*.

1. INTRODUCCIÓN

La clasificación de las especies forestales con similares comportamientos ecológicos es una de las principales herramientas silviculturales. Existen muchos intentos de clasificación basados en distintos conceptos ecológicos, por lo que es difícil encontrar consenso respecto a cuales deben ser los factores más importantes a tener en cuenta en las agrupaciones, debiendo dejarse de lado aspectos subjetivos, aunque algunos autores como Oldeman y van Dijk (1991), se cuestionan si solamente los factores medibles deben tomarse en cuenta en las agrupaciones. Sin embargo utilizar factores cuantitativos parece seguir siendo la única vía posible, ya que aún no es factible otra forma de comparación entre especies y ecosistemas separados.

Finegan (1993) considera que se deben tomar en cuenta los factores biológicos y ecológicos más importantes para la definición de los grupos. El concepto ecológico que toma en cuenta los recursos limitantes principales es el gremio. Un gremio se define como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos del ambiente de manera similar y que se solapan significativamente en sus requerimientos de nicho (Root, 1967).

Siendo la luz el principal recurso limitante para los bosques tropicales húmedos, sin embargo las estimaciones de su empleo por los árboles en el bosque generalmente han sido indirectas, como las interpretaciones de las curvas de distribuciones diamétricas, o las formas y velocidad de crecimiento. Aunque existen métodos precisos de mediciones de iluminación y fotosíntesis, estos sólo pueden aplicarse a una parte muy limitada de la copa de los árboles y en individuos de dimensiones menores; así se gana en precisión pero se pierde en

representatividad. Por ello el empleo de estimaciones directas de la luz que incide en las copas podría ser ventajoso al permitir estimar la cantidad total sobre toda la copa de cada individuo en particular .

La integración de muchas variables en un análisis multivariado permite realizar agrupaciones de una forma más objetiva, también permite discernir cuáles grupos de variables son las que explican mejor la formación de grupos.

El objetivo general del presente trabajo consistió en evaluar las condiciones de iluminación del micrositio de regeneración de las 14 especies seleccionadas. Y así agruparlas dentro de gremios ecológicos.

Los objetivos específicos fueron :

1. evaluar el efecto de la intervención silvicultural en la abundancia de las especies y gremios ecológicos;
2. diferenciar preferencias de iluminación para el establecimiento de las especies, como una respuesta al grado de intervención silvicultural;
3. encontrar relaciones entre los coeficientes de elongación de las diferentes especies y los gremios ecológicos a los que pertenecerían estas especies;
4. caracterizar los gremios ecológicos en función de las diferencias de iluminación en los micrositios de regeneración, mediante el análisis de curvas de preferencias de microhábitats de regeneración; y
5. agrupar las especies en gremios ecológicos mediante el análisis multivariado de las variables que afectan el micrositio de regeneración.

2. ANTECEDENTES

2.1 Criterios de clasificación de especies forestales

El interés existente por la agrupación de las especies de árboles, proviene de distintos sectores. En la silvicultura y la ecología forestal, el comportamiento de los árboles siempre ha sido considerado de suma importancia, debido a que los bosques son definidos por sus árboles (Oldeman y van Dijk, 1991).

Este interés ha devenido en la clasificación según distintos puntos de vista, dado que la complejidad de las interrelaciones y sus adaptaciones entre los organismos permite diversos análisis.

Estas clasificaciones que en muchos casos coinciden, se pueden considerar que están basadas en cuatro conceptos, que resultan similares si se les observa muy superficialmente, pero tienen diferentes puntos de partida en su análisis, estos conceptos son : gremios ecológicos, temperamentos ecológicos, historias de vida y estrategias adaptativas. A continuación se describirá cada uno de estos conceptos:

2.1.1 Estrategias de selección r y K

Las estrategias de selección originalmente fueron propuestas por MacArthur y Wilson (1967; citado por Toledo, 1976) y elaborado por Pianka (1970; citado por Toledo, 1976). Las letras son usadas para indicar que los individuos de selección r han sido favorecidos por su habilidad para reproducirse rápidamente, mientras que los individuos de selección K han sido favorecidos por su habilidad para hacer una gran contribución proporcional a la población con la permanencia de su capacidad de carga (K).

Selección r y selección K, como todas las generalizaciones, forman una dicotomía que resulta en una sobresimplificación. Sin embargo, todavía es suficientemente cierto para hacer un examen cuidadoso (Begon et al, 1986). El concepto también se basa en dos tipos contrastantes de hábitats. Así se piensa de un modo de vida con una selección de tipo K en un organismo desarrollándose en un hábitat que es **constante** o **predeciblemente estacional** en el tiempo. Por consiguiente con pocos contrastes por vía de fortuitas fluctuaciones medioambientales. Como consecuencia, es establecida una población apiñada de tamaño constante. Hay una intensa competencia entre los adultos, y los resultados de esta competencia en gran parte determinan las tasas de sobrevivencia y fecundidad en adultos. Los jóvenes también tienen que competir por sobrevivir en este ambiente atestado, y hay pocas oportunidades para que los jóvenes comiencen su establecimiento, como la mejora de adultos por si mismos (Begon et al, 1986).

Las características predecibles de estos individuos selectos K son, además del tamaño grande, reproducción retardada, iteroparidad (i.e. reproducción en varias oportunidades), una baja asignación reproductiva, descendientes grandes (y poco numerosos) con más cuidado parental. Los individuos generalmente invierten en incrementar la sobrevivencia (y no la reproducción); aunque en la práctica, debido a la intensa competencia, muchos de ellos tendrán vidas muy cortas.

En contraste, una población de selección r es imaginada viviendo en un hábitat el cual es **impredicible** en el tiempo o **efímero**. La población intermitentemente experimenta períodos benignos de rápido crecimiento poblacional, libre de competencia (cuando el medio ambiente fluctua dentro de un periodo favorable, o cuando un sitio muy variable ha sido nuevamente colonizado). Sin embargo estos periodos benignos son intercalados con períodos malignos de inevitable mortalidad (en una impredicible, desfavorable fase, o

cuando un inestable sitio ha sido completamente explotado o desaparecido). Las tasas de mortalidad de juveniles y adultos son además altamente variables e impredecibles, y ellas son frecuentemente independientes de la densidad de la población y del tamaño y condición de los individuos involucrados. En resumen, el hábitat es neutral y el tamaño de la prole es neutral.

Las características predecibles de los individuos de selección r son, no sorprendentemente, de tamaño pequeño, de madurez temprana (y así más prole). Los individuos invertirán menos en sobrevivencia, pero su actual sobrevivencia cambiará considerablemente dependiendo del (impredecible) medioambiente en el cual ellos mismos se encuentran. El concepto r/K , entonces encara dos tipos contrastantes de individuos (o poblaciones o especies), y predice la asociación de individuos de tipo r con medioambientes r -selectivos, e individuos del tipo K con medioambientes K -selectivos (Begon et al, 1986)

Una descripción detallada de estos dos tipos de estrategia las proporciona Garcia (1976) donde define a *Ochroma pyramidale* como especie de selección de tipo r . En contraste a *Bernouillea flammea* una especie de selección K , ambas Bombacaceae.

2.1.2 Temperamento de árboles tropicales

El temperamento de un árbol puede ser definido como una serie de reacciones del crecimiento y desarrollo mostradas por un árbol para con su ambiente durante su ciclo de vida (Oldeman y van Dijk, 1991). Esto requiere una definición cerrada de las reacciones y de los factores ambientales a los cuales el árbol reacciona. La luz es uno de factores ambientales más usados, y el incremento diamétrico es uno de los principales criterios de respuesta. Ejemplos clásicos de temperamentos específicos de árboles son "demandantes de luz"

versus "tolerantes a la sombra", "pioneros" versus "especies climax", o las especies de árboles creciendo bien en suelos pobres versus especies creciendo bien en suelos ricos (Donoso, 1981; Hook, 1984; Oldeman y van Dijk, 1991).

El temperamento es usualmente dirigido para las especies de árboles por combinación de sus preferencias ambientales, para la germinación y hasta para los árboles maduros. La materia del temperamento de árboles del bosque lluvioso tropical no puede ser tratada con simples términos de "un árbol" y "su ambiente". La reacción de un árbol puede ser total e involucrar el organismo completo o una parte y tomar lugar en un complejo de órganos, como en una hoja o rama naciente, o al nivel de los órganos mismos. Del otro lado, el ambiente no solamente se aprecia por modelos abióticos, determinados por factores climáticos y del suelo. Estos factores son filtrados por la vegetación circundante, compuesta por un mosaico de parches de vegetación en fases jóvenes, de reconstrucción, de maduración y degradación. Dentro de un parche particular, además la entrada de nutrientes y energías son filtradas nuevamente por muchos organismos interactuando antes que alcancen al árbol en consideración (Oldeman y van Dijk, 1991).

El ambiente inmediato a un árbol puede ser referido como una eco-unidad. Esto es un parche en el mosaico del bosque, o mosaicos de parches, esta regeneración unitaria puede ser definida como "cada superficie en la cual, en un momento en el tiempo, una vegetación ha iniciado su desarrollo, de la cual, la arquitectura, funcionamiento ecofisiológico y composición de especies son ordenados por una serie de árboles hasta el final" (Oldeman, 1990; citado por Oldeman y van Dijk, 1991).

La función de un árbol en su bosque eco-unidad tiene que ser considerada de dos formas; de un lado los árboles participan en la construcción de la eco-unidad, y también contribuyen a la sobrevivencia de esta ecounidad. Del otro

lado, los árboles reaccionan a todas las entradas bióticas o abióticas provenientes de su biotopo inmediato. ¿ Puede este comportamiento ser visible directamente, y puede el diagnóstico del temperamento de un árbol estar basado en síntomas visibles y medibles? (Oldeman y van Dijk, 1991).

Otra vez, no es posible una simple respuesta; pue los árboles son demasiado complejos. Diferentes comportamientos pueden comenzar a aparecer a nivel de todo el organismo, de partes de la copa, las ramas con sus órganos laterales, y de esos órganos. Esos niveles no son independientes uno del otro. Como un tejido de referencia, su interdependencia puede ser bosquejada como sigue:

Tejidos en interacción construyen rebrotes. La naturaleza de los órganos, particularmente hojas (fotosíntesis) y flores y frutos (estrategia reproductiva), es un determinante del temperamento del árbol. Pero su arreglo en el brote también tiene que ser considerado; brotes, en interacción, construyen troncos-copas. Las copas, en interacción, construyen los doseles de árboles grandes. El proceso de construcción de copas extras en el árbol, de acuerdo a cada modelo arquitectural, ha sido llamado reiteración por Oldeman (1974; citado por Oldeman y van Dijk, 1991). El temperamento del árbol puede ser encontrado en la arquitectura de la copa y en la arquitectura del dosel con un particular arreglo de reiteradas "copillas" (Oldeman y van Dijk, 1991).

Es importante considerar desde el principio, que los órganos, brotes, arreglos de ramas y modelos de reiteración son todas "herramientas adaptativas", liderando a cierto temperamento del árbol. Entre cada una de esas facciones y cada uno de los posibles medioambientes, no hay una simple, inmediata y clara relación. En la total eficiencia biológica de un árbol en un cierto medioambiente, la combinación de las facciones a diferentes niveles de organización es decisivo (Oldeman y van Dijk, 1991).

Desafortunadamente, esta combinación de facciones no han sido estudiadas a fondo para cualquier especie de árbol, y ciertamente no sobre todo su ciclo de vida. El discernimiento puede, sin embargo, ser recogido de piezas publicadas de información especializada. La imagen emergente permanece hipotéticamente pero puede ser desfalsificada por la observación y experimentación. Aún no se proveen tablas o claves firmes del temperamento de árboles tropicales para los silvicultores (Oldeman y van Dijk, 1991).

Una primera revisión de estudios publicados provee una visión general de búsquedas a los diferentes niveles de sistemas mencionados antes. Así, varios intentos están siendo hechos para relacionarlos a modelos arquitecturales y modelos de reiteración para el medioambiente, como estructuras de crecimiento adaptativo. Hallé et al (1978; citados por Oldeman y van Dijk, 1991) intentó ligar estas a las estrategias de selección r y K, y Fournier (1979, citado por Oldeman y van Dijk, 1991) probó correlacionar modelos y biotopos específicos. Sólo en casos excepcionales podría cada correspondencia ser demostrada claramente.

Utilizando el concepto de temperamento ecológico, Oldeman y van Dijk (1991), hacen un análisis muy completo desde la ecounidad influenciando en los árboles, también hacen énfasis en las adaptaciones morfológicas como respuestas a todos los factores medioambientales. Sin embargo, difícilmente se puede llegar a un consenso con tantos factores analizados, y menos a un marco utilizable en la práctica.

Pickett (1983; citado por Oldeman y van Dijk, 1991), y Canham (1988), emplean la arquitectura de los árboles con el concepto de temperamento ecológico. Existen contrastes morfológicos y estructurales entre las especies heliófitas y esciófitas, así las heliófitas poseen mega y macrofilos, las esciófitas

tienen meso y microfilos; las copas de las heliófitas son altas, estrechas y monopodiales, mientras que las copas de las esciófitas serían más anchas que profundas.

En general, las colonizadoras altamente demandantes de luz mantienen sus modelos de construcción a través de su vida y son incapaces para reiterar sus subunidades arquitecturales básicas, la reiteración permite a las esciófitas explotar periodos intermitentes de liberación de recursos (Pickett, 1983; citado por Oldeman y van Dijk, 1991).

Bazzaz (1979); Donoso (1981); Bazzaz y Carlson (1982) caracterizan a las especies de zonas templadas como de temperamento tolerantes a aquellas que tienen puntos de compensación más bajos que las especies intolerantes o heliófitas. Razón por la cual las primeras pueden usar la luz a intensidades más bajas que las segundas. Las especies tolerantes también poseen valores de saturación menores que las especies intolerantes, o en otras palabras, un rango menor en el cual aumentos de intensidad de luz producen mayores tasas de fotosíntesis.

Lo mismo ocurre con las especies de zonas tropicales, así Fetcher et al (1987) y Vera (1994) encuentran que creciendo en el mismo ambiente, las especies correspondientes a las etapas tempranas de la sucesión, así como especies que crecen en los claros mostraron mayores tasas fotosintéticas al punto de saturación, que las especies tolerantes a la sombra, lo mismo ocurre con las tasas de respiración.

2.1.3 Concepto de gremio

Un gremio (traducción del inglés "guild") es definido como un grupo de especies que explota la misma clase de recursos del medioambiente de una manera similar (Root, 1967). Este término agrupa especies, sin considerar la posición taxonómica, que solapan significativamente en sus requerimientos de nicho. El gremio tiene una posición comparable en la clasificación de modelos de explotación como los géneros en los esquemas filogenéticos. Como sucede con los géneros en taxonomía, los límites que circunscriben los miembros de cualquier gremio deben ser algunas veces arbitrarios. Las especies pueden ser miembros de más de un gremio (Root, 1967).

El concepto gremio puede ser usado en el estudio comparativo de comunidades. Es usualmente impráctico considerar a todas las especies viviendo en un mismo biotopo, así los ecólogos deben restringir su análisis a grupos particulares. Este procedimiento frecuentemente oscurece las relaciones ecológicas dentro de las comunidades, debido a que las especies que llevan a cabo diferentes funciones no relacionadas son consideradas juntos. El mismo gremio puede ser representado en varias diferentes comunidades y puede así servir como la base para comparar diversidad de especies, diferentes grados de carácter, biomasa, etc. en diferentes biotipos. Usando los gremios en estas comparaciones, se está tratando con una función o categoría ecológica única que está siendo moldeada por adaptación a la misma clase de recursos y por competencia entre sus miembros locales.

El término gremio ha aparecido un tiempo antes en la literatura ecológica como una traducción del alemán "Genossenschaften" en la edición inglesa de "Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage" de Schimper (1903; citado por Root, 1967). Este término fué usado ahí para referirse a cuatro grupos de plantas, las que dependen de otras plantas para su existencia: lianas, epífitas,

saprófitas y parásitas. Este uso de término gremio no llegó a establecerse y pudo ser considerado obsoleto o "arcaico". Se usa la palabra gremio en un nuevo sentido debido a que este parece ser el más evocativo y sucinto término para grupos de especies teniendo similares modelos de explotación (Root, 1967).

Hay casos donde especies estrechamente emparentadas no pertenecen al mismo gremio, y casos donde miembros de un mismo gremio no están estrechamente emparentadas. No siempre es fácil de decidir si un grupo de especies pertenecen a un mismo gremio.

En cuanto a las especies arbóreas de los bosques tropicales, existe controversia respecto al número de gremios y a su delimitación. Swaine y Whitmore (1988), refieren que se ha levantado mucha confusión desde los intentos de subdividir los grupos de pioneras y no pioneras, y que ello se debe a que la variación dentro de ellas es continua, estas variaciones son más cuantitativas que cualitativas y no hay límites claros. Sin embargo, es útil para muchos propósitos reconocer subgrupos, estos serían aceptables, hasta tanto estos sean comprendidos como segmentos arbitrarios de un continuum (Swaine y Whitmore, 1988).

Hubbell y Foster (1987) basados en criterios ecológicos y evolutivos, consideran que hay pocas maneras de tener éxito como árbol tropical, obteniéndose como resultado la convergencia evolutiva en estrategias generalistas con gremios amplios, en vez de la divergencia evolutiva con estrategias muy especializadas.

La simple división de las especies forestales en dos estrategias: tolerantes o esciófitas e intolerantes o heliófitas es muy amplia, y a veces contradictoria debido a que la dinámica del bosque puede exponer al árbol a cambios dramáticos de regímenes lumínicos durante su vida (Oldeman y van Dijk, 1991).

Un individuo de una especie del dosel, por ejemplo, pasa por etapas que difieren mucho en cuanto a las condiciones ecológicas, y por lo tanto sus respuestas fisiológicas y morfológicas también deberían ser diferentes en diferentes etapas del ciclo de vida (Clark y Clark, 1987; Fetcher et al., 1987).

2.1.4 Variación de historias de vida

Cada organismo puede ser verdaderamente representado solo si es por toda su historia de vida. La historia de vida de un organismo es el modelo del transcurso de la vida, o etapas del fenotipo; con respecto a su crecimiento, desarrollo, diferenciación, comportamiento y reproducción (Begon et al, 1986; Caswell, 1989). Diferentes organismos gastan diferentes proporciones de sus vidas en una fase de crecimiento y diferenciación, priorizando la reproducción; la reproducción por si misma puede ocurrir una o repetidas veces; y esta puede coincidir con el final del crecimiento, o un individuo puede continuar creciendo durante su vida reproductiva. Ante tales dificultades, el entendimiento de las similitudes y diferencias en sus historias de vida se convierte en uno de los desafíos fundamentales en la ecología moderna (Begón et al, 1986).

La historia de vida de cada especie es algo único. Las historias de vida pueden ser agrupadas, clasificadas y comparadas. Esta búsqueda de modelos entre historias de vida, involucra primero decidir cuales son las vias mas efectivas para describirlas. Solo entonces podemos investigar sobre correlaciones entre características de historias de vida y facciones de los habitats en los cuales las historias de vida son encontradas. Podemos preguntar también, si características particulares son comunmente asociadas con cualquier otra. Por ejemplo, ¿todos los organismos que tienen vidas largas comienzan reproduciendose tarde? Cada interrogante debe ser respondida pensando en un contexto evolutivo. Otra

pregunta puede ser: ¿Podría la selección natural ser observada a favor de la co-ocurrencia de características particulares de historias de vida ? (Begon et al, 1986).

Se podrían desarrollar un grupo de reglas describiendo cuando características particulares pueden ser favorecidas. Esto si es importante de realizar, que esas reglas trabajen dentro de presiones: la posesión de una característica de historia de vida puede limitar el posible ámbito de alguna otra característica, y en general la morfología de un organismo puede limitar el posible ámbito de todos sus ámbitos de historias de vida. Lo más que la selección natural puede hacer es por lo tanto, favorecer la historia de vida que es mejor (no "perfecta") de la mayoría de las especies. Muchas veces poniendo en conflicto las demandas medioambientales de un organismo (Begon et al, 1986).

La historia de vida de un organismo no es inmutable. Esta es fijada dentro de los límites del genotipo del individuo, pero las experiencias del individuo durante su vida puede modificar esta: Existe plasticidad en cualquier historia de vida, determinada por el camino en el cual el genotipo de un organismo interactúa con su medioambiente. Así, en lo que concierne a la significancia ecológica de las historias de vida, se está tratando con (a) los productos del proceso evolutivo y (b) los caminos en que estos productos interactúan con el medioambiente inmediato de individuos. O sea, con el fenotipo. En adición, se necesita considerar (c) si es que la interacción entre los productos evolutivos y el medioambiente presente esta involucrado por si mismo. En la historia de vida de una planta anual, en instancia se puede encontrar que (a) hay un número de semillas por fruto que es característico de la especie (genotípico); (b) el número es reducido durante la sequia (plasticidad); y (c) la extensión por la cual el número es reducido por la sequia es por si mismo bajo control genotípico. El estudio de los modelos de historias de vida trata típicamente con comparaciones no absolutas (Begon et al, 1986).

En orden a reconocer los modelos de historias de vida, es necesario primero especificar los varios componentes de las historias de vida, y ser conocedor de los beneficios que estos componentes pueden expresar. Estos componentes son el tamaño, tasas de crecimiento y desarrollo, la reproducción y finalmente el uso del soma (Begon et al, 1986).

Aunque no emplearon nombres, sino letras para catalogar cuatro distintos tipos de historias de vida. Clark y Clark (1992), hicieron un estudio exhaustivo de seis especies arbóreas de un bosque neotropical, durante un período de seis años, posteriormente incluyeron tres especies más para completar un total de nueve especies estudiadas, con la intención de cubrir todos los ámbitos de microclimas ocupados por los individuos de la regeneración natural. Estas especies fueron agrupadas de acuerdo a la semejanza de distribución en el microhábitat, que emplean estas especies a lo largo de cuatro clases de tamaño.

2.2 Factores utilizados en la clasificación de especies forestales

2.2.1 Requerimientos de iluminación

Las agrupaciones y denominaciones deben hacerse en función a la respuesta de las especies ante las gradientes ambientales más importantes existentes dentro de estos ecosistemas (Finegan, 1993).

Clark y Clark (1987, 1992), Clark et al (1993), y Finegan (1993) consideran que en bosques húmedos tropicales de tierras bajas, el principal y más generalizado factor limitante para la regeneración exitosa es la luz. Sin embargo Swaine y Whitmore (1988) plantean que nuestro conocimiento hasta el presente es inadecuado respecto a los verdaderos factores limitantes, y que cualquier clasificación debe estar basada en características que podamos razonablemente esperar que sean conocidas para todas las especies.

Ante la falta de conocimiento de las condiciones de iluminación en el bosque, se han aplicado diferentes criterios para asignar a las especies arbóreas a gremios. Algunas clasificaciones fueron basadas en observaciones cualitativas, otras se basaron en métodos indirectos para estimar los requerimientos ambientales.

Así Richards (1952), Hartshorn (1980), Rollet (1980) y Lampreth (1990) en una de las formas más tradicionales de análisis encuentran diferencias marcadas en las formas de las curvas de la distribución diamétrica por especie, atribuibles a diferentes comportamientos silviculturales con base a sus requerimientos lumínicos. Las especies intolerantes a la sombra deben presentar una baja abundancia de regeneración, porque claros grandes aparecen con mucho menos frecuencia que claros pequeños (Brokaw, 1985; Hubbell y Foster, 1987), razón por lo que la forma de sus curvas deben ser más o menos rectas y de poca pendiente u homogéneas.

En contraste se espera que las especies tolerantes tengan distribuciones en una forma más o menos exponencial; graficada, la forma se asemeja a una "J" invertida, una distribución con una alta proporción de tallos pequeños por adulto (Richards, 1952; Hartshorn, 1980; Rollet, 1980; Lampreth, 1990). Esto, porque las especies tolerantes a la sombra, que tienen la capacidad de regenerar en claros pequeños y sobrevivir por mucho tiempo como juvenes en el sotobosque, consecuentemente deben mostrar una regeneración amplia en el espacio y continua en el tiempo (Hubbell y Foster, 1987).

Algunas especies tolerantes soportan la sombra solo en un sentido limitado; estas en última instancia dependen de un claro para alcanzar la madurez (Vazquez y Orozco, 1987). En el sotobosque la mortalidad de plántulas es alta, pero algunas especies persisten. El grado de tolerancia y la latencia del periodo

de supresión varia entre especies (Del Amo y Gomez-Pompa, 1976); así, la composición potencial de especies juveniles que alcanzan la fase madura, en la fase de claro cambia en el tiempo y en el espacio (Brokaw, 1985).

La tolerancia en el sotobosque requiere un bajo punto de compensación lumínica, y las especies se han adaptado a tasas fotosintéticas bajas y tasas de crecimiento bajas (Del Amo y Pompa-Pompa, 1976; Donoso, 1981; Fetcher et al, 1987; Canham, 1988). El crecimiento en el sotobosque puede ser nulo y la muerte es común. El requerimiento de luz para el crecimiento varia entre especies, pero es comunmente aceptado que la apertura del dosel ocasiona crecimiento acelerado en altura de las plántulas y los arbolillos (Fetcher et al., 1987).

Fetcher et al (1987) encontraron que en general las especies correspondientes a la sucesión temprana tienen tasa máximas de fotosíntesis y respiración. Sin embargo, la capacidad de ajuste de la tasa máxima de la fotosíntesis no estuvo relacionada a las asignaciones iniciales de **status** sucesional. Algunas especies tanto de la sucesión temprana como tardia mostraron una alta capacidad de ajuste en su tasa fotosintética al ambiente prevaleciente, mientras que en otras esto no ocurrió. Bajo condiciones de sombra total no detectaron una diferencia marcada en el punto de compensación lumínica entre especies de sucesión temprana y sucesión tardia.

Fetcher et al (1987) concluyen que, resulta difícil encontrar, para especies con patrones de regeneración aparentemente similares, una respuesta de aclimatación consistente basada en una sola característica, tal como la tasa fotosintética máxima. Este resultado puede reflejar una incorrecta asignación de las especies a los supuestos grupos de estrategias de regeneración (también puede tratarse de gremios ecológicos, o temperamentos ecológicos), o bien puede ser debido a la posible existencia de una gran diversidad de

respuestas fisiológicas presente entre los miembros de un mismo grupo. Dado la gran cantidad de dificultades que aparecen cuando se intenta caracterizar el patrón de crecimiento de una especie con base en observaciones o técnicas demográficas (Clark y Clark, 1987), podría ser más simple adoptar un esquema basado en características y respuestas de aclimatación. Los resultados preliminares sugieren que técnicas estadísticas de análisis multivariados pueden ser útiles para intentar tal clasificación. Para evitar confusiones entre una clasificación que se base en características fisiológicas, con otras clasificaciones basadas en el supuesto *status* sucesional, es deseable que se adopte una terminología totalmente desligada de las categorías sucesionales tempranas. Cuando las variables de respuesta son consideradas separadamente, especies ecológicamente similares, no necesariamente muestran respuestas de aclimatación similares (Fetcher et al, 1987).

Recientemente han aparecido trabajos donde se evalúan de forma cuantitativa factores ambientales que inciden significativamente en especies forestales tropicales, estos factores son: radiación fotosintéticamente activa, radiación directa, radiación difusa, temperatura del aire y del suelo, humedad relativa del aire; así como las respuestas de las plantas en fotosíntesis, respiración y transpiración. Whitmore et al (1993), analizaron la radiación total de acuerdo al tamaño de claros con el uso de fotografías hemisféricas en un bosque lluvioso del Borneo, encontrando que no se puede asignar diferencias de radiación fotosintéticamente activa entre diversos tamaños de claros. Brown (1993), va más allá al confirmar que claros del mismo tamaño no necesariamente tienen el mismo microclima, sino que podrían favorecer el crecimiento de plántulas de distintas especies, y que los cambios en la localización y en el momento de la creación del claro juegan un importante papel en la dinámica de regeneración.

Lima (1994), analiza los factores que afectan la regeneración de dos especies del género *Virola* (Myristiceae). Emplea fotografías hemisféricas para calcular los factores de sitio directo, indirecto y total. Sin embargo, encuentra que las clases de exposición de copa explican mejor la correlación con los factores de crecimiento controlado. Por el contrario Cabrelli (1992), encontró que la radiación solar total relativa bajo dosel, medida en función a fotografías hemisféricas junto con el tamaño inicial de la planta explicaron la mayor parte del crecimiento a nivel individual. Resultados similares obtuvieron Oberbauer et al (1993), al encontrar correlaciones positivas de la luz directa y difusa con el crecimiento anual de especies forestales en Costa Rica. Vera (1994), observó coherencia del comportamiento fotosintético de las especies evaluadas con respecto al gremio ecológico propuesto. Vera (1994), también evaluó la significancia encontrada entre los factores de sitio, obtenidos por fotografías hemisféricas y los índices de iluminación de copa.

2.2.2 Características de las semillas y biología reproductiva

"Especies secundarias," "demandantes de luz," "heliófitas," "intolerantes a la sombra," o "pioneras" son aquellas cuyas semillas pueden germinar solamente en los claros del bosque, donde la luz solar llega a nivel del suelo al menos por una parte del día (Brokaw, 1985). Entre las especies heliófitas hay dos clases reconocidas: de vida corta (efímeras) y de vida larga (durables; Finegan, 1993). Las de vida corta son las más rápidas en invadir claros grandes y áreas abiertas. Ellas corresponden a lo opuesto del comportamiento de regeneración de las especies esciófitas. Las heliófitas durables son menos distintas de las especies esciófitas.

La dormancia de las semillas prevalece más entre especies pioneras que en especies presentes en el bosque climax, y la germinación de pioneras típicas es señalada como un indicador de disturbios, abundantes dispersores de semillas

de pioneros crean un banco de semillas en el suelo de bosques maduros (Brokaw, 1985). Swaine y Whitmore (1988), proponen una división simple de especies de árboles en dos grupos o gremios, pioneros y no pioneros (o climax), basados en la germinación de semillas y establecimiento de plántulas, los cuales creen se pueden aplicar en todos los bosques tropicales lluviosos. Swaine y Whitmore (1988), parecen coincidir con Vasquez-Yañez y Orozco-Segovia (1987) que afirman que las características de las semillas están correlacionadas con los patrones de historias de vida de los árboles tropicales, por la determinación de donde, como germinan, y toman lugar en su establecimiento.

Las especies heliófitas florecen y fructifican copiosamente o continuamente, sin considerar las estaciones; la fertilidad en estos individuos es alcanzada a temprana edad, producen abundantes semillas pequeñas, en algunos casos a través de todo el año (Whitmore, 1984; Augspurger, 1990). La mayoría de las especies conspicuas colonizadoras de claros son ampliamente dispersadas por murciélagos y aves (Kubitzki, 1985), aunque algunos mamíferos terrestres también contribuyen a la dispersión de especies pioneras (Medellin, 1994).

"Especies climax," "persistentes," "tolerantes a la sombra" o "especies de bosques primarios," son aquellas cuyas semillas pueden germinar bajo la sombra del bosque. Las plántulas son capaces de establecerse en la sombra del bosque y sobrevivir ahí, aunque en pocas especies y no por mucho tiempo, plantas jóvenes pueden ser encontradas comúnmente debajo del dosel, pero también pueden ser vistas en ambientes abiertos (Mabberley, 1992).

2.2.3 Tasas de crecimiento y arquitectura

El crecimiento de heliófitas es rápido debido a las altas tasas fotosintéticas y a la inversión en entrenudos y la expansión de las hojas (Brokaw, 1985); Whitmore (1984) les atribuye maderas claras y de bajas densidades por estar correlacionadas con el rápido crecimiento.

Las heliófitas tienden a crecer continuamente y conforman estrictamente un simple modelo estructural (Halle et al, 1978; citados por Mabberley, 1992). Heliófitas efímeras pueden alcanzar la estatura del dosel, mientras los árboles de clases emergentes están compuestos principalmente de heliófitas durables (Brokaw, 1985).

Según Pickett (1983), existen contrastes morfológicos y estructurales entre las especies heliófitas y esciófitas, así las heliófitas poseen mega y macrofilos, las esciófitas tienen meso y microfilos; las copas de heliófitas son altas, estrechas y monopodiales, mientras que las copas de esciófitas son más anchas que profundas.

A partir de características contrastantes entre las especies heliófitas o pioneras y las esciófitas o primarias, se ha generalizado que especies que comparten unas determinadas características puedan acercarse más a un gremio, tal como puede interpretarse de algunas generalizaciones hechas por Whitmore (1984), y Swaine y Whitmore (1988).

En general, las colonizadoras altamente demandantes de luz mantienen sus modelos de construcción a travez de su vida y son incapaces para reiterar sus subunidades arquitecturales básicas, la reiteración permite a las esciófitas explotar periodos intermitentes de liberación de recursos (Pickett, 1983, Halle et al, 1978; citados por Mabberley, 1992).

Blaser y Camacho (1991) en el estudio de bosques nubosos, encontraron en el coeficiente de elongación una relación entre los requerimientos lumínicos de los individuos jóvenes, los individuos de especies que tengan coeficientes muy elevados, indican que tienen altos requerimientos de luz, lo cual es expresado en su crecimiento en altura.

En una evaluación de plantaciones silviculturales Claussi et al (1992) encontraron que especies calificadas previamente como heliófitas, presentan un coeficiente de elongación más elevado en plantación bajo dosel que en campo abierto, como índice que crecieron en busca de luz, y que las copas y fustes tienen mejor forma bajo el dosel.

2.2.4 Ambiente de regeneración

Hubbell y Foster (1987) analizaron la distribución espacial de los árboles jóvenes (1-4 cm dap) de 20 especies en seis clases de altura del dosel, en la Isla Barro Colorado (Panamá). Para evaluar la relación del establecimiento de especies diferentes en claros recientes. Los patrones de distribución de los árboles jóvenes en las seis clases de alturas del dosel eran muy diferentes de una especie a otra. Distinguieron cualitativamente cuatro patrones comunes, que los llamaron "sol", "sol parcial", "indiferente", y "sombra". Todas las especies con excepción de las "indiferentes", se desvían significativamente de la distribución nula o aleatoria ($P < 0.01$, o menos). Los mismos autores aceptan que se podría plantear la posibilidad de que existen todavía más gremios de regeneración.

Similarmente, en un estudio sobre los requisitos de luz de 18 especies arbóreas en la Isla Barro Colorado, Augspurger (1984, citado por Clark y Clark, 1987) distinguió cinco (pero no 18) patrones de crecimiento y supervivencia.

Algunos estudios de la regeneración de árboles tropicales, se han concentrado en los gradientes de disponibilidad de luz, particularmente en relación con la respuesta de las diferentes especies a claros de diferentes tamaños (Fetcher et al., 1987). Muchas clasificaciones y definiciones de gremios están basadas en los requerimientos de claros de diferentes tamaños para la germinación y establecimiento de las diferentes especies, como las de Hubbell y Foster (1987).

Las condiciones de suelo y microclima difieren grandemente de lugar a lugar dentro de distancias cortas, y debido a ello las condiciones para la germinación de las semillas y su establecimiento (Richards, 1983). Así las clasificaciones hechas por Hubbell y Foster (1987) estarían acumulando errores al promediar la altura del dosel, y al asumir que dentro de un cuadrado de 5 x 5 m todos los individuos están recibiendo las mismas condiciones de iluminación.

Hubbell y Foster (1987), al observar renuevos de especies conocidas como pioneras, que se encuentran en el sotobosque del dosel alto, estarían objetando la definición de Brokaw (1985), para quien las pioneras son "especies cuyos árboles jóvenes se encuentran solamente en claros." Aunque en el bosque maduro es muy difícil que especies de pioneras lleguen a la madurez, una posible explicación para que esto ocurra la proporcionan Hubbell y Foster (1987), para quienes individuos de especies intolerantes a la sombra germinaran, se establecieran y crecieran fuera de claros, sea que estos sitios tengan un dosel alto pero caducifolio, o que reciban mucha luz lateral.

Clark y Clark (1987), sugieren que al contrario de enfocar la necesidad de un claro, es más provechoso identificar los factores ambientales específicos que influyen en la regeneración de una especie. Los que podrían ser la intensidad de luz, la calidad de luz, con mediciones directas, el nivel de competencia de raíces, la textura del suelo y la evasión a depredadores o patógenos. Esta afirmación es

apoyada por Brown (1993), quien encontró que claros del mismo tamaño no necesariamente tienen el mismo microclima y pueden favorecer el crecimiento de plántulas de diferentes especies.

Clark y Clark (1992), plantean que para entender la regeneración de árboles tropicales, aunque muchos de ellos resulten difíciles de reunir, son necesarios los siguientes datos: evaluación de los requerimientos para germinación de plántulas y su establecimiento; estudio de todas las clases de tamaño juvenil; evaluaciones del desempeño en condiciones de micrositio sobre el ámbito de sitios ocupados por las especies; observaciones de largo plazo, particularmente para el análisis de supresión, sobrevivencia y dinámica de microhabitat; y preferiblemente, comparación de especies en el mismo bosque.

En los trabajos de Clark y Clark (1987, 1992), la meta fué dilucidar los procesos demográficos más importantes y el papel de la luz en la regeneración. Parece ser que los requerimientos de luz en los micrositios de regeneración son los principales aspectos a estudiar para distinguir factores limitantes en las diferentes estrategias de adaptación.

Clark y Clark (1992) en base a un seguimiento de seis años, donde evaluaron las características de iluminación de micrositios, mortalidad y crecimiento de seis especies, posteriormente incluyeron tres especies más, diferencian cuatro grupos de historia de vida en las nueve especies forestales estudiadas. Esta clasificación está basada en la visión combinada de las características de historias de vida y de irradiación de los micrositios de renuevos.

Los mismos autores enfatizan que esta división es heurística. Existen diferentes modelos de micrositios de especies dentro de estos grupos subjetivos así como intergradaciones entre ellas, algunas de las diferencias altamente significativas entre grupos están basadas en diferenciaciones sutiles de

micrositios, y en una clase de tamaño ($> 4-10$ cm de diámetro) los micrositios de especies no pioneras son indistinguibles. Los datos corresponden a un solo periodo de tiempo. No obstante, los cuatro modelos de micrositios dominantes mencionados sugieren significativamente diferentes biología de regeneración.

2.3 Conclusiones

Los requerimientos de luz en los micrositios de regeneración son los principales aspectos a estudiar para distinguir factores limitantes en las diferentes estrategias de adaptación.

García (1976) recomienda que en cualquier análisis debe precisarse la manera como los factores ambientales se expresan primero en el contorno de la especie estudiada y después en cada uno de los estadios que forman parte del ciclo de vida de esa especie.

Puede generalizarse que las heliófitas y tolerantes presentan características biológicas y ecológicas de adaptación extremas, por lo que las ventajas para algunas adaptaciones serían excluyentes para otras; dado que en el bosque tropical existe gran variedad de condiciones ambientales, es lógico suponer que existan más de esas dos estrategias adaptativas, o combinaciones de ambas (Hubbell y Foster, 1987).

Puede afirmarse que existen muchas facciones de los árboles que responden al medioambiente y manifiestan alguna tendencia sensible a un análisis. Por ello tampoco es extraño que existan diferencias al pretender clasificar los árboles por la necesidad de un tamaño mínimo de claros para su regeneración, cuando otros lo hacen por evaluaciones subjetivas pero sistemáticas de la iluminación de la copa.

Los intentos de agrupación basados en fisonomía, arquitectura, etc, son aún más subjetivos aunque ayudan cuando se ha elaborado un patrón con base en un estudio detallado de características de especies conocidas, y se quiere aplicar esta tendencia a especies de las que no se tiene información, más que su aspecto.

Mediante la revisión de Oldeman y van Dijk (1991), se observa que las tendencias de agrupación por características fisonómicas y arquitecturales similares siempre presentaran excepciones, además la evaluación de estas características puede resultar subjetiva, sobretodo porque no existen límites claros.

Hay consenso por parte de los conceptos ecológicos en cuestión, vistos en el acápite 2.1, que las especies forestales manifiestan tendencias como respuesta al medioambiente.

Aunque Oldeman y van Dijk (1991) consideren que características visibles y medibles de los árboles quizás no sean necesariamente las más representativas de las adaptaciones e historias de vida de las especies, por ahora la evaluación cuantitativa de o adaptaciones cuantitativas a factores ambientales cualitativos parecen ser la única y más práctica herramienta con que cuentan los ecólogos.

Es importante primero establecer que se está enfocando el análisis a los bosques húmedos tropicales, donde hay comun acuerdo que las especies han evolucionado en su competencia por luz, que es el principal recurso limitante.

Utilizar el concepto de gremio parecería ser el más indicado al momento de clasificar las especies arbóreas tropicales, ya que permite puntualizar el recurso limitante principal, en que confluyen los otros conceptos, pero que analizan la luz de forma indirecta, o mediante respuestas adaptativas ya sean estas fisiológicas, de reproducción o morfológicas.

Los términos básicos heliófitas y esciófitas, heredados del concepto temperamento ecológico. Que continúan siendo usados tradicionalmente por los ecólogos forestales y los silvicultores de los países templados, han creado la principal controversia respecto a las clasificaciones de los bosques tropicales. Debido a la complejidad de los ecosistemas tropicales, mayor número de estratos, y mucho mayor número de especies. Donde es evidente la necesidad de ampliar el número de grupos, el dilema desemboca en que número de grupos se trata.

Si bien el gremio constituye el concepto que enfoca el recurso principal en que los otros conceptos se basan; en el sentido estricto de la definición de Root (1967), este no podría diferenciar las heliófitas efímeras de las heliófitas durables por ejemplo, porque para que considere su duración se necesita del concepto de la historia de vida.

Existen términos que evocan más expresamente el uso del recurso, como los términos especies de sol, sol parcial, sombra e indiferente, propuestos por Hubbell y Foster (1987). Queda claro si nos apegamos a definiciones estrictas vamos a encontrar limitaciones en el entendimiento del comportamiento de las especies, por eso el concepto de historia de vida al ser el más completo ilustraría mejor el desempeño ecológico de las especies.

Aunque Clark y Clark (1992) no propusieron nombres a los patrones o tendencias que tenían ciertos grupos de historias de vida, sería importante que estos fueran asignados en función a su comportamiento como respuesta a la luz.

Uno de los principales requisitos y dificultades para el estudio de las historias de vida es justamente que se tiene que observar a los organismos durante todo el período de vida, y esto toma a veces demasiado tiempo, como

es el caso de los árboles tropicales, donde es más difícil inferir sobre su edad debido a la incertidumbre si ciertos anillos de crecimiento son anuales (Ashton, 1981; Mariaux, 1981).

Las principales diferencias de respuesta, que ocasiona la agrupación de especies ocurren en los estadios tempranos, si bien las historias de vida pretenden describir y explicar los cambios ocurridos durante el transcurso de la vida de los árboles; De acuerdo a los requerimientos de conomientos a veces no es necesario un estudio completo para tomar decisiones sobre tratamientos silviculturales cuando se pretende manejar el bosque natural.

Los procesos que ocurren durante los estadios iniciales de los árboles son los más importantes, ahí es donde se produce la mayor selección. Por ello las clasificaciones deberían basarse en los principales factores que afectan el establecimiento, crecimiento y mortalidad de los renuevos en los diferentes ambientes.

3. METODOLOGIA

3.1 Ubicación y descripción del área de estudio

La zona de estudio está ubicada en las coordenadas geográficas 10°24' latitud Norte y 84°06' longitud Oeste. La toma de datos de campo se ejecutó en la finca denominada "Tirimбина", ubicada en el distrito La Virgen, Cantón de Sarapiquí en la provincia de Heredia, perteneciente a la vertiente atlántica de Costa Rica (Fig. 1), situada al pié de la cordillera central .

La precipitación media anual es de 3 864,6 mm, con ausencia de meses secos. La temperatura media anual es 24,5°C, con temperaturas máximas y mínimas promedio anuales alcanzando 26,2°C y 23,4°C respectivamente (Estación meteorológica de la Estación Biológica La Selva, distante a 7 km). El área de estudio, según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1978), pertenece a la formación vegetal bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P) y bosque muy húmedo tropical (bmh-T).

Los suelos se clasifican en el orden de inceptisoles y se caracterizan por ser de color pardo oscuro, profundos, con erosión laminar leve, textura pesada (arcillosa), bien drenados. La densidad varía de 0,57 g/cm³ a 0.76 g/cm³, que es característica de los suelos volcánicos. La acidéz es pronunciada, con un pH que varía entre 3.9 y 4.5. Las tasas de intercambio de bases es muy baja, y la tasa de saturación de aluminio es elevada. El contenido de fósforo es bajo. El suelo se clasifica como de aptitud forestal, en la clase VI, no utilizable para agricultura permanente, según la metodología oficial para la determinación de capacidad del suelo del Centro Científico Tropical (CCT) (Malta, 1988; Petrucci, 1991).

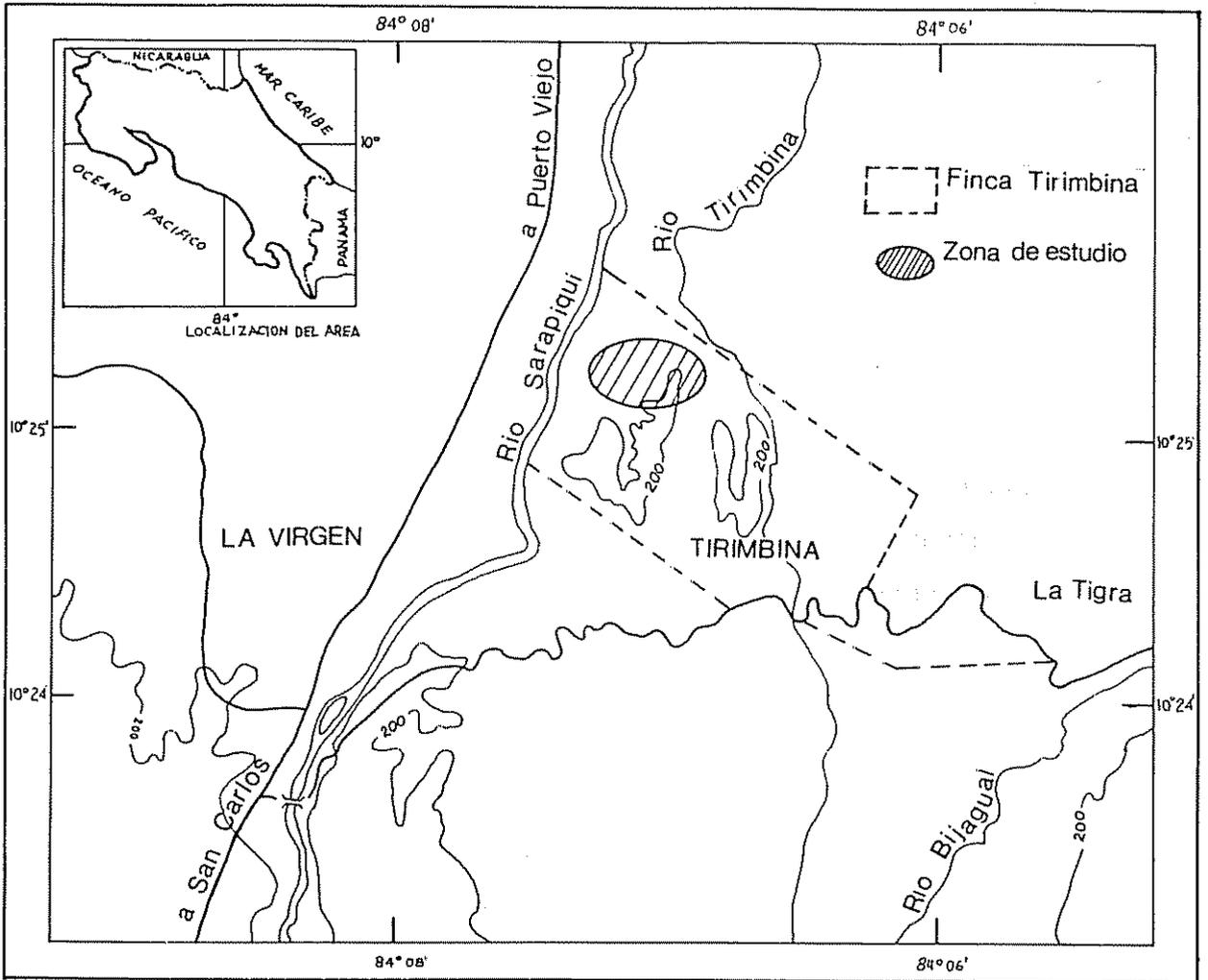


Fig. 1 Ubicación de la zona de estudio y la representación de Costa Rica (recuadro inserto). Adaptado de Petrucci (1991).

El bosque se encuentra a una elevación entre 130 a 230 msnm, presenta una topografía que va desde ondulada hasta muy escarpada. Las zonas más críticas en cuanto a pendientes son aquellas en los márgenes de las quebradas donde las pendientes oscilan en un ámbito de 35-60% (Petrucci, 1991; Finegan et al, 1993).

La estructura de la vegetación corresponde a un bosque primario aprovechado, donde hace unos 30 años se extrajo selectivamente manu negro (*Minquartia guianensis*) y otras especies en volúmenes no definidos. Son apreciables las aperturas de caminos de extracción y patios de acopio (Quiros y Finegan, 1994). El área basal total del bosque antes del aprovechamiento de 1989 fue estimada en 24 m²/ha, árboles dap \geq 10 cm (Manta, 1988). Según Finegan y Sabogal (1988), estas áreas basales quizá sean bajas en comparación con los 28 m²/ha que suelen alcanzar los bosques vírgenes para este mismo tipo de suelo, explicándose esta diferencia en las extracciones de madera anteriores. El número de árboles con dap \geq 10 cm es de unos 450 por hectárea. La altura del dosel superior del bosque es aproximadamente 30m, con árboles emergentes hasta 40 m (Finegan et al 1993).

Previo al presente estudio, se habían delimitado 29.16 ha como un experimento silvicultural. Esta superficie fué aprovechada en 1989, posteriormente se las dividió en nueve parcelas de 180x180 m (3,24 ha), pero con una superficie efectiva de medición de una hectárea, ya que no se toman en cuenta los primeros 40 m de cada lado. Estas nueve parcelas constituyen tres repeticiones, para cada uno de estos tres tratamientos, siendo estos: bosque con aprovechamiento y una mezcla de liberación y refinamiento parcial, bosque con aprovechamiento y un tratamiento de protección de dosel superior, y bosque con aprovechamiento como testigo (Siteo, 1992; Quiros y Finegan, 1994).

De esos tres tratamientos o tipos de bosque, se tomaron en cuenta los tratamientos testigo y refinamiento-liberación, realizándose mediciones en las hectareas centrales para una superficie total de 3 ha por tratamiento. Para realizar las evaluaciones en un bosque primario con extensiones similares, fué necesario trasladarse a otro bosque denominado "Nicaragua", donde se delimitó una superficie efectiva de medición de 3 hectáreas, para completar un total de 9 hectareas. Dada la cercanía de este bosque con el primero, se asume que las condiciones de suelo y clima son similares, así como de la vegetación original, sin embargo, hay que tener presente que ese bosque fué aprovechado en 1962, y no se conoce el área basal por ha.

3.2 Evaluaciones de los individuos de regeneración natural

3.2.1 Selección de especies

Teniendo un conocimiento empírico de los requerimientos lumínicos para germinación y establecimiento dentro del ámbito de micrositios de regeneración en el bosque de la Tirimbina, y de una evaluación de su abundancia y representatividad se ha escogido un grupo de especies (Cuadro 1). Se estima que este grupo abarca las especies más abundantes dentro del ámbito de los posibles gremios que se presentan en el área de estudio.

3.2.2 Identificación de las especies

Dado que se hicieron censos de las 14 especies en la totalidad de la superficie evaluada (3 ha en cada uno de los tres tipos de bosque), fué necesario realizar la identificación, relativamente sencilla pero muy importante al momento de discernir cuales individuos deben ser evaluados sin confundirse entre las especies o dejar de lado una previamente considerada. Para ello fué necesario hacer prácticas de reconocimiento con un obrero entrenado, y tambien

Cuadro 1 Especies seleccionadas para el estudio. El código entre parentesis indica el número de colección de las muestras depositadas en el Herbario Nacional de Costa Rica y en el herbario del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales CATIE - COSUDE.

Nombre científico	nombre comun	G.E.*	código especie
<i>Croton killipianus</i> Croisat Euphorbiaceae (JDG - 962)	algodoncillo	1	CROTKI
<i>Cecropia insignis</i> Liebm. Cecropiaceae (JDG - 964)	guarumo rojo	1	CECRIN
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol Cecropiaceae (JDG - 951)	guarumo blanco	1	CECROB
<i>Laetia procera</i> (Poeppig) Eichl. Flacourtiaceae (JDG - 959)	manga larga	2	LAETPR
<i>Apeiba membranacea</i> Spruce ex Benth. Tiliaceae (JDG - 960)	peine de mico	2	APEIME
<i>Rollinia microsepala</i> Standley Annonaceae (JDG - 955)	anonillo	2	ROLLMI
<i>Simarouba amara</i> Aublet Simaroubaceae (JDG - 958)	aceituno	2	SIMAAM
<i>Vochysia ferruginea</i> Martius Vochysiaceae (JDG - 952)	botarrama	2	VOCHF
<i>Qualea paraense</i> Ducke Vochysiaceae (JDG - 953)	areno	3	QUALPA
<i>Calophyllum brasiliense</i> Standley Rubiaceae (JDG - 954)	cedro maría	3	CALOBR
<i>Pentaclethra macroloba</i> Kuntze Leguminosae - Mimosoideae (JDG - 963)	gavilán	4	PENTMA
<i>Tapirira guianensis</i> Aublet Anacardiaceae (JDG - 956)	cedro manteco	4	TAPIGU
<i>Virola sebifera</i> Warb. Myristicaceae (JDG - 950)	fruta dorada	4	VIROSE
<i>Virola koschnyii</i> Aublet Myristicaceae (JDG - 961)	fruta dorada	4	VIROKO

* G.E. = Gremio Ecológico subjetivo preliminar ¹

1 = heliófitas efímeras, 2 = heliófitas durables, 3 = intermedias, 4 = tolerantes.

¹ Finegan, comunicación personal.

una colección botánica con la finalidad de herborizar las muestras correspondientes a cada especie, ya que en la taxonomía botánica siempre existe la posibilidad de que los nombres de las especies cambien en el futuro, para garantizar la plena identificación de las especies, inclusive en etapas posteriores a este estudio.

En el transcurso del presente documento se incluyen cuadros y gráficos, que por motivos de facilidad de edición y de interpretación, los nombres de las especies estudiadas son presentados con códigos de seis letras (cuadro 1), de las cuales las cuatro primeras corresponden a las cuatro primeras letras del nombre del género y las dos últimas a las dos primeras letras de la especie.

3.2.3 División de renovales en clases de tamaño

Se agruparon los individuos en clases de tamaño de acuerdo con las siguientes categorías:

Tamaño 1 = Brinzal:

Todos los individuos mayores a 30 cm de altura pero menores o iguales a 0.9 cm de diámetro, medido a 130 cm del suelo (≤ 0.9 cm).

Tamaño 2 = Latizal bajo:

Todos los individuos mayores a 1 cm de diámetro hasta 4.9 cm, medidos a 130 cm del suelo ($> 1.0 - 4.9$ cm).

Tamaño 3 = Latizal alto:

Todos los individuos iguales o mayores a 5 cm de diámetro hasta 9.9 cm, medidos a 130 cm del suelo ($\geq 5 - 9.9$ cm).

Tamaño 4 = Fustal:

Todos los individuos iguales o mayores a 10 cm de diámetro hasta 19.9 cm, medidos a 130 cm del suelo ($\geq 10 - 19.9$ cm).

3.2.4 Evaluación de la regeneración natural

3.2.4.1 Caracterización de la iluminación del micrositio de regeneración.

Cada microhábitat de renoval fué caracterizado en términos de dos aspectos distintos pero relacionados de la estructura del bosque, iluminación de la copa y fase de bosque. Estos no poseen valores cuantitativos continuos, sino que se les ha asignado valores categóricos.

Iluminación de la copa

Es un índice diseñado por Dawkins y Field (1978), modificado por Clark y Clark (1987) que considera la fuente y la cantidad relativa de iluminación y asigna un valor de acuerdo a criterios subjetivos de las condiciones de iluminación del renoval (ver definiciones y valores en el Cuadro 2, y explicación gráfica en la Fig. 2). Este índice tiene una gran ventaja al poder ser aplicado por un observador desde el suelo a cualquier altura de la copa de los árboles.

Fase de bosque.

Es una forma indirecta de estimar la luz que incide sobre el renoval, teóricamente los estados más tempranos de la sucesión tienen mayor iluminación, la ubicación de cada micrositio del renoval es clasificado de acuerdo a Clark y Clark (1992), como:

- (1) **claro** (dentro de la proyección vertical de la apertura del dosel extendiéndose a 2 m del suelo (Brokaw, 1982).
- (2) **Reconstrucción**. Sitios con vegetación mayor a 2 m pero debajo del promedio del nivel del dosel del bosque); y
- (3) **Madura**. Sitios con la vegetación de máxima altura, al menos igual a la altura promedio del dosel del bosque circundante.

Cuadro 2 Valores de iluminación de la copa y definiciones (Dawkins y Field, 1978; modificada por Clark y Clark, 1987).

Valor	Definición
5	Copa completamente expuesta (Luz vertical y lateral dentro de 90° que llega a la copa en forma de un cono invertido).
4	Luz directa vertical completa ($\geq 90\%$ de la proyección de la copa expuesta a luz vertical); luz lateral bloqueada que llega a parte de los 90° del cono invertido sobre la copa).
3	Alguna luz directa (10-90% de la proyección vertical de la copa expuesta a luz vertical).
	Solo luz lateral ($< 10\%$ de la proyección vertical de la copa expuesta a luz vertical):
2.5	Alta luz lateral
2.0	Media luz lateral
1.5	Baja luz lateral
1	Luz indirecta (copa no iluminada directamente ni vertical o lateralmente)

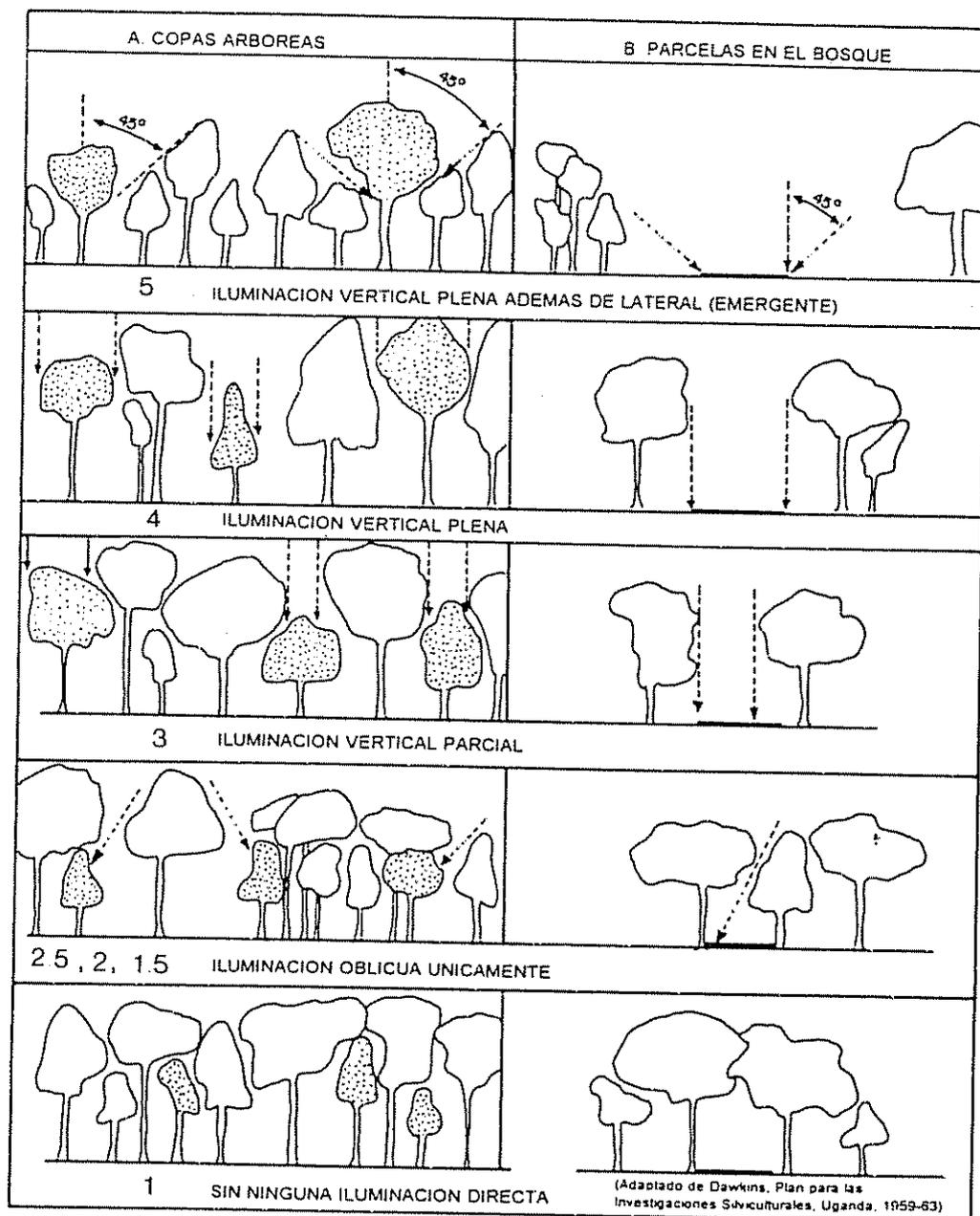


Fig. 2 Indices de iluminación de copas. Adaptado de Hutchinson (1992). Iluminación oblicua únicamente incluye: Alta iluminación lateral (2.5), iluminación lateral media (2.0), iluminación lateral baja (1.5).

3.2.4.2 Censos y mediciones de la regeneración natural

El muestreo de las 9 ha consideradas fué total (censo). En el bosque testigo y bosque primario se evaluaron las cuatro clases de tamaño, por ser los lugares que presentan condiciones naturales menos alteradas donde los individuos de hasta 19.9 cm de diámetro, germinaron y se establecieron en condiciones de iluminación no modificadas; en las parcelas con tratamiento de refinamiento-liberación no se tomaron en cuenta los individuos de las clases de tamaño 3 y 4, porque no se garantiza que individuos de este tamaño hayan estado en todo momento en condiciones naturales.

Las medidas del dap hasta un valor cercano a los 5 cm se tomaron con un vernier, se promediaron dos medidas transversales, para medidas mayores se empleó una cinta diamétrica, en ambos casos se limpiaron las enredaderas u otras plantas que obstaculizaban la medición.

Las alturas se tomaron con varas telescópicas de hasta 7.5 m o de hasta 15 m de alto, de acuerdo al tamaño de los árboles, en el caso de los árboles mayores a estas varas, las alturas fueron medidas con un hipsómetro.

Para el análisis de abundancias se tuvieron en cuenta todos los individuos dentro de las clase de tamaño especificadas. Para los cálculos de coeficientes de elongación se excluyeron los individuos que presentaron clara evidencia de daños, como rebrotes por reacción antes de la muerte del árbol ,cuando hay poca luz, por ataques de insectos o quebraduras por daños mecánicos.

3.3 Análisis y procedimientos estadísticos

Para el análisis de numerosas variables se empleó estadística no paramétrica, dado que se trabajó con variables discretas, con desigual número de muestras por especie. Todas las muestras tuvieron un nivel de significancia de 0.05. Para realizar estas pruebas se empleó el paquete estadístico SAS.

Abundancia de la regeneración

Cuando se probó el efecto de los tratamientos o tipos de bosque sobre la regeneración de las especies evaluadas, se hicieron comparaciones por especie entre intensidad de intervención para cada clase de tamaño. Estas pruebas se hicieron mediante el procedimiento Npar1way, acompañado de la opción Wilcoxon, que resultó en una prueba Kruskal-Wallis, cuando se hicieron comparaciones en las clases de tamaño brinzal y latizal bajo, donde se incluían los tres tratamientos, y pruebas Mann-Whitney en las clases de tamaño latizal alto y fustal, donde sólo se consideraba dos tipos de bosque, aprovechado y primario. También se hicieron las mismas pruebas con las especies agrupadas dentro de los gremios ecológicos subjetivos preliminares.

Índice de iluminación de copa

Para lograr apreciar agrupaciones por la iluminación de copa, se utilizó el procedimiento proc rank para la asignación de rangos a los datos, para luego aplicar una prueba de comparaciones múltiples de Duncan. Este procedimiento se realizó para cada clase de tamaño dentro de cada tipo de bosque.

Fase de bosque

Se utilizó análisis de varianza de una vía de Kruskal-Wallis para encontrar diferencias de proporción de fases de bosque entre los tratamientos.

Coefficientes de elongación y gremios ecológicos

El coeficiente de elongación es un índice sin dimensiones que proporciona una idea del alargamiento del árbol. Resulta de dividir el valor de la altura del árbol en cm entre su dap, también en cm.

Se correlacionó los coeficientes de elongación de cada especie con las clases de tamaño y con el índice de iluminación de copa. Con la finalidad de observar el efecto de la clase de tamaño y de la iluminación de copa en el coeficiente de elongación de cada especie.

Definición de gremios ecológicos y reclasificación de las especies en gremios ecológicos por análisis multivariado

Primero, con base en los estudios de Clark y Clark (1992), se agruparon las especies por micrositios de juveniles, mediante la comparación sintética de los micrositios de iluminación durante la regeneración; se graficaron las cuatro clases de tamaño de juveniles de cada especie (hasta 19.9 cm de diámetro) en función de: (a) la mediana por interpolación del índice de iluminación de copas, y (b) la proporción de individuos en fase de bosque de claro o reconstrucción. Este análisis de las curvas de preferencias de micrositios de iluminación.

Posteriormente con el procedimiento estadístico "Proc discrim crosslist posterr" de SAS, se efectuó un análisis de comparación para reclasificar las 14 especies, preliminarmente agrupadas en gremios ecológicos subjetivos como se

vé en el Cuadro 1, acápite 3.2.2. Para ello se evaluaron 18 variables, previamente estandarizadas, estas variables estaban comprendidas en 6 grupos con el fin de probar distintas reclasificaciones; inicialmente con todas las variables y posteriormente eliminando un grupo de variables diferente cada vez y así observar la consistencia o debilidad de la clasificación preliminar contra las reagrupaciones obtenidas.

Con un análisis discriminante canónico y un análisis de correlación, mediante los procedimientos SAS "proc candisc" y "proc corr", se generaron las variables canónicas CAN1, CAN2 y CAN3, para luego evaluar cuales grupos de variables son más importantes en la reclasificación de gremios.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Patrones de abundancia de la regeneración

Para evaluar si el grado de intervención ejerce un efecto sobre la abundancia de la regeneración natural se hizo una comparación del número de individuos de cada especie entre tipos de bosque y por clases de tamaño.

Como se observa en el Cuadro 3, correspondiente a los latizales bajos (clase de tamaño 2), solamente *Laetia procera* presenta una significancia menor al 5%; *Cecropia obtusifolia*, *Rollinia microsepala* y *Vochysia ferruginea* tienen una significancia ligeramente mayor a este porcentaje. Se nota que solamente en estos cuatro casos en los latizales bajos se presentan diferencias en la abundancia. En los brinzales (clase de tamaño 1) y en los fustales (clase de tamaño 4) no hubo diferencias de abundancia (ver cuadros 13 y 15, Anexos).

A pesar que *Cecropia insignis* y *Croton killipianus* no presentaron ningún latizal bajo en las tres parcelas del bosque primario, no muestran diferencias significativas en abundancia, esto debido a que al menos en una de las parcelas de los otros tipos de bosque tampoco están presentes estas especies.

En los latizales altos (clase de tamaño 3), solo una vez se observan diferencias de abundancia por intensidad de intervención, *Virola sebifera*, (ver Cuadro 14, Anexos) tiene una significancia poco menor al 10%.

Cuadro 3 Abundancia de la regeneración de las especies por tipo de bosque en la clase de tamaño 2, y la significancia de la prueba Kruskal-Wallis entre tipos de bosque o intensidades de intervención. Existen diferencias significativas si Probabilidad > |Z| ≤ 0.05.

Especie	Liberación			Testigo			Primario			Total	Signifi- cancia
	Parcela			Parcela			Parcela				
	3	5	9	2	4	8	10	11	12		
SIMAAM	2	58	6	2	18	20	8	11	11	128	N. S.
LAETPR	18	96	27	13	79	14	6	3	3	260	0.0496
VIROKO	6	3	3	1	5	2	4	4	3	31	N. S.
PENTMA	78	118	0	2	114	87	86	50	105	640	N. S.
CROTKI	12	117	0	51	2	0	0	0	0	182	N. S.
QUALPA	0	14	13	7	2	18	2	13	5	74	N. S.
VOCHFÉ	6	19	14	18	13	21	3	6	4	104	0.0769
VIROSE	21	29	11	2	30	29	4	6	15	147	N. S.
CALOBR	4	34	0	3	43	60	18	36	14	212	N. S.
APEIME	17	11	22	3	89	8	23	0	6	179	N. S.
CECRIN	1	10	0	0	22	0	0	0	0	33	N. S.
CECROB	1	21	23	4	17	3	0	0	0	69	0.0552
ROLLMI	2	30	7	2	66	1	0	0	0	108	0.0571
TAPIGU	18	39	3	4	20	25	6	27	12	154	N. S.

En los fustales (Cuadro 15, Anexos) no existen diferencias de la abundancia entre las especies por tipo de intervención, pero es importante notar la ausencia de algunas especies como *Calophyllum brasiliense* y *Apeiba membranacea*.

Se ha observado árboles grandes de *Apeiba membranacea* de 50 - 60 cm dap en el bosque primario, con abundante fructificación, pero probablemente sean muy difíciles las condiciones y escasas las oportunidades para el establecimiento de los individuos hacia clases mayores. Es de destacar que las diferencias que se observan en los latizales bajos, resalten el efecto que tuvo la intervención y el aprovechamiento respecto a la abundancia de micrositios para su regeneración. Es decir que en todas las especies donde se encontró diferencias de abundancia en la clase de tamaño laizales, corresponden a los gremios subjetivos preliminares de heliófitas efímeras y heliófitas durables.

Probablemente no se distingan efectos del tipo de bosque en la abundancia de especies para los brinzales (ver Cuadro 13, Anexos). Porque la existencia de individuos de esta clase en la mayoría de las especies, significaría que estos se hubiesen regenerado en una época reciente, posterior a la intervención. Donde los claros y los caminos producidos por esta muy probablemente ya estaban cubiertos por vegetación baja, posiblemente correspondiente a los individuos de los actuales latizales bajos, que puede ser muy densa y dificulta la entrada de luz al suelo. Smith et al (1992), encuentran que dos años después de la formación del claro, los niveles de luz son más bajos y más homogéneos.

Este hecho parece coincidir con la escasa regeneración de individuos encontrada en la parcela 9, correspondiente al tratamiento de bosque aprovechado con refinamiento-liberación, la cual es una parcela con topografía

accidentada, donde los árboles mayores están muy dispersos, lo que facilita el desarrollo de vegetación baja muy cerrada, pero por ello impidiendo la penetración de luz al suelo (Smith et al, 1992). Es importante notar que muchas especies heliófitas necesitan luz directa en el suelo o sobre las semillas para poder germinar (García, 1976; Putz, 1983; Vásquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1987; Brandani et al, 1988).

Otra explicación no excluyente es que la excesiva variabilidad en el número de individuos de una misma especie entre parcelas de un mismo tratamiento no permite obtener diferencias estadísticas entre tratamientos respecto a la abundancia por clase de tamaño.

Es de esperar que los tratamientos silviculturales no muestren efectos visibles en la abundancia de los latizales altos y los fustales entre intensidades de intervención, donde estos casi en su totalidad se establecieron antes del aprovechamiento y la intervención silvicultural; por lo que la intervención no pudo haber ejercido efecto antes a su aplicación. O al menos sus efectos sobre la mortalidad no han sido sensibles para poder determinar diferencias de abundancia de especies entre estas clases de tamaño.

En un análisis adicional del efecto del tipo de bosque en la abundancia de la regeneración, las especies se agruparon en los gremios subjetivos preliminares¹ (Cuadro 1). Según el Cuadro 4, para los gremios propuestos 1 y 2 hay un efecto en la abundancia debido al tipo de bosque; es decir que el bosque con tratamiento de liberación favorece el establecimiento de las especies de los gremios subjetivos preliminares heliófitas efímeras y heliófitas durables.

¹ Bryan Finegan, comunicación personal

La mayor abundancia de individuos de los gremios propuestos como heliófitas efímeras y heliófitas durables en bosque con tratamiento de liberación evidentemente es una consecuencia de la mayor iluminación, de acuerdo a las pruebas mostradas en el Cuadro 8 (Pag. 60), donde se aprecia una mayor proporción de micrositos en fase de bosque en claro o reconstrucción.

No hay evidencia estadística sobre el efecto de la intensidad de intervención para la abundancia entre especies de los gremios propuestos como intermedias y tolerantes. Lo que podría indicar que estas especies son indiferentes a la apertura del dosel, que no muestran capacidad de respuesta en cuanto a la abundancia y que tampoco serían perjudicadas por la repentina entrada de luz. Cabrelli (1992) investigó el efecto del incremento en el crecimiento favorecido por las aperturas.

Cuadro 4 Abundancia de la regeneración de los gremios ecológicos subjetivos preliminares (Finegan, Com. Pers.) entre tipos de bosque o intensidades de intervención, la significancia de la prueba Kruskal-Wallis, > 0.05 .

Gremio	Bosque liberado			B. aprovechado			B. Primario			Prob. > CHI ² =
	Parcela			Parcela			Parcela			
	3	5	9	2	4	8	10	11	12	
1	14	180	25	85	41	3	0	0	0	0.0020
2	97	418	83	67	335	103	74	61	38	0.0279
3	7	72	21	11	51	115	28	69	22	N. S.
4	519	1298	21	14	977	571	428	375	591	N. S.

Gremio 1 = heliófitas efímeras : *Croton killipianus*, *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*.

Gremio 2 = heliófitas durables : *Simarouba amara*, *Laetia procera*, *Vochysia ferruginea*,
Apeiba membranacea, *Rollinia microsepala*.

Gremio 3 = intermedias : *Qualea paraense*, *Calophyllum brasiliense*.

Gremio 4 = tolerantes : *Pentaclethra maculosa*, *Tapirira guianensis*, *Virola koschnyii*, *Virola sebifera*.

4.2 Microhábitats de la regeneración

4.2.1 Índice de iluminación de copa

En los cuadros 5b y 5c se observa de manera general que el índice de iluminación de copa se incrementa conforme aumenta la clase de tamaño de latizal alto hacia fustal. Tendencia que también se aprecia en las curvas de microhábitats de regeneración (Fig. 3, Pag. 68). Esto puede explicarse porque al tener la copa más alta, se poseen de una mejor exposición lumínica, independientemente de la cobertura del dosel, tal como lo mencionan Clark y Clark (1992). No ocurre lo mismo de brinzales hacia latizales bajos, mas bien en los tres tipos de intervención existe una tendencia generalizada a disminuir la iluminación.

Con la prueba de Duncan, se formaron grupos de especies con semejanza de valores del índice de iluminación de copas, estos grupos se elaboraron por clase de tamaño dentro de cada intensidad de intervención o tipo de bosque.

Como una apreciación general, en los mismos cuadros 5a, 5b y 5c, puede verse que existen diferentes tendencias en como se forman las agrupaciones de acuerdo con la prueba Duncan, tanto si se analizan desde el tipo de bosque o desde las clases de tamaño. En los brinzales del bosque aprovechado (Cuadro 5b), debido probablemente a que se generó mayor diversidad de ambientes al mantenerse partes no tocadas del bosque primario, combinada con parches de distinto grado de intervención; se observa mayor número de agrupaciones por la prueba Duncan, seguido en número de agrupaciones por los brinzales en el bosque con liberación (Cuadro 5a).

Cuadro 5a Bosque con liberación. Ordenación de las especies por su iluminación mediante agrupaciones efectuadas con la prueba Duncan (obtenidas por ranqueo de medianas de iluminación de copas, $\alpha = 0.05$. Medianas de iluminación de copas obtenidas por interpolación; Zokal et al, 1981). () número de individuos evaluados.

Brinzal			Latizal bajo			Latizal alto	Fustal
Código Especie	Med. Ilum.	Grupos Duncan	Código Especie	Med. Ilum.	Grupos Duncan		
TAPIGU (361)	3.23	A	CECRIN (12)	3.03	A		
		A			A		
		A			A		
CECRIN (4)	3.50	B	VIROKO (12)	3.00	A		
		B			A		
		B			A		
CECROB (6)	3.25	B	LAETPR (141)	2.99	B A		
		B			B A		
		B			B A		
APEIME (13)	3.08	B	CECROB (44)	2.92	B A C		
		B			B A C		
		B			B A C		
ROLLMI (29)	2.98	B	ROLLMI (39)	2.78	B A C		
		B			B A C		
		B			B A C		
VOCHF (54)	2.86	B D	CROTKE (129)	2.77	B A C		
		B D			B C		
		B D			B C		
CROTKE (30)	2.75	B D	APEIME (50)	2.71	B D C		
		B D			D C		
		B D			D C		
CALOBR (8)	2.67	B D	SIMAAM (66)	2.70	E D C		
		B D			E D C		
		B D			E D C		
LAETPR (57)	2.52	B D	PENTMA (191)	2.66	E D C		
		D			E D C		
		D			E D C		
SIMAAM (107)	2.57	D	CALOBR (38)	2.61	E D C		
		D			E D		
		D			E D		
VIROKO (35)	2.50	D	TAPIGU (60)	2.55	E D		
		D			E		
		D			E		
VIROSE (17)	2.50	D	QUALPA (27)	2.54	E		
		D			E		
		D			E		
QUALPA (26)	2.50	D	VIROSE (61)	2.51	E		
		D			E		
		D			E		
PENTMA (1095)	2.42	D	VOCHF (39)	2.48	E		

Cuadro 5b Bosque aprovechado. Ordenación de las especies por su iluminación mediante agrupaciones efectuadas con la prueba Duncan (obtenidas por ranqueo de medianas de iluminación de copas, $\alpha = 0.05$. Medianas de iluminación de copas obtenidas por interpolación; Zokal et al, 1981). () número de individuos evaluados.

Brinzal			Latizal bajo			Latizal alto			Fustal		
Código Especie	Med. Ilum.	Grupos Duncan	Código Especie	Med. Ilum.	Grupos Duncan	Cód. Esp.	Med. Ilum.	Grupos Duncan	Cód. Esp.	Med. Ilum.	Grupos Duncan
CROTKI (30)	3.00	A	CROTKI (53)	3.00	A	CECRIN (6)	3.25	A	CECROB (2)	4.00	A
VIROKO (5)	3.00	B	CECRIN (22)	2.70	A	CROTKI (8)	3.25	B A	LAETPR (24)	3.23	B A
LAETPR (9)	2.50	C B	CECROB (24)	2.66	A	VOCHF (4)	3.13	B A	SIMAAM (6)	4.00	B A C
SIMAAM (48)	2.51	C B D	LAETPR (106)	2.61	B A	CECROB (8)	3.00	B A	CROTKI (9)	4.00	B A C
ROLLMI (17)	2.47	C B D	APEIME (9)	3.05	B A C	ROLLMI (1)	3.00	B A	VOCHF (4)	3.50	B A C
VOCHF (49)	2.89	C E B D	ROLLMI (69)	2.47	B A C	SIMAAM (7)	3.00	B A	TAPIGU (3)	3.13	B A C
VIROSE (28)	2.33	C E D	SIMAAM (40)	2.51	B D C	LAETPR (25)	2.92	B A	VIROKO (2)	3.00	B C
PENTMA (1166)	2.19	E D	VIROSE (61)	2.42	B D C	APEIME (12)	3.00	B A C	VIROSE (2)	3.00	B C
CALOBR (15)	2.14	E D	VOCHF (52)	2.32	B D C	TAPIGU (8)	3.00	B A C	QUALPA (2)	3.25	C C
APEIME (16)	2.14	E D	TAPIGU (49)	2.45	D C	VIROSE (8)	2.50	B A C	PENTMA (29)	3.13	C C
TAPIGU (40)	2.18	E	PENTMA (203)	2.42	D C	CALOBR (3)	2.75	B C			C C
QUALPA (30)	2.07	E	VIROKO (8)	3.13	D	PENTMA (32)	2.09	B C			C C
			QUALPA (27)	2.34	D	QUALPA (2)	2.25	C			C
			CALOBR (106)	2.21	D						

Cuadro 5c Bosque primario. Ordenación de las especies por su iluminación mediante agrupaciones efectuadas con la prueba Duncan (obtenidas por ranqueo de medianas de iluminación de copas, $\alpha = 0.05$. Medianas de iluminación de copas obtenidas por interpolación; Zokal et al, 1981). () número de individuos evaluados.

Brinzal			latizal bajo			latizal alto			Fustal		
Cód. Esp.	Med. Ilum.	Grupos Duncan	Código Especie	Med. Ilum.	Grupos Duncan	Cód. Esp.	Med. Ilum.	Grupos Duncan	Código Esp.	Med. Ilum.	Grupos Duncan
ROLLMI (1)	3.00	A	VOCHF (13)	2.58	A	CECROB (4)	4.00	A	CECRIN (1)	5.00	A
SIMAAM (47)	2.19	B	LAETPR (12)	2.42	B	VIROKO (3)	3.13	A	ROLLMI (1)	4.00	B A
VOCHF (22)	2.04	B	VIROKO (11)	1.61	B	SIMAAM (3)	3.13	A	SIMAAM (3)	3.13	B A
TAPIGU (18)	1.83	B	CALOBR (68)	2.21	B D	LAETPR (13)	3.09	A	VOCHF (3)	3.50	B A
QUALPA (16)	1.83	B	SIMAAM (22)	2.08	B D	QUALPA (7)	3.05	A	LAETPR (5)	3.00	B A C
CALOBR (15)	1.82	B	QUALPA (20)	2.06	B D	ROLLMI (1)	2.50	A	PENTMA (31)	2.75	B C
VIROSE (33)	1.68	B	APEIME (29)	2.04	B D	CALOBR (7)	2.50	A	TAPIGU (3)	2.25	B C
PENTMA (1007)	1.71	B	TAPIGU (45)	1.83	B D	VIROSE (2)	2.50	A	VIROKO (1)	2.00	C
LAETPR (5)	1.63	B	PENTMA (241)	1.83	D	TAPIGU (3)	2.25	A			
VIROKO (15)	1.61	B	VIROSE (25)	1.89	D	APEIME (7)	2.25	A			
APEIME (14)	1.55	B				VOCHF (2)	2.25	A			
						PENTMA (51)	2.12	A			

En los brinzales del bosque con liberación (Cuadro 5a) se distinguen: Dos grupos de iluminación con los valores más altos, un tercero con los valores bajos, y un cuarto conformado por las especies con los valores intermedios. Como reafirmando el hecho que hay dos especies, *Vochysia ferruginea* y *Croton killipianus*, con posiciones y valores centrales que pertenecen a los cuatro grupos.

Es importante resaltar que únicamente en el bosque con liberación se presentan brinzales de todas las especies. Se confirma aquí también que *Cecropia insignis* y *Cecropia obtusifolia*, ampliamente como heliófitas efímeras, u otro equivalente ecológico como pioneras (Clark et al, 1993) necesitan bosques con mayor perturbación para germinar.

En los brinzales del bosque aprovechado (Cuadro 5b), existe una tendencia similar, aunque esta vez es más marcada la separación de grupos, ya que sólo *Vochysia ferruginea* pertenece a los cuatro grupos de iluminación, y existen dos grupos con los valores más altos, uno con las especies con valores más bajos y un cuarto con valores centrales pero con tendencia a conformar las especies de valores bajos, y finalmente un grupo aislado conformado por *Croton killipianus* con el mismo valor que *Viola koschnyii*, la primera especie del grupo con valores altos. Parece existir una polarización de valores de iluminación, con dos grupos con los valores mayores y dos grupos con los valores menores y con el consecuente traslape.

En los brinzales del bosque primario (Cuadro 5c), existen 2 grupos de iluminación, aunque la separación de *Rollinia microsepala* puede ser explicada por tener una sola muestra en la iluminación de copa más alta del grupo. Esta agrupación más sencilla puede deberse a que existe menos diversidad de

ambientes, y aunque ocurren claros naturales estos son más pequeños y su efecto es amortiguado por el bosque aledaño; es decir que la iluminación que llega a la vegetación baja en el bosque primario es relativamente homogénea.

Un hecho relevante es que en los individuos de la clase de tamaño brinzal del bosque primario (cuadro 5c), no se presentan individuos del gremio preliminarmente clasificado como heliófitas efímeras, siendo estas : *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia* y *Croton killipianus*, probablemente los claros presentes no ofrezcan suficiente iluminación para iniciar su germinación o si esta ocurre, la luz no es suficiente para su posterior desarrollo y establecimiento (Vasquez-Yañez y Orozco-Segovia, 1987; Putz, 1983).

En los latizales bajos del bosque con liberación (Cuadro 5a), puede notarse una mayor polarización. Se presentan cinco grupos de iluminación, dos de ellos tendientes a asociar las especies con los valores más altos, otros dos con tendencia a agrupar las especies con valores menores, y un quinto ligeramente más amplio que abarca las especies con valores centrales, solamente *Apeiba membranacea* pertenece a tres grupos con tendencia central, las otras especies están asociadas a los grupos de valores extremos, y las de valores centrales con el grupo de valores medios.

Existe cierta concordancia con la ordenación de las especies y los gremios ecológicos preliminares, así *cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia* y *Laetia procera* están en los grupos Duncan de valores de iluminación de copa más altos; *Pentaclethra macroloba*, *Calophyllum brasiliense*, *Qualea paraense*, *Tapirira guianensis*, *Virola sebifera*, se encuentran en los grupos Duncan de valores más bajos.

En los latizales bajos del bosque testigo (Cuadro 5b), la tendencia de polarización de los grupos es menor, esta vez existen dos grupos con valores extremos sin traslaparse, y dos grupos con valores centrales, que se traslapan sobre las especies con valores menos extremos.

También se observa la tendencia a separar las especies clasificadas previamente como heliófitas efímeras en los grupos Duncan de valores mayores, así *Croton killipianus*, *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*, pertenecen al grupo Duncan con valores mayores de iluminación y *Laetia procera*, *Apeiba membranacea*, *Rollinia microsepala*, al mismo grupo y a la parte superior del grupo Duncan que sigue al de los valores mayores de iluminación. Del otro lado *Calophyllum brasiliense*, *Qualea paraense* y *Virola koschnyi* pertenecen al grupo Duncan con valores más bajos, y *Tapirira guianensis* y *Pentaclethra macroloba* pertenecen al mismo grupo Duncan y también a la parte inferior del segundo grupo más bajo.

Para los latizales bajos del bosque primario (Cuadro 5c), las diferencias son menos marcadas, existiendo cuatro grupos, dos de ellos con las especies de valores altos pero abarcando los valores centrales y hasta algo menores, y recíprocamente dos grupos con los valores menores, pero incluyendo las especies con valores centrales, dando como resultado que tres especies estén incluidas en los cuatro grupos. Es importante destacar la ausencia de *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*, *Croton killipianus* (heliófitas efímeras) y *Rollinia microsepala* (heliófita durable).

En los latizales altos, parece existir menos diferenciación de grupos, así en el bosque testigo (Cuadro 5b), se forman tres grupos, dos de ellos muy amplios, el que contiene las especies con los valores mayores abarca diez de las 13 especies presentes, el segundo que abarca las especies centrales sólo excluye aquellas con los valores máximos y mínimos, es decir contiene 11 de las 13

especies, y un tercer grupo que cubre seis de las especies con valores menores. Siempre la misma tendencia de especies de heliófitas en los grupos de valores más altos y las especies tolerantes en los grupos Duncan de valores de iluminación más bajos. Asimismo, las 12 especies de latizales altos presentes en el bosque primario (Cuadro 5c), están incluidas en un mismo grupo a pesar que los valores extremos son relativamente distantes. Aunque los valores de la mediana de iluminación mantenían la tendencia de valores de formar grupos Duncan de valores mayores con heliófitas y los grupos con valores de iluminación de copa agrupaba a las especies tolerantes. El menor valor dado por *Pentaclethra macroloba*, ligeramente superior a la mediana de iluminación directa lateral y el valor mayor dado por *Cecropia obtusifolia*, con iluminación directa superior plena.

En los fustales para los tipos de bosque testigo y primario se observa la formación de grupos de iluminación relativamente amplios, ambos tipos de bosque tienen tres grupos, uno con los valores mayores y centrales, otro como contraposición con los valores menores a medios y un tercero con los valores centrales, excluyendo los extremos. En el bosque testigo solo hay 10 de las 14 especies y en el bosque primario solo 8 de las 14 especies estudiadas.

Haciendo una apreciación subjetiva de la iluminación de copas por clase de tamaño, en la clase de tamaño brinzal (Cuadros 5a, 5b, 5c), encontramos que los valores menores de las medianas se encuentran del más bajo al más alto en el bosque primario, el bosque testigo y el bosque con liberación, respectivamente, lo que se ajustaría a lo visto en los Cuadros 5a, 5b, 5c. Donde se observa una mayor proporción de micrositos de iluminación con luz baja en el bosque primario, y una mayor proporción de micrositos de iluminación de luz alta en las parcelas del tipo de bosque con intervención.

Siguiendo con los brinzales (Cuadros 5a, 5b, 5c), coincidentemente el valor más bajo de mediana de iluminación es muy cercano a 1.50, correspondiente a *Apeiba membranacea* en el bosque primario (Cuadro 5c), que es el valor de baja luz lateral; un valor menor intermedio representado por *Qualea paraense* correspondiente al bosque testigo (cuadro 5b), muy cerca de 2.0 que es el valor de luz lateral media; y de los valores más bajos del tipo de bosque con liberación (Cuadro 5a), se encuentra *Pentaclethra maculosa* con 2.42, muy cercano a la alta iluminación lateral.

Pudiendo resumirse que: En los brinzales para el tipo de bosque primario, los valores mas bajos corresponden a baja iluminación directa lateral; en el bosque testigo la iluminación más baja sería iluminación lateral media y para el bosque con liberación la iluminación más baja es iluminación lateral alta.

Los valores más altos de las medianas en los brinzales son muy cercanos: Para el bosque testigo y el bosque primario es 3.0; para el bosque con liberación es 3.50 correspondiendo a *Cecropia insignis*, el siguiente valor más bajo es 3.25 de *Cecropia obtusifolia*.

De acuerdo a los Cuadros 5a, 5b y 5c, los valores de iluminación de copa de los latizales bajos, son muy similares a los valores de los brinzales para cada tipo de bosque; se mantiene que la iluminación más baja corresponde al bosque primario, luego al bosque testigo, la iluminación más alta corresponde al bosque con liberación, aunque con un valor cercano al más alto del bosque testigo.

Con los latizales bajos, el ámbito de valores de iluminación es más estrecho con respecto al ámbito de valores de los brinzales. Como podía esperarse, los valores menores de iluminación son algo mayores que en la clase de tamaño precedente, pero para el bosque primario y el bosque con liberación, los valores máximos son menores con respecto a los valores máximos de la clase

precedente, en el bosque testigo el valor máximo es ligeramente superior que el de los brinzales.

Por alguna razón, los individuos de latizales bajos, en las tres intensidades de intervención (Cuadros 5a, 5b y 5c), no consiguen tener mejor iluminación que los brinzales. Probablemente al ser de mayores dimensiones tengan menos cabida en la fase de claro, que casi siempre es más abierta; y que al tener mayor presencia en fase de reconstrucción que generalmente es más tupida, o en la fase madura que es de vegetación mucho más alta, reciben menos iluminación.

En los latizales altos en el bosque testigo (Cuadro 5b), el ámbito de iluminación también es estrecho y casi no hay diferencias con respecto a los valores mínimos y máximos de los latizales bajos, se forman tres grupos, aunque podrían ser dos, ya que hay un tercero que se superpone sobre nueve de las trece especies presentes en este tipo de bosque.

De acuerdo al tipo de bosque, la inexistencia de individuos de ciertas clases de tamaño en algunas especies, pudiera resultar indicativo. Que bajo estas condiciones es muy difícil su sobrevivencia, así para las parcelas con tratamiento de liberación, donde aparentemente los micrositios de regeneración están más iluminados, están presentes individuos del gremio heliófitas efímeras, cuando en las parcelas del tipo de bosque primario las especies de este gremio no existen como brinzales.

Si bien de manera global, en cada tipo de bosque y por clase de tamaño se forman grupos, las especies dentro de estos no conservan ninguna tendencia, es decir que en otra clase de tamaño o en otra intensidad de intervención es muy probable que se agrupe con otras especies. En general salvo algunas especies es muy difícil observar tendencias de agrupación o clasificación teniendo en cuenta sólo los datos de medianas de iluminación de copas.

En las dos clases de tamaño mayores parece existir mayor consistencia en la ordenación o formación de grupos, sin embargo existe un cambio brusco de especies que en los latizales altos tenían los valores más altos y posteriormente en los fustales tienen los valores de iluminación de copa más bajos, aunque la diferencia de valores no sea considerable.

De manera global se observa que mediante la formación de grupos con la prueba Duncan. Se puede discernir con cierta reiteración, que las especies más representativas de los grupos extremos: heliófitas efímeras y tolerantes. Existe un grupo de especies con valores de iluminación de copa intermedios, y que fluctúan ya sea con los valores máximos y un grupo con los valores menores, en diferentes tipos de intervención y en diferentes clases de tamaño.

Para observar el efecto de la intervención silvicultural en la distribución de los micrositios de iluminación entre los tipos de bosque, se ha agrupado los índices de iluminación de copa en **luz baja** que corresponde a los valores 1 y 1.5; **luz mediana** para los valores 2 y 2.5; y **luz alta** para los valores 3, 4 y 5. Las comparaciones se han realizado con las proporciones que abarcan estos grupos de índices de iluminación dentro de cada parcela, por considerarse que los totales de individuos dentro de cada parcela son muy variables y dificultan la comparación.

De acuerdo con el Cuadro 6, se puede afirmar que en el bosque primario existe una mayor proporción de micrositios de regeneración con iluminación baja, que con respecto a los otros dos tipos de bosque. En los otros tipos de bosque (con liberación y aprovechado) existe una mayor proporción de micrositios de regeneración con iluminación alta.

Este hecho se encuentra relacionado con las diferencias de proporción de fases de bosque entre los tratamientos. En el bosque primario, al existir mayor proporción de iluminación baja (Cuadro 6), es muy lógico que exista mayor proporción de fase de bosque en estado maduro como se observa en el Cuadro 8 (Pag. 60).

En la luz media estadísticamente no existen diferencias de proporción entre tipos de bosque. En la luz alta, existe un 11 % de probabilidad de error que no existan diferencias de proporción entre intensidades de intervención, aparentemente existe menor proporción de luz alta para el tipo de bosque primario.

Cuadro 6 Comparación de proporciones (en negritas) de tipos de iluminación entre tipos de bosque, prueba Kruskal - wallis. La luz baja fué obtenida por agrupación de los valores de iluminación de copas 1 y 1.5; la luz media agrupando los valores 2 y 2.5; la luz alta agrupando los valores 3, 4 y 5 de iluminación de copa.

Luz	Liberación			Testigo			Primario			Signifi- cancia
	Parcela			Parcela			Parcela			
	3	5	9	2	4	8	10	11	12	
Baja N %	81 12	21 1	21 12	20 8	157 11	32 4	222 40	154 28	441 60	0.0608
Media N %	439 67	989 49	69 40	96 39	1109 77	595 68	301 54	274 51	224 31	0.05611
Alta N %	138 21	1017 50	81 48	132 53	179 12	251 28	33 6	112 21	66 9	0.1133
Total N %	658 100	2027 100	171 100	248 100	1445 100	878 100	556 100	540 100	731 100	7254

4.2.2 Fase de bosque o ciclo de regeneración

La fase de bosque constituye el estado del ciclo de regeneración o estado sucesional del micrositio de regeneración, este tiene estrecha relación con la iluminación que pudiera llegar a este micrositio, sin embargo la iluminación sobre cada individuo en particular puede ser muy variable en un mismo claro o parche de bosque en reconstrucción dentro de una eco-unidad (Clark y Clark, 1987; Smith et al, 1992).

Para apreciar el efecto de las intensidades de intervención en las proporciones de las fases de bosque, se han realizado dos pruebas; la primera, ver Cuadro 7, donde se compararon las cantidades totales de micrositios por parcelas; otra vez la comparación de cantidades totales resultan en diferencias poco significativas debido a que las cantidades totales entre parcelas dentro de tratamientos resultan muy variables.

Para eliminar el efecto de la variabilidad de cantidades totales de micrositios de fases de bosque entre parcelas, en el Cuadro 7, se realizó una prueba entre proporciones de fase de bosque por parcela, Cuadro 8, las diferencias son muy evidentes. En el bosque primario se concentra la mayor proporción de micrositios con fase de bosque madura, seguido de el bosque testigo y la menor proporción de micrositios en fase madura se encuentra en el bosque con liberación; recíprocamente la mayor proporción de micrositios con fase de claro o reconstrucción la tienen las parcelas con tratamiento de liberación, seguido de las parcelas con bosque testigo y finalmente las parcelas con bosque primario.

Parece existir concordancia entre la mayor proporción de fase de bosque primario, y la mayor proporción de iluminación baja para las parcelas correspondientes al tipo de bosque primario (acápite 4.2.1, Cuadro 6, Pag. 58).

4.3 Coeficiente de elongación

El coeficiente de elongación es un índice sin dimensiones que resulta de dividir el valor de la altura del árbol en cm entre su dap, también en cm. Nos da una idea del alargamiento del árbol.

Los coeficientes de elongación disminuyen conforme aumentan las clases de tamaño (Cuadro 9). De acuerdo a los coeficientes de correlación de la prueba de Pearson, se observa correlación negativa para todas especies; y la mayoría de ellas con una probabilidad muy baja de 0.0001, que la correlación no se cumpla.

Este hecho estaría señalando la necesidad de los individuos menores de dedicar energías en crecer en altura, para no ser sombreado por las plantas cercanas (Smith, 1986). Por otro lado, con el precepto que en las mismas condiciones las especies con mayores requerimientos de iluminación tendrían un coeficiente de elongación mayor que las especies que se adaptan a sitios con menor luminosidad (Blaser y Camacho, 1991), por lo que especies que son más heliófitas tendrían coeficientes de elongación más altos, y las especies con coeficientes de elongación más bajos soportarían mejor los sitios menos iluminados.

Según los valores del cuadro 9, en forma general en las clases de tamaño menores, brinzal y latizal bajo, las especies del gremio subjetivo preliminar heliófitas efímeras tienen los coeficientes de elongación de valores menores. Al parecer estos resultados son contradictorios con lo enunciado en el párrafo anterior, según el cual las especies menos tolerantes a la sombra tendrían coeficientes de elongación más altos. Una explicación a este hecho podría venir de que individuos están ubicados en lugares de muy buena iluminación, por lo que no necesitan asignar tantos recursos a crecer en altura, al contrario de los individuos que pueden establecerse en lugares con poca iluminación, estos sí

estarían adaptados a tener fustes más alargados por mayor crecimiento longitudinal cuando tienen poca luz, las especies del gremio heliófitas efímeras, simplemente desaparecerían.

De acuerdo al Cuadro 9, el ámbito de valores del coeficiente de elongación es muy amplio en la clase de tamaño brinzal, así el valor más bajo es 119.2 en *Croton killipianus* y el valor más alto es 392.5 en *Rollinia microsepala*. Es decir el valor más alto es 254 % del valor más bajo. En la clase de tamaño latizal bajo, este ámbito no es tan grande. El valor más alto, 254.93 correspondiente a *Vochysia ferruginea* es 156 % al valor más bajo correspondiente a *Virola koschnyii*, con un coeficiente de 164. En la clase de tamaño latizal alto, el valor más alto lo tiene *Calophyllum brasiliense* con 162.6, que es 142 % de 114.5 el valor mas bajo correspondiente a *Virola koschnyi*. En la clase de tamaño fustal, este ámbito es similar a la clase de tamaño latizal alto, así tenemos a *Laetia procera* con el valor de 133.7, que es 143 % de 93.8 el valor más bajo correspondiente también a *Virola koschnyii*.

Si existiese algún efecto de la iluminación de copa en la forma de crecimiento de los árboles, esta debería darse en la primera clase de tamaño, donde se observa la mayor variación, no ocurriendo esto en las clases de tamaño mayores, donde los valores del coeficiente de elongación son poco variables.

Contrariamente a lo que se pensaba originalmente, los coeficientes de elongación en la clase de tamaño brinzal, las especies consideradas como heliófitas efímeras resultan tener los valores mas bajos, esto podría indicar que no necesitan crecer mucho en altura, y como evidentemente no se adaptan a la sombra, están ubicadas mayormente en micrositiros de alta iluminación, su ausencia en lugares de baja iluminación puede indicar que no se están regenerando en estos lugares, o que después de germinar tienen un corto periodo de vida.

Cuadro 9 Coeficientes de Pearson para la correlación entre el coeficiente de elongación medio por especie y clase de tamaño. * Valores faltantes calculados por regresión.

Especie	Coeficiente de elongación por tamaño				Coefic. Pearson	Prob.
	Brinzal	Lat. Bajo	Lat. Alto	Fustal		
SIMAAM	214.36	202.21	146.77	109.86	-0.551	0.0001
LAETPR	128.30	184.29	156.98	133.74	-0.379	0.0001
VIROKO	236.10*	163.83	114.55	93.79	-0.441	0.0401
PENTMA	353.40	233.83	131.31	109.93	-0.569	0.0001
CROTKI	119.76	182.00	138.47	128.26	-0.761	0.0001
QUALPA	366.20*	242.09	135.11	124.33	-0.485	0.0001
VOCHFÉ	252.50	254.93	145.52	115.88	-0.444	0.0001
VIROSE	222.68	219.90	149.00	124.15	-0.443	0.0001
CALOBR	299.91	240.09	162.57	114.00	-0.253	0.0004
APEIME	370.00	198.37	122.55	109.30	-0.462	0.0001
CECRIN	200.90*	179.54	132.27	106.39	-0.414	0.0135
CECROB	144.40*	164.59	135.31	124.23	-0.300	0.0115
ROLLMI	392.50	235.04	142.93	113.40	-0.377	0.0005
TAPIGU	210.00	204.26	136.97	110.35	-0.474	0.0001

Para visualizar el efecto de la diferencia de la intensidad de iluminación en los coeficientes de elongación, se han calculado por separado los coeficientes de elongación medios por especie y clase de tamaño (Cuadro 10). En estos cálculos se considera como individuos con iluminación directa oblicua, a aquellos comprendidos en las categorías 1, 1.5, 2 y 2,5 del índice de iluminación de copa de Clark y Clark (1987); y como individuos con iluminación directa vertical a aquellos con las categorías 3, 4 y 5.

Se incluyen sólo las clases de tamaño latizal bajo y latizal alto, porque se considera que en estas categorías es crucial y más visible las adaptaciones a los cambios ambientales, como son la iluminación.

Como se puede observar en el Cuadro 10, los cocientes obtenidos entre los coeficientes de iluminación directa vertical, y los coeficientes de iluminación directa oblicua no se alejan demasiado de la unidad, tampoco existe una tendencia evidente que los coeficientes de las especies en la iluminación oblicua sean mayores en la clase de tamaño latizal bajo.

El análisis de los coeficientes de elongación, separando las intensidades de iluminación no permite observar un efecto de la intensidad de iluminación sobre los coeficientes de elongación en los latizales bajos y altos.

Cuadro 10 Coeficientes de elongación para iluminación oblicua (incluye índices de iluminación de copas 1, 1.5, 2.0 y 2.5; Cuadro 2), y para iluminación vertical (incluye índices de iluminación de copas 3, 4 y 5; Cuadro 2). En las clases de tamaño latizal bajo y latizal alto. Y cociente entre iluminación vertical e iluminación oblicua para las clases de tamaño latizal bajo y latizal alto.

Especie (gremio)	Latizal bajo		Latizal alto		I. Ver./I. Obl.	
	I. Oblic.	I. Vert.	I. Oblic.	I. Vert.	Lat. B.	Lat. A.
CECRIN(1)	200.34	165.67	129.63	132.71	0.8269	1.0238
CECROB(1)	166.16	163.44		135.31	0.9836	
CROTKI(1)	183.91	180.25	153.91	180.25	0.9801	1.1711
LAETPR(2)	210.75	180.61	183.49	152.07	0.8569	0.8288
APEIME(2)	208.05	181.55	136.57	115.54	0.8726	0.8460
ROLLMI(2)	224.73	246.81		142.93	1.0983	
SIMAAM(2)	213.27	185.15	130.74	154.78	0.8681	1.1857
VOCHF(2)	251.59	263.15	143.16	146.71	1.0459	1.0248
QUALPA(3)	239.54	251.46	144.36	127.41	1.0498	0.8826
CALOBR(3)	242.25	231.90	166.68	133.84	0.9573	0.8029
PENTMA(4)	239.36	215.01	129.63	134.34	0.8983	1.0363
TAPIGU(4)	197.54	230.28	126.73	149.77	1.1657	1.1818
VIROKO(4)	166.19	159.42	114.54		0.9592	
VIROSE(4)	224.64	201.36	147.32	150.69	0.8964	1.0229

4.4 Definición de gremios : análisis multivariado

La importancia de este análisis radica, en que integra todos los grupos de variables que en algunos analisis individuales previos resultaron poco satisfactorios para tratar de diferenciar o formar grupos. Estos efectos individuales al irse acumulando en un análisis multivariado podrian permitir observar con mayor facilidad los contrastes que eran dificiles de probar estadísticamente con variables separadas.

4.4.1 Curvas de distribución de microhábitats

Las curvas de distribución de microhábitats (Clark y Clark, 1992), fueron construidas con base en los datos de los tipos de bosque primario y testigo, porque en estos bosques se tomaron en cuenta los individuos de las cuatro clases de tamaño.

Las curvas (Fig. 3) representan una forma sencilla de análisis multivariado, porque en ellas en un espacio bidimensional se integra la mediana del índice de iluminación de copa y la proporción de individuos en fase de claro o reconstrucción a través de los cambios que ocurren a través de las cuatro clases de tamaño.

En función al análisis de las formas de las curvas de distribución de microhábitats, y considerando la clasificación de gremios subjetivos preliminares del Cuadro 1 (acápite 3.2.2, Pag. 29). Los gremios quedarían reagrupados en :

Heliófitas A : *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*, *Croton killipianus*.

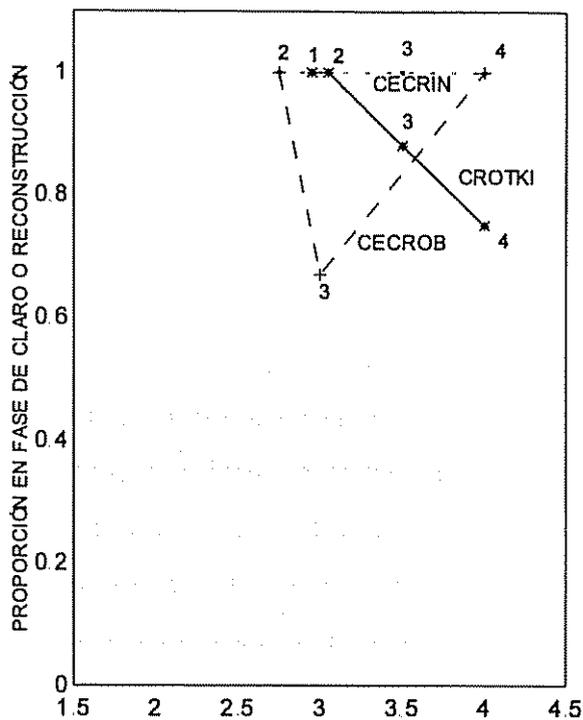
Heliófitas B: *Vochysia ferruginea*, *Simarouba amara*, *Laetia procera*.

Intermedias : *Apeiba membranacea*, *Calophyllum brasiliense*, *Qualea paraense*,
Virola koschnyii.

Tolerantes : *Pentaclethra macroloba*, *Tapirira guianensis*, *Virola sebifera*.

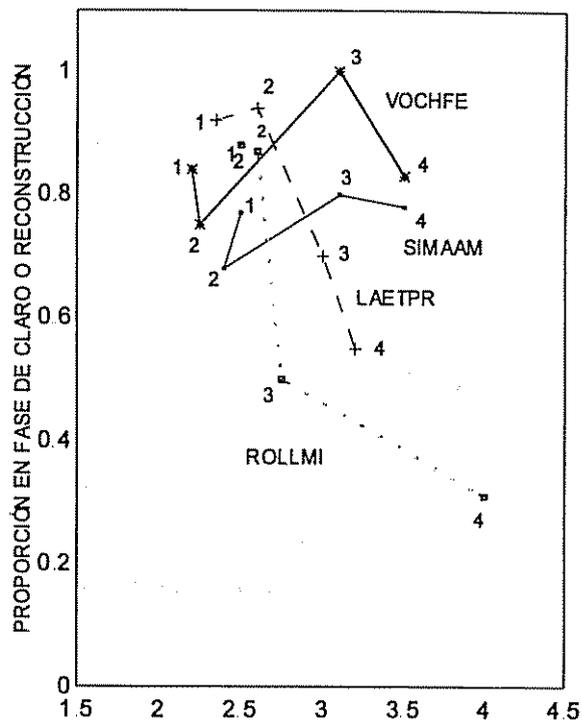
Se puede notar en la Fig. 3a, las especies que corresponden al gremio heliófitas A. Estas se ubican en una zona con alta iluminación y una alta proporción de individuos en fase de claro o reconstrucción, en todas las clases de tamaño, sólo *Croton killipianus* presenta individuos en la clase de brinzales, eso nos está indicando que las condiciones de iluminación de la superficie censada se presentan poco favorables para el establecimiento de este gremio. Se interpreta que estas tres especies están ocupando los micrositos de mayor iluminación, lo que no ocurre con las especies de los otros tres gremios. Ello refrenda que estos micrositos de mayor iluminación también se ubican en la fase de bosque de claro o reconstrucción; inclusive para las clases de tamaño mayores, estas tres especies mantienen su ubicación en los sitios de mayor iluminación y mayor proporción en fase de claro o reconstrucción, indicando que son relativamente escasas en el bosque primario.

En la Fig. 3b, se ubican las especies correspondientes al gremio heliófitas B. En este gremio, las medianas de iluminación de copa de la clase brinzal son menores que para las heliófitas A, pero si están ubicadas en alta proporción en la fase de bosque de claro o reconstrucción, las clases latizal alto y fustal tienen medianas de iluminación entre 3 y 3.5, en general este gremio está ubicado en sitios de buena iluminación aunque no tan altos como las especies del gremio heliófitas A.



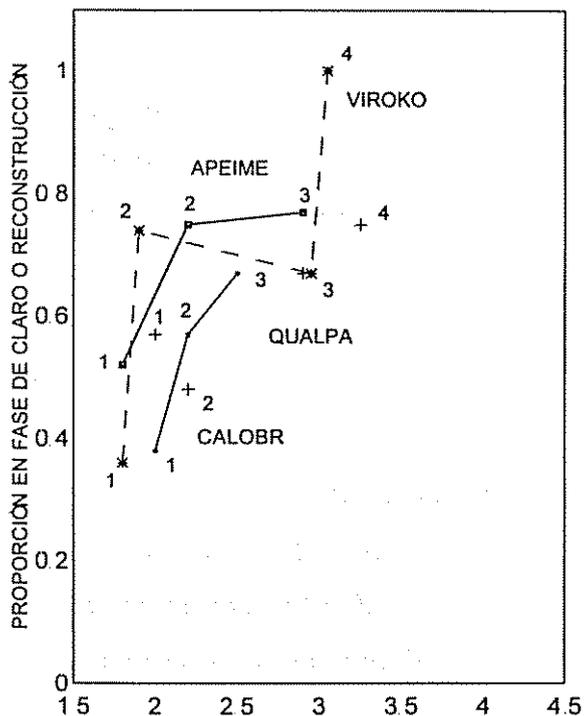
MEDIANA DEL ÍNDICE DE ILUMINACIÓN DE COPA

Fig. 3a GREMIO HELIOFITAS A



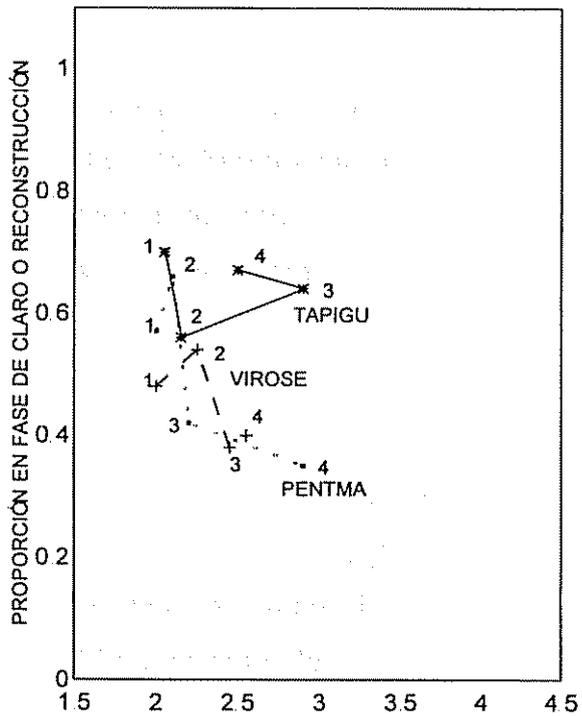
MEDIANA DEL ÍNDICE DE ILUMINACIÓN DE COPA

Fig. 3b GREMIO HELIOFITAS B



MEDIANA DEL ÍNDICE DE ILUMINACIÓN DE COPA

FIG. 3c GREMIO INTERMEDIAS



MEDIANA DEL ÍNDICE DE ILUMINACIÓN DE COPA

FIG. 3d GREMIO TOLERANTES

Fig. 3 Agrupación de las especies en gremios ecológicos según la distribución de sus clases de tamaño en el microhábitat de iluminación (Clark y Clark, 1992). Los números indican las clases de tamaño, código de las especies en el Cuadro 1.

Los principales criterios de diferenciación entre estos dos gremios son: en el gremio heliófitas A, las especies necesitan mayor iluminación en la clase brinzal, y podría decirse estos brinzales están casi exclusivamente en fase de bosque de claro o reconstrucción, a diferencia del gremio de heliófitas B; En el gremio heliofitas A en su mayoría se ubican en la fase de bosque claro o reconstrucción. A diferencia de los fustales del gremio heliofitas B, donde se aprecia un pequeño descenso en la proporción de fase de claro o reconstrucción, sin embargo continua en aumento la mediana de iluminación de copa, lo que nos indica que estas especies debido a una mayor longevidad, pueden mantenerse en la fase madura del bosque, desarrollándose como árboles grandes, lo que no ocurre con las especies del gremio heliófitas A.

En la Fig. 3c, encontramos a las especies del gremio intermedias. En este gremio los individuos de la clase brinzales están ubicados en sitios de iluminación relativamente baja y una proporción de fase de bosque, en un caso algo mayor al 50% y para dos especies cerca al 40%. Sin embargo conforme aumenta la clase de tamaño, va aumentando la mediana del índice de iluminación de copa y la proporción de fase de bosque en claro o reconstrucción. Esto nos indica que en un comienzo pueden soportar sombra pero para sobrevivir como latizales altos o fustales, deben ubicarse en lugares con mayor iluminación, tal como observaron Clark y Clark (1992).

En la Fig. 3d, se ubican las especies del gremio tolerantes. Estas especies tienen valores de medianas de iluminación de la clase brinzal muy similares, bastante próximos a 2.0. Sin embargo la proporción en fase de claro o reconstrucción es más variable, va de 45% a 70%; aunque la mediana de iluminación de copa aumenta, esta vez el incremento es menos. Para *Viola sebifera* la diferencia entre la iluminación de la clase latizal alto y fustal es mínima, y para el caso de *Tapirira guianensis* la iluminación de la clase fustal desciende considerablemente con respecto a la iluminación de la clase latizal alto.

La curva de *Pentaclethra macroloba*, estaría representando lo que se espera de una especie Tolerante, ya que la proporción en fase de claro disminuye conforme aumenta la clase de tamaño. Ello indica que la especie se adapta a las condiciones de la fase madura del bosque, refrendando este hecho en que los individuos de la clase de tamaño latizal alto tengan un índice de iluminación de copa más bajo para todas las especies de los otros gremios estudiados, entre 2.0 y 2.5, y si bien para la clase de tamaño fustal, esta sólo aumenta a 3.0, correspondiente a luz directa superior parcial, como para individuos del subdosel, indicando que son capaces de llegar a la clase de tamaño de fustal aun en condiciones de menor iluminación que para las otras especies.

Otra observación notable es que al contrario de aumentar la proporción en fase de claro o reconstrucción, esta desciende conforme se incrementa la clase de tamaño. Esto no ocurre en la clase fustal del gremio heliófitas B, estas se ubicaban en iluminación cerca a 4, o sea plena iluminación superior. La clase de tamaño fustal, se ubica en iluminación de 2.5 a 3.0, es decir que soporta la sombra de otros árboles más altos.

El gremio tolerantes tiene un ámbito de micrositio de iluminación y de proporción en fase de bosque en claro o reconstrucción reducido, en este caso hacia los lugares menos iluminados; las especies del gremio heliófitas A ocupan también un espacio reducido, pero esta vez recíprocamente en los lugares más iluminados.

Para los gremios de heliófitas B e intermedias encontramos que el ámbito de micrositos es más amplio, pudiendo interpretarse que tienen una adaptación a ubicarse en una mayor diversidad de ambientes.

4.4.2 Asignación de gremios con análisis discriminante canónico

Mediante el procedimiento estadístico del análisis discriminante, se verificó la clasificación previa de las especies comprendidas dentro de los cuatro gremios ecológicos previamente establecidos en el acápite 3.2.2 (Pag. 33), siendo estos: heliófitas efímeras (1), heliófitas durables (2), intermedias (3) y tolerantes (4).

El análisis discriminante evalúa las especies una a una, con la finalidad de clasificarlas, ya sea en el grupo original o en otro diferente. Los valores de las variables de cada especie a ser reclasificada, son apartados momentaneamente de los cálculos; mientras los valores de las variables de las demás especies son ponderados en función a los gremios preliminares, para obtener indicadores que permitan reagrupar a la especie apartada de una forma objetiva, y que sus valores no influyan en los cálculos de los indicadores.

Las variables tomadas en cuenta en el análisis discriminante son de seis tipos (Cuadro 16, Anexos). Los tipos de las variables son: abundancia, iluminación de copa, proporción en fase de bosque, coeficiente de elongación, diámetros máximos y presencia en el banco de semillas. Los cuatro primeros tipos de variables agrupan cuatro variables correspondientes a cada una de las cuatro clases de tamaños; los diámetros máximos fueron obtenidos de las evaluaciones de las parcelas permanentes de "La Tirimbina" (datos sin publicar) y los datos de presencia en el banco de semillas por observaciones en el campo (Finegan, Com. Pers.).

Mediante el análisis discriminante canónico, y con base en la clasificación preliminar de gremios subjetivos (Cuadro 1, acápite 3.2.2, Pag. 33), se reclasificaron las especies en función a las 18 variables descritas en el párrafo anterior; con el propósito de apreciar la consistencia o fragilidad de esta clasificación para cada especie. Se repitió este procedimiento, primero con todas

las variables y posteriormente dejando de lado los grupos de variables de abundancia, iluminación, proporción en fase de bosque, el grupo de coeficiente de elongación, los diámetros máximos y finalmente la presencia en el banco de semillas.

En el cuadro 11, se observa que algunas especies se mantienen casi sin ser reclasificadas. Lo que indica que para esas especies, la asignación del gremio subjetivo preliminar si correspondería con las variables analizadas, y que fueron bien clasificadas desde un principio.

Es necesario recordar desde un inicio del análisis, que los gremios utilizados en la clasificación preliminar son subjetivos basados en un conocimiento empírico de las especies y sus características que los ubicarían en un determinado grupo, es así que al emplearse valores cuantitativos en las reclasificaciones, se trata de eliminar toda subjetividad.

El **gremio más probable** es el resumen de todas las reclasificaciones hechas con el análisis discriminante, el criterio más objetivo resulta en tomar la moda de los gremios obtenidos con este procedimiento, y así encontrar el gremio más probable.

Como en las reclasificaciones se han considerado variables cuantitativas, estas pueden no concordar con los criterios tomados en cuenta en la clasificación preliminar. Así parece muy notoria la diferencia entre las especies heliófitas y las especies tolerantes, y estas son separadas estadísticamente por la abundancia en los diferentes tipos de bosque, como se observó en el acápite 4.1. Sin embargo, al dividirse heliófitas en efímeras y durables, en el caso del presente estudio, la única variable que podría discernir acerca de la duración de la vida de las especies es el dap máximo. Esta variable no obstante, puede tener muy poco peso en medio de las otras 17, así que es posible que en algunos casos con las

reclasificaciones, no se diferencie entre las especies de los gremios heliófitas efímeras y heliófitas durables. Esto ocurre con *Laetia procera* y *Rollinia microsepala*, que previamente clasificadas como heliófitas durables, dado su periodo de vida más prolongado que las heliófitas efímeras.

Por ello es necesario que en la agrupación de las especies mediante análisis discriminante, se mantenga las denominaciones de los grupos arreglados en función a la iluminación. Así los dos primeros seguirán como heliófitas;

pero separados como **heliófitas A** (gremio 1) y **heliófitas B** (gremio 2). No se ha encontrado motivos para cambiar la denominación de los otros grupos, porque su criterio de separación también es la iluminación. Por lo que los seguiremos llamando como **intermedias** (gremio 3) y **tolerantes** (gremio 4).

Como resultado de las reclasificaciones tenemos que *Laetia procera* y *Rollinia microsepala* por sus características han sido reclasificadas como dentro del gremio 1 (heliófitas A), acompañando a las dos *Cecropia*; lo contrario ocurre con *Croton killipianus*, que ha pasado del gremio 1 (heliófitas A) al gremio 2 (heliófitas B).

Del párrafo anterior se podría concluir que tanto *Laetia procera* y *Rollinia microsepala*, tienen similares patrones de regeneración que las dos especies del género *Cecropia*. Por ello los nombres de los gremios más probables en el presente estudio se basan en las variables que se analizaron, pero también tiene que tenerse en cuenta que las reclasificaciones de gremios son hechas con los gremios preliminares, así que las reclasificaciones no son del todo independientes.

Cuadro 11 Agrupación de las especies en gremios ecológicos mediante análisis discriminante con eliminación de grupos de variables, * observación reclasificada.

		Variables analizadas								
Especie	Grupos reeliminados Suabrij	Todas variables	Varia- bles	Si- n abundancia	Si- n iluminación	Si- n fase prospección	Si- n elongación coacción	Si- n Máximo DAP	Grupos reeliminados más	Probable
SIMAAM	2	3 *	3 *	3 *	3 *	3 *	3 *	3 *	3 *	3 *
LAETPR	2	1 *	1 *	1 *	2	1 *	1 *	1 *	1 *	1 *
VIROKO	4	2 *	2 *	1 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *
PENTMA	4	3 *	4	2 *	2 *	3 *	3 *	3 *	3 *	3 *
CROTKI	1	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *
QUALPA	3	2 *	2 *	2 *	4 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *
VOCHF	2	3 *	3 *	3 *	3 *	2	3 *	3 *	3 *	3 *
VIROSE	4	4	4	3 *	2 *	3 *	4	4	4	4
CALOBR	3	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *	2 *
APEIME	2	3 *	3 *	3 *	4 *	4 *	3 *	3 *	3 *	3 *
CECRIN	1	1	1	3 *	1	1	1	1	1	1
CECROB	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
ROLLMI	2	1 *	2	1 *	1 *	1 *	1 *	1 *	1 *	1 *
TAPIGU	4	4	4	2 *	4	2*	4	4	4	4

Las especies que después de las reclasificaciones mantienen su posición en el espectro de historias de vida son: como gremio 1 (heliófitas A): *Cecropia insignis* y *Cecropia obtusifolia*, originalmente heliófitas efímeras; como gremio 4 (tolerantes): *Virola sebifera* y *Tapirira guianensis*, originalmente tolerantes.

También se observa que hay especies que han sido reclasificadas a otro gremio; unánimemente como *Simarouba amara* que pasa de Heliófitas durables (2) al gremio Intermedias (3) y *Calophyllum brasiliense*, que pasa de Intermedias (3) al nuevo gremio Heliófitas B (2). Otras especies en casi todas las reclasificaciones como *Laetia procera*, que pasa de heliófitas durables (2) al nuevo gremio Heliófitas A; *Qualea paraense*, reagrupada de Intermedias (3) al nuevo gremio Heliófitas B (2); *Virola koschnyii*, que es cambiada de tolerante (4) al nuevo gremio heliófitas B (2); *Vochysia ferrugínea*, de heliófitas durables (2) al gremio Intermedias (3) y *Apeiba membranacea*, que es reclasificada de heliófitas durables (2) al gremio Intermedias (3).

En *Pentaclethra maculosa*, aunque las reclasificaciones no siguen una tendencia muy consistente, el gremio que más se repite es Intermedias (3), antes provenía de Tolerantes (4).

Es importante destacar que para los presentes resultados en la definición del gremio heliófitas, tiene que excluirse los conceptos efímero y durable, dado que el factor de periodo de vida no se ha evaluado directamente, y en la intensidad que requeriría para considerarlo en la nomenclatura de los gremios, hasta el momento en el presente estudio se ha incidido más en la luz.

- En resumen los gremios ecológicos podrían quedar constituidos en
- heliófitas A (1): *Cecropia insignis, Cecropia obtusifolia, Laetia procera, Rollinia microsepala.*
- heliofitas B (2): *Croton killipianus, Qualea paraense, Calophyllum brasiliense, Virola koschnyii.*
- intermedias (3) : *Simarouba amara, Apeiba membranacea, Pentaclethra macroloba, Vochysia ferruginea.*
- tolerantes (4) : *Tapirira guianensis, Virola sebifera.*

4.4.3 Análisis de correlación de las variables empleadas en la clasificación de gremios

Con los coeficientes de correlación de Pearson (Cuadro 12) se puede visualizar de acuerdo a sus valores absolutos, y de acuerdo al valor de la significancia , las variables o grupos de variables que tienen mayor importancia en el análisis discriminante canónico.

Para este estudio se han generado tres variables canónicas (CAN1, CAN2 y CAN3, Cuadro 12), en la variable CAN1 no se observa predominancia de alguna variable o grupo de variables, tampoco alguna tendencia de bipolaridad, ya que se observan valores negativos y positivos dentro de todos los grupos de variables. De las dieciocho variables ninguna tiene una significancia menor al 39%, lo que nos indica que la variable CAN1 no es eficiente para explicar la formación de grupos de gremios.

La variable CAN2, es una dimensión bipolar, que crece al aumentar la iluminación de copa conjuntamente con la proporción en fase de bosque y decrece con la abundancia y la presencia en el banco de semillas; no se aprecia efecto del grupo de variables de coeficiente de elongación, ya que la mitad tiene

Cuadro 12 Coeficientes de correlación de Pearson de las variables analizadas, los numeros entre parentesis indican la significancia de la variable.

VARIABLE	CAN1	CAN2	CAN3
ABU1	-0.05676 (0.8472)	-0.44165 (0.1139)	0.05095 (0.8627)
ABU2	0.01120 (0.9697)	-0.40033 (0.1561)	-0.17145 (0.5578)
ABU3	0.08999 (0.7596)	-0.35095 (0.2186)	-0.05320 (0.8567)
ABU4	0.16262 (0.5786)	-0.35300 (0.2157)	0.09439 (0.7482)
ILU1	0.22120 (0.4473)	0.43809 (0.1172)	0.26364 (0.3624)
ILU2	-0.01937 (0.9476)	0.70972 (0.0045)	0.54298 (0.0448)
ILU3	0.05293 (0.8574)	0.58036 (0.0296)	0.45519 (0.1019)
ILU4	-0.00819 (0.9778)	0.72898 (0.0031)	0.41480 (0.1403)
PROP1	0.24460 (0.3993)	0.58863 (0.0268)	0.55568 (0.0391)
PROP2	0.18113 (0.5354)	0.54978 (0.0417)	0.70412 (0.0049)
PROP3	0.09287 (0.7522)	0.63493 (0.0147)	0.20171 (0.4892)
PROP4	-0.26561 (0.3587)	0.40729 (0.1483)	0.13219 (0.6524)
COEFI1	0.10326 (0.7254)	-0.14561 (0.6194)	-0.59983 (0.0234)
COEFI2	0.11342 (0.6995)	-0.06564 (0.8236)	-0.69582 (0.0057)
COEFI3	-0.05905 (0.8411)	0.17762 (0.5435)	-0.02913 (0.9213)
COEFI4	0.07117 (0.8090)	0.26598 (0.3580)	-0.37564 (0.1856)
DAP	-0.06238 (0.8322)	0.39163 (0.1661)	-0.02513 (0.9320)
SEM	0.21185 (0.4672)	-0.45785 (0.0997)	-0.12584 (0.6682)

Leyenda:

CAN1-3 = Variable canónica 1 - 3,

Abu1-4 = Abundancia en la clase de tamaño 1- 4,

Ilu1-4 = Mediana de iluminación de copa, clase de tamaño 1-4,

Prop1-4 = Proporción en fase de bosque claro o reconstrucción clase de tamaño 1-4,

Coef1-4 = Coeficiente de elongación, clase de tamaño 1-4,

DAP = DAP máximo en mm,

Sem = Presencia (1) o ausencia (0) en el banco de semillas

valores positivos y la otra mitad valores negativos. En la variable CAN2 se observa contraposiciones más marcadas. Aquí los grupos de variables que presentan mayor significancia son los correspondientes a la mediana de iluminación de copa y la proporción en fase de claro o reconstrucción. Cada uno de dichos grupos de variables tiene tres variables con una significancia menor al 5% y una variable cercana al 10%, por lo que la variable CAN2 generada por el análisis podría resultar ser la que mejor explique la agrupación de gremios.

En la variable CAN2, existe una contraposición de valores positivos correspondientes a los grupos de variables de mediana de iluminación de copa y proporción en fase de bosque, versus valores negativos para el grupo de variables de abundancia, banco de semillas.

En la variable CAN3 se observa una tendencia a que las variables de los grupos de mediana de iluminación de copa y el grupo de las variables de proporción en fase de bosque toman valores positivos, así como tres de las cuatro variables del grupo de abundancia. Los grupos de variables de coeficientes de elongación, diámetros máximos, banco de semillas, toman valores negativos en contraposición de los grupos de variables con valores positivos. Solamente las variables de la clase de tamaño 1 y 2 de los grupos proporción en fase de bosque y coeficiente de elongación tienen significancia al nivel de 5%.

En resumen, la variable canónica CAN2 resulta ser la más eficiente para explicar la agrupación de las especies en gremios, teniendo en cuenta todas las variables analizadas. Al interior de esta variable CAN2, los grupos de variables que tienen mayor significancia son mediana de iluminación de copa y proporción en fase de bosque claro y reconstrucción, en las cuatro clases de tamaño. Esta afirmación es refrendada al observar el Cuadro 11. Cuando se asignan gremios, al separar del análisis discriminante uno de estos dos grupos de variables, se obtienen mayor diferencia en el número de gremios distintos a la clasificación

final de los gremios más probables (5 de 14). Cuando es apartada la variable diámetro máximo de la asignación de gremios por el análisis discriminante canónico, no existe un solo gremio diferente a los de la clasificación de los gremios más probables, lo que indica que para el presente análisis esta variable no contribuye significativamente.

5. CONCLUSIONES

El efecto de la intensidad de intervención en la abundancia de la regeneración natural, solo pudo ser encontrado para tres especies dentro de la clase de tamaño latizal bajo (2). Dos de estas con significancias ligeramente superiores al 5 %. Estas tres especies pertenecen al gremio más probable de heliófitas A.

Cuando los análisis de abundancias fueron hechos agrupando las especies en gremios ecológicos subjetivos preliminares. Solo se observaron diferencias de abundancia de regeneración entre tipos de bosque en las clases de tamaño brinzal (1) y latizal bajo (2), no así para las clases de tamaño latizal alto y fustal.

En los análisis de abundancias de regeneración por gremios subjetivos preliminares, entre intensidades de intervención, solo se encontraron diferencias para los grupos heliófitas efímeras y heliófitas durables.

Existió concordancia entre las especies agrupadas previamente como heliófitas efímeras al estar estas ubicadas en micrositios con mayor iluminación y las especies de gremios tolerantes al estar ubicadas en micrositios con menor iluminación.

Las agrupaciones de especies según su iluminación de copa, por ranqueo y posteriormente mediante formación de grupos por el método Duncan, permiten visualizaciones muy amplias y poco diferenciables en la práctica por lo que este método no ha resultado efectivo.

Las condiciones para la regeneración de heliófitas efímeras en los bosques primarios son muy difíciles y rara vez se les presentan condiciones favorables.

Existe mayor proporción de micrositios de regeneración con iluminación baja en el bosque primario que con respecto a los otros dos tipos de bosque.

Existe una mayor proporción de micrositios de regeneración en fase de bosque de claro o reconstrucción para el bosque con liberación, que en el bosque aprovechado y este con respecto al bosque primario, esto en concordancia con la mayor proporción de micrositios de regeneración con iluminación baja en el bosque primario.

El método de análisis de las curvas de distribución de microhábitats (Clark y Clark, 1992), permite visualizar las preferencias de micrositios de regeneración de cada especie a través de sus cuatro clases de tamaño, por ello es posible agrupar las especies con comportamientos semejantes en gremios.

Las diferencias en el coeficiente de elongación responden a la clase de tamaño, y no a la iluminación de copas, por lo que no resulta factible formar agrupaciones basados en estos cálculos.

Solamente las especies del gremio preliminar heliófitas efímeras en la clase de tamaño brinzal, mostraron la tendencia de tener coeficientes de elongación menores que las especies de los otros gremios subjetivos preliminares propuestos; lo que resultó contrario a lo previsto.

En general los valores de los coeficientes de elongación son muy variables y no muestran alguna tendencia. El ámbito de valores en la clase de tamaño brinzal es muy amplio, y se reduce considerablemente hasta la clase de tamaño fustal.

Los dos tipos de análisis multivariado han resultado satisfactorios para la agrupación de especies dentro de gremios ecológicos.

El uso de variables cuantitativas genera diferencias con respecto a la clasificación preliminar de gremios y con la agrupación obtenida por el análisis de las curvas de preferencias de micrositios de iluminación. Sin embargo, en general existe concordancia con las anteriores clasificaciones.

Se ha podido clasificar la mayoría de especies en gremios más probables, basados en los requerimientos de iluminación para la regeneración y el establecimiento.

Los grupos de variables que explican mejor la reagrupación de las especies dentro de gremios son: la mediana de iluminación de copa por clase de tamaño y la proporción por fase de bosque para las cuatro clases de tamaño.

6. RECOMENDACIONES

En estudios similares abarcar mayor número de especies que se suponen pueden representar los diferentes gremios subjetivos preliminares.

Trabajar sobre superficies más amplias para cubrir mayor número de muestras por especie y por clase de tamaño.

Incorporar otros métodos de análisis multivariados para la agrupación de especies y poder disminuir el efecto del tipo de análisis mediante comparaciones de las clasificaciones derivadas de estas.

Incorporar otras variables que evalúen los requerimientos de iluminación de las especies: tasas fotosintéticas máximas y mínimas, requerimientos de iluminación para la germinación, asimilación de carbono, etc.

7. LITERATURA CONSULTADA

- ASHTON, P.S. 1981. The Need for Information regarding Tree Age and Growth in Tropical Forest. In Herbert Bormann and Graeme Berlyn (Eds.) Age and growth rate of tropical trees: new directions for research. Proceeding of the Workshop of an Age and Growth Rate Determinants for Tropical Trees held at the Harvard Forest, Petersham, Massachusetts, April 1-3, 1980. Yale University: School of Forestry and Environmental Studies. Bulletin No. 94. pp. 3-6.
- BAZZAZ, F.A. 1979. The physiological ecology of plant sucesion. Annual Review of Ecological Systematics (EE.UU.) 10:351-371.
- _____ ; CARLSON, R.W. 1982. Photosynthetic acclimatation to variability in the light environment of early and late successional plants. Oecologia, 54: 313-316.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Oxford, G.B. Blackwell. 876 p.
- BLASER, J.; CAMACHO, M. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus spp.*) del piso montano en Costa Rica. Serie técnica/Informe técnico N° 185 Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales, Publicación N° 1. CATIE, Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales, Turrialba, Costa Rica, 68 p.
- BRANDANI, A.; HARTSHORN, G.S.; ORIAN, G.H. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican wet forest. Journal of Tropical Ecology (1988)4: 99-119.

- BROKAW, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measurements of forests dynamics. *Biotropica* 14:158-160.
- _____. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds.) *The ecology of Natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. Orlando U.S.A. pp. 53-69
- BROWN, N.D. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* (1993) 9:153-168.
- CABRELLI, D. 1992. Efecto de la radiación solar bajo dosel sobre el crecimiento de la regeneración de especies heliófitas durables en el bosque húmedo tropical y su respuesta a la intervención silvicultural. Tesis M. Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 132 p.
- CASWELL, H. 1989. Life-history Strategies. In *Ecological Concepts. The contribution of Ecology to an understanding of the Natural World*. Ed. by J.M. Cherret. Blackwell. pp 285-308.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología tropical (Costa Rica)*, 35 (Supl. 1):41-54.
- _____. 1992. Life history of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3):315-344.

- _____. ; RICH, P.M. 1993. Comparative Analysis of Microhabitat Utilization b Sapling of Nine Tree Species in Neotropical Rain Forest. *Biotropica* 25(4):397-407.
- CLAUSSI, A.; MARMILLOD, D.; BLASER J. 1992. Descripción silvicultural de las plantaciones forestales de Jenaro Herrera. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, Iquitos, Perú, 334 p.
- DONOSO. C. 1981. Ecología forestal el bosque y su medioambiente. Editorial Universitaria S.A. Santiago, Chile. 369 p.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; ROJAS, G.; STRAIN, B. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología tropical (Costa Rica)*., 35 (Supl. 1):97-110.
- FINEGAN, B.G.; 1993. Bases ecológicas para la producción forestal y agroforestal. Capítulo I. Los gremios de especies forestales. Curso de posgrado CATIE. 25 p.
- _____. ; SABOGAL, C. 1988. El desarrollo de un sistema de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui-CATIE (Costa Rica)* 17:3-24.
- _____. ; GUILLEN, L.; QUIROS, D. 1993. Guía a las acciones en el área demostrativa Finca Tirimbina, Cantón de Sarapiquí, Costa Rica. VI Curso intensivo Internacional de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropicales. CATIE. 37 p.

- GARCIA, A. 1976. Algunos aspectos del ciclo de vida de dos especies arboreas tropicales de diferentes estados sucesionales. In Gomez-pompa, A.; Vasquez-yanez C.; Del Amo, S.; Butanda, A. (Eds.) Regeneración de selvas. pp. 594-640.
- HARTSHORN, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. Pages 617-638. In P.B. Tomlinson, and M.H. Zimmerman, editors. Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, London, England.
- HOLDRIDGE, L. R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Traducido del inglés por Humberto Jimenez Saa. IICA, San José, Costa Rica. 216 p.
- HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. 1987. La estructura en gran escala de un bosque neotropical. Revista de Biología tropical (Costa Rica)., 35 (Supl. 1): 7-22.
- KUBITZKI, K. 1985. The dispersal of forest plants. In. Ghillean T. Prance & Thomas E. Lovejoy (Eds.) Amazonia, Key environments. Pergamon press. Oxford, G.B. pp. 192-206
- LAMPRETECH, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Trad. al español por Antonio Carrillo. Cooperación Técnica - República Federal de Alemania. 335 p.
- LIMA, J.A.S. 1994. Factores que afectan la regeneración de dos especies del género *Virola* (Myristicaceae) en dos bosques naturales de la vertiente Atlántica de Costa Rica. Tesis M.Sc., Turrialba, C.R. CATIE. 121 p. + anexos.

- MABBERLEY, D.J. 1992. Tropical rain forest ecology. 2nd. edition. Blackie Glasgow and London 300 p.
- MANTA, M. 1988. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque húmedo de bajura en la vertiente atlántica de Costa Rica. Tesis Mg. Sc. UCR-CATIE, Turrialba, C.R. 120 p.
- MARIAUX, A. 1981. Past Efforts in Measuring Age and Annual Growth in Tropical Trees. In Herbert Bormann and Graeme Berlyn (Eds.) Age and growth rate of tropical trees: new directions for research. Proceeding of the Workshop of an Age and Growth Rate Determinants for Tropical Trees held at the Harvard Forest, Petersham, Massachusetts, April 1-3, 1980. Yale University: School of Forestry and Environmental Studies. Bulletin No. 94. pp. 20-30.
- OBERBAUER, S.F.; CLARK, D.B.; CLARK, D.A.; RICH, P.M.; VEGA, G. 1993. Light environment, gas exchange, and annual growth of saplings of three species of rain forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.). 9:511-523.
- OLDEMAN, R.A.A.; DIJK, J.VAN. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In. Rain forest Regeneration and Management. Ed. by A. Gomez-Pompa; T.C. Whitmore; M.Hadley. Man and the biophere series. Volume 6. UNESCO. pp 21-66.

- PETRUCCI, Y. 1991. Dynamique de la Banque de Graine du Sol en foret tropicale humide exploitée de plaine. Memoire de 3^{ème} anne. Ecole Nationale des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forets. Institut National de la Recherche Agronomique. Ecole Nationale du Genie Rural des Eaux et des Forets. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 56 p. + anexos.
- PICKETT, S. T. A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* 24 (1):68-84. Citado por Oldeman y van Dijk, 1991.
- PUTZ, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 64(5):1069-1074. The Ecological Society of America.
- QUIROS, D.; FINEGAN, B.G. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica. Serie técnica/Informe técnico N° 225 Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales, Publicación N° 9. CATIE, Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales, Turrialba, Costa Rica. 25 p. + anexos.
- RICHARDS, P.W. 1952. The tropical rain forest an ecological study. Cambridge. University press. G.B. 450 p.
- ROLLET, B. 1980. Organización. In Ecosistemas de los bosques tropicales: Informe sobre el estado de los conocimientos. Madrid, Unesco/CIFCA PP. 126-162.
- ROOT, R. 1967. The niche exploitation pattern of the bluegrey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37, 317-350.

- SAS INSTITUTE. 1988. SAS / STAT User's Guide, Release 6.03 Edition. 1028 p.
- SITOE, A.A. 1992. Crecimiento diamétrico de especies maderables en un bosque húmedo tropical bajo diferentes intensidades de intervención. Tesis Mg. Sc. Turrialba, C.R.; CATIE. 119 p.
- SMITH, D.M. 1986. The practice of silviculture. Eighth edition. Wiley & sons New York. EE.UU. 527 p.
- SMITH, A.P.; HOGAN, K.; IDOL, J. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotrópica* 24(4):503-511.
- SOKAL, R.; ROHLF, J.; JAMES, F. 1981. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. "2nd Edition. New York, N.Y. :W.H. Freeman. 859 p.
- STEEL, R.D; TORRIE, J.H. 1980. Bioestadística: principios y procedimientos. Trad. Ricardo Martínez B. 2da. Ed. en inglés, 1ra. Ed. en español. MacGraw-Hill. 622 p.
- SWAINE, M.D.; WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- TOLEDO, V. 1976. Las estrategias adaptativas de las plantas tropicales: una revisión. En Gomez-pompa, A.; Vasquez-yanez C.; Del Amo, S.; Butanda, A. (Eds.) Regeneración de selvas. pp. 566-578.

VASQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación Biológica Tropical "Los Tuxtlas," Veracruz, Mexico. *Revista de Biología tropical (Costa Rica)*, 35 (Supl. 1): 85-96.

VERA, N. 1994. Variación de microclima y su efecto sobre las características fotosintéticas y de morfología foliar de 10 especies arbóreas de un bosque lluvioso de Costa Rica. Tesis M.Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 87 p.

WHITMORE, T.C. 1984. *Tropical rain forest of the far east*. Oxford, United Kingdom, Clarendon Press.

_____ ; BROWN, N.D.; SWAINE, M.D.; KENNEDY, D.;

GOODWIN-BAILEY, C.I.; GONG, W.K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurements of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology (G.B.)*, (1993)9:131-151.

A N E X O S

Cuadro 13 Clase brinzal. Abundancia de la regeneración de las especies por tipo de bosque o intensidad de intervención, y la significancia de la prueba Kruskal-Wallis. Existen diferencias significativas si Probabilidad $> |Z| \leq 0.05$

Especie	Liberado			Aprovechado			Primario			Total	Signifi- cancia
	Parcela			Parcela			Parcela				
	3	5	9	2	4	8	10	11	12		
SIMAAM	28	76	3	2	22	24	15	23	9	202	N.S.
LAETPR	17	42	1	2	6	1	4	0	1	74	N.S.
VIROKO	0	14	3	2	1	4	9	3	5	39	N.S.
PENTMA	377	718	.	.	773	393	306	275	426	3268	N.S.
CROTKI	7	24	0	30	0	0	0	0	0	61	N.S.
QUALPA	1	19	7	0	1	29	6	10	0	73	N.S.
VOCHFÉ	4	49	1	23	12	13	0	18	4	124	N.S.
VIROSE	12	22	1	1	9	18	9	5	19	96	N.S.
CALOBR	2	5	1	1	5	9	2	10	3	38	N.S.
APEIME	3	8	2	1	15	0	14	0	0	43	N.S.
CECRIN	0	3	1	0	0	0	0	0	0	4	N.S.
CECROB	0	5	1	0	0	0	0	0	0	6	N.S.
ROLLMI	0	29	0	1	15	1	1	0	0	47	N.S.
TAPIGU	7	355	0	2	25	13	4	8	6	420	N.S.

Cuadro 14 Clase latizal alto. Abundancia de la regeneración de las especies por tipo de bosque o intensidad de intervención, y la significancia de la prueba Mann-Whitney entre el tipo de bosque aprovechado y primario. Existen diferencias significativas si Probabilidad > $|Z| \leq 0.05$.

Especie	Liberado			Aprovechado			Primario			Total	Signifi- cancia
	Parcela			Parcela			Parcela				
	3	5	9	2	4	8	10	11	12		
SIMAAM				1	1	5	1	1	1	13	N. S.
LAETPR				2	4	19	3	5	5	38	N. S.
VIROKO				0	0	0	0	1	2	3	N. S.
PENTMA				13	5	14	6	13	32	83	N. S.
CROTKI				8	0	0	0	0	0	8	N. S.
QUALPA				1	1	0	2	5	0	9	N. S.
VOCHFÉ				3	0	1	0	0	2	6	N. S.
VIROSE				2	4	2	0	0	2	10	0.0990
CALOBR				1	1	1	1	1	0	5	N. S.
APEIME				2	6	4	3	0	4	19	N. S.
CECRIN				0	5	1	0	0	0	6	N. S.
CECROB				6	2	0	0	0	4	12	N. S.
ROLLMI				0	0	1	0	0	1	2	N. S.
TAPIGU				1	3	4	1	1	1	11	N. S.

Cuadro 15 Clase fustal. Abundancia de la regeneración de las especies por tipo de bosque o intensidad de intervención y la significancia de la prueba Mann-Whitney entre el tipo de bosque testigo y primario. Existen diferencias significativas si Probabilidad $> |Z| \leq 0.05$

Especie	Liberación			Testigo			Primario			Total	Signifi- cancia
	Parcela			Parcela			Parcela				
	3	5	9	2	4	8	10	11	12		
SIMAAM				1	0	5	0	0	3	9	N. S.
LAETPR				0	2	22	0	1	4	29	N. S.
VIROKO				0	1	1	0	1	4	7	N. S.
PENTMA				13	3	13	8	2	21	60	N. S.
CROTKI				9	0	0	0	0	0	9	N. S.
QUALPA				1	1	0	0	0	0	2	N. S.
VOCHF				1	0	3	0	1	2	7	N. S.
VIROSE				4	0	1	0	0	0	5	N. S.
CALOBR				0	0	0	0	0	0	0	
APEIME				0	0	0	0	0	0	0	
CECRIN				0	2	0	0	0	1	3	N. S.
CECROB				2	0	0	1	0	0	3	N. S.
ROLLPI				0	0	0	0	0	1	1	N. S.
TAPIGU				1	0	2	1	1	1	6	N. S.

Cuadro 16 Variables con sus valores, utilizadas en el análisis discriminante canónico

Obs.	Esp.	Gre.	Abu1	Abu2	Abu3	Abu4	Ilu1	Ilu2	Ilu3	Ilu4	Prop1
1	SIMAAM	2	95	70	10	9	2.47	2.41	3.13	3.50	0.77
2	LAETPR	2	14	118	38	29	2.39	2.63	2.98	3.18	0.92
3	VIROKO	4	24	19	3	3	1.85	1.88	3.00	3.10	0.36
4	PENTMA	4	2173	444	83	60	1.99	2.08	2.16	2.90	0.57
5	CROTKI	1	30	53	8	9	3.00	3.00	3.50	4.00	1.00
6	QUALPA	3	46	47	9	2	2.00	2.19	2.90	3.25	0.57
7	VOCHFÉ	2	70	67	6	7	2.23	2.25	3.13	3.50	0.84
8	VIROSE	4	61	85	10	5	1.97	2.23	2.50	2.50	0.48
9	CALOBR	3	30	172	5	0	2.00	2.19	2.50	2.95	0.38
10	APEIME	2	30	129	19	9	1.84	2.18	2.90	2.74	0.52
11	CECRIN	1	0	22	6	3	2.06	2.75	3.50	4.00	0.93
12	CECROB	1	0	24	12	3	2.05	2.75	3.00	4.00	0.93
13	ROLLPI	2	18	69	2	1	2.53	2.58	2.75	4.00	0.88
14	TAPIGU	4	58	94	11	6	2.06	2.14	2.88	2.50	0.69

Obs.	Prop2	Prop3	Prop4	Coef1	Coef2	Coef3	Coef4	DAP	Sem.
1	0.68	0.80	0.78	214.36	202.21	146.77	109.86	484	1
2	0.94	0.70	0.55	128.30	194.24	156.98	133.74	538	0
3	0.74	0.66	1.00	236.10	163.83	114.55	93.79	569	1
4	0.66	0.42	0.35	353.40	233.83	131.31	109.93	1034	1
5	1.00	0.88	0.75	119.76	182.00	138.47	128.26	567	1
6	0.48	0.67	0.75	366.20	242.09	135.11	124.33	377	1
7	0.75	1.00	0.83	252.50	254.93	145.52	115.58	656	0
8	0.54	0.38	0.40	222.68	219.90	149.00	124.15	409	0
9	0.57	0.67	0.87	299.91	240.10	162.57	114.00	560	1
10	0.75	0.77	0.93	370.00	198.37	122.55	109.30	765	0
11	1.00	1.00	1.00	200.90	179.54	132.27	106.39	318	1
12	1.00	0.67	1.00	144.40	164.59	135.38	124.23	232	0
13	0.87	0.50	0.31	392.50	235.04	142.93	113.40	377	0
14	0.56	0.64	0.67	210.00	204.26	136.97	110.35	600	0

Leyenda:

- Esp. = Código de especie,
- Gre. = Gremio ecológico, (1) Heliófito efímero, (2) Heliófito durable, (3) Intermedia, (4) Tolerante,
- Abu1-4 = Abundancia en la clase de tamaño 1-4,
- Ilu1-4 = Mediana de iluminación de copa, clase de tamaño 1-4,
- Prop1-4 = Proporción en fase de bosque claro o reconstrucción clase de tamaño 1-4,
- Coef1-4 = Coeficiente de elongación, clase de tamaño 1-4,
- DAP = DAP máximo en mm,
- Sem = Presencia (1) o ausencia (0) en el banco de semillas