

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA



ESCUELA DE POSGRADO

**Efecto de la iluminación de la copa sobre el crecimiento de *Pentaclethra maculosa* y *Goethalsia meiantha* e implicaciones para la silvicultura de los bosques tropicales húmedos**

**Por**

**Octavio Francisco Javier Galván Gildemeister**

**Turrialba, Costa Rica  
2003**

**Esta tesis ha sido aceptada, en su presente forma, por la Escuela de Posgrado del CATIE y aceptada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:**

***MAGISTER SCIENTIAE***

**FIRMANTES:**

---

Profesor consejero

**Bastiann Louman, M.Sc.**

---

Miembro Comité Asesor

**Glenn Galloway, Ph.D.**

---

Miembro Comité Asesor

**German Obando, M.Sc.**

---

Miembro Comité Asesor

**Marlen Camacho, M.Sc.**

---

Miembro Comité Asesor

**José Joaquín Campos, Ph.D.**

---

Candidato

**Octavio Galván Gildemeister**

Este trabajo lo dedico a las dos mujeres que más amo en la vida:

mi madre, Amparo Gildemeister,  
ejemplo de tesón y humildad;

y mi esposa, Sandra Sánchez,  
ejemplo de entrega y jovialidad.

Ellas dos reúnen cuatro cualidades que requiere un investigador,  
para no incurrir en el orgullo fatuo y fútil.

También a mi hermano, Ricardo Galván,  
porque ejemplifica como en la adversidad  
*“más debemos insistir”*.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Bastiaan Louman, consejero, colega y amigo; por la notable dirección de este estudio, su confianza depositada en mí y por darme la oportunidad de cristalizar un anhelo, realizando una investigación sobre silvicultura de bosques húmedos tropicales.

A German Obando (Gerente de Investigación y Desarrollo de la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central FUNDECOR) por plantear la idea inicial de este estudio, por el apoyo brindado para que efectúe el trabajo de campo y por sus atinados comentarios y sugerencias.

A los miembros del comité asesor, Glenn Galloway, Marlen Camacho y José Joaquín Campos. Especialmente a Glenn Galloway, quien despertó el interés (incorporándolos en este estudio) por algunos aspectos ya demostrados de la silvicultura de plantaciones y aplicables a la silvicultura de bosques naturales.

A todo el personal de la oficina de FUNDECOR, en Puerto Viejo de Sarapiquí, por el apoyo y la gentileza brindada; especialmente a mi colega Andrés Sanchún. No puedo olvidarme de Marvin Ovidio y José Gómez por su participación y camaradería durante toda la fase del trabajo de campo.

Por supuesto, tengo que manifestar mi más sincero agradecimiento a Hugo Brenes, por facilitar el tedioso trabajo de ordenar la información electrónica, y a Gustavo López, por su dirección en los análisis estadísticos. No sólo por eso, también por sus apreciadas recomendaciones.

A Nuestro Señor, por que no permitió que incurriera en la soberbia de algunos profesionales experimentados, que desprecian el conocimiento adquirido con el estudio; y a quien ruego que me permita mantener el respeto por el conocimiento que se adquiere con la práctica.

## TABLE DE CONTENIDO

1	INTRODUCCIÓN .....	1
1.1	Objetivos .....	3
1.1.1	Objetivo general .....	3
1.1.2	Objetivos específicos .....	3
1.2	Hipótesis de investigación .....	3
2	REVISIÓN DE LITERATURA .....	4
2.1	Definiciones: crecimiento e incremento .....	4
2.2	El crecimiento en los árboles .....	4
2.3	La silvicultura y los tratamientos silviculturales .....	7
2.3.1	Silvicultura .....	7
2.3.2	Tratamientos silviculturales .....	7
2.4	Efecto del tratamiento silvicultural en el crecimiento de los árboles .....	8
2.5	Modelos de crecimiento .....	10
2.6	Especies del estudio .....	11
2.6.1	<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd) Kuntze .....	11
2.6.2	<i>Goethalsia meiantha</i> (D. Donn. Sm.) Burret .....	12
3	MATERIALES Y MÉTODOS .....	13
3.1	Localización y descripción del área de estudio .....	13
3.1.1	Sector Puerto Viejo de Sarapiquí .....	13
3.1.2	Sector Palmitas .....	13
3.2	Materiales .....	13
3.3	Métodos .....	14
3.3.1	Criterios para seleccionar las especies .....	14
3.3.2	Población y muestra .....	14
3.3.3	Muestreo .....	14
3.3.4	Variables .....	15
3.3.4.1	Variable de respuesta .....	15
3.3.4.2	Variables determinísticas o independientes .....	15
3.3.5	Análisis de datos .....	17
4	RESULTADOS .....	20
4.1	<i>Pentaclethra macroloba</i> .....	20
4.1.1	Influencia del tipo de iluminación de copa .....	20

4.1.2	Influencia de la clase diametral de fuste .....	22
4.1.3	Influencia del período de años de medición.....	27
4.1.4	Influencia de otros factores .....	27
4.1.3.1	Diámetro de copa .....	28
4.1.3.2	Diámetro de fuste .....	28
4.1.3.3	Forma de copa .....	28
4.1.3.4	Posición topográfica .....	29
4.2	<i>Goethalsia meiantha</i> .....	33
4.2.1	Influencia de la iluminación de copa .....	33
4.2.2	Influencia de la clase diametral de fuste .....	34
4.2.3	Influencia de otros factores .....	36
4.2.3.1	Diámetro de fuste .....	37
4.2.3.2	Diámetro de copa .....	37
5	DISCUSIÓN .....	40
5.1	Crecimiento de las especies .....	40
5.1.1	<i>Pentaclethra macroloba</i> .....	40
5.1.1.1	Influencia del tipo de iluminación de copa .....	40
5.1.1.2	Influencia del tamaño del árbol (DAP) .....	41
5.1.1.3	Influencia de la forma de copa, diámetro de copa, posición topográfica e infestación de lianas .....	42
5.1.2	<i>Goethalsia meiantha</i> .....	43
5.1.2.1	Influencia del tipo de iluminación de copa .....	43
5.1.2.2	Influencia del tamaño del árbol (DAP) .....	44
5.1.2.3	Influencia de la forma de copa, diámetro de copa, posición topográfica y densidad circundante .....	44
5.2	Implicaciones para la silvicultura de los bosques tropicales húmedos .....	46
6	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES .....	49
6.1	De <i>Pentaclethra macroloba</i> .....	49
6.2	De <i>Goethalsia meiantha</i> .....	49
6.3	Generales .....	50
7	BIBLIOGRAFÍA .....	51
8	ANEXOS .....	56

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1	Parcelas seleccionadas para el muestreo de árboles de <i>Pentaclethra macroloba</i> y <i>Goethalsia meiantha</i> .....15
Cuadro 2	Efecto de la iluminación de copa y clase diametral de fuste en el incremento diamétrico y basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por tipo de bosque .....21
Cuadro 3	Efecto de la iluminación de copa y clase diametral de fuste en el incremento diamétrico y basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por condición de aprovechamiento en el bosque inundable .....21
Cuadro 4	Efecto de la iluminación de copa (por clase diametral de fuste) en el incremento diamétrico y basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> en el bosque inundable no aprovechado ( <i>Sardinas</i> ) .....22
Cuadro 5	Significancia de las diferencias en el incremento de <i>Pentaclethra macroloba</i> entre clases diamétricas .....24
Cuadro 6	Significancia de las diferencias del incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por tipo de bosque y clases diamétricas .....26
Cuadro 7	Significancia de las diferencias del incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por condición de aprovechamiento (bosque inundable) y clases diamétricas .....26
Cuadro 8	Efecto de la clase diametral de fuste (por iluminación de copa) en el incremento diamétrico y basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> en el bosque inundable y no inundable .....27
Cuadro 9	Principales variables regresoras para el incremento diamétrico y basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> ( $n=501$ ) .....28
Cuadro 10	Efecto de la iluminación de copa (por clase diametral de fuste) en el incremento diamétrico y basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> .....34
Cuadro 11	Significancia de las diferencias en el incremento basimétrico entre las clases diamétricas de <i>Goethalsia meiantha</i> .....36
Cuadro 12	Efecto de la clase diametral de fuste (por iluminación de copa) en el incremento basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> .....36
Cuadro 13	Principales variables regresoras para el incremento diamétrico y basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> ( $n=146$ ) .....37

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Incremento diamétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque inundable no aprovechado ( <i>Sardinas</i> ) .....21
Figura 2	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque inundable no aprovechado ( <i>Sardinas</i> ) .....22
Figura 3	Incremento diamétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diametral de fuste .....23
Figura 4	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diametral de fuste .....24
Figura 5	Incremento diamétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diametral de fuste en el bosque inundable .....24
Figura 6	Incremento diamétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diametral de fuste en el bosque no inundable .....25
Figura 7	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diametral de fuste en el bosque inundable .....25
Figura 8	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diametral de fuste en el bosque no inundable .....26
Figura 9	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diametral de copa e infestación de lianas .....29
Figura 10	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diametral de copa .....29
Figura 11	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por clase diámetro de fuste e infestación de lianas .....30
Figura 12	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por infestación de lianas .....30
Figura 13	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por forma de copa e infestación de lianas.....31
Figura 14	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por forma de copa .....31
Figura 15	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por posición topográfica e infestación de lianas .....32
Figura 16	Incremento basimétrico de <i>Pentaclethra macroloba</i> por posición topográfica .....32
Figura 17	Incremento diamétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> por iluminación de copa.....33



Figura 18	Incremento basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> por iluminación de copa.....	34
Figura 19	Incremento basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> por iluminación de copa y clase diametral de fuste .....	35
Figura 20	Incremento basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> por clase diametral de fuste .....	35
Figura 21	Incremento basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> por clase diametral de fuste con iluminación de copa <i>acceptable</i> .....	36
Figura 22	Incremento basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> por densidad circundante y clase diametral de fuste .....	38
Figura 23	Incremento basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> por densidad circundante y clase diametral de copa .....	38
Figura 24	Incremento basimétrico de <i>Goethalsia meiantha</i> por densidad circundante .....	39

## LISTA DE ANEXOS

Anexo 1	Marco muestral del estudio .....	57
Anexo 2	Cálculo del tamaño de muestra para <i>Pentaclethra macroloba</i> en el bosque no inundable .....	58
Anexo 3	Clasificación de la iluminación de copa .....	59
Anexo 4	Clasificación de la forma de copa .....	60
Anexo 5	Etapas metodológicas y productos esperados del estudio .....	61
Anexo 6	Número de árboles de <i>Pentaclethra macroloba</i> por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque inundable no aprovechado ( <i>Sardinas</i> ) .....	63
Anexo 7	Número de árboles de <i>Pentaclethra macroloba</i> por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque inundable .....	64
Anexo 8	Número de árboles de <i>Pentaclethra macroloba</i> por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque no inundable .....	65
Anexo 9	Calendario de mediciones para los árboles de <i>Pentaclethra macroloba</i> .....	66
Anexo 10	Número de árboles de <i>Goethalsia meiantha</i> por iluminación de copa y clase diametral de fuste .....	67

## RESUMEN

El manejo forestal sostenible con fines maderables es una estrategia para conservar parte de la biodiversidad de los bosques húmedos tropicales. Pero, estos bosques tienen una baja productividad, por lo tanto, estudiar el crecimiento de los árboles no ha dejado ser una necesidad.

Este estudio analizó la influencia de la iluminación de la copa sobre el incremento en DAP y área basal de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha*, y fue llevado a cabo en bosques húmedos tropicales de los sectores Puerto Viejo de Sarapiquí y Palmitas (Costa Rica); en parcelas permanentes de muestreo de FUNDECOR (bosque no inundable) y de PORTICO S.A. (bosque inundable).

Los incrementos y la iluminación de copa se obtuvieron de mediciones realizadas en diferentes períodos de años. Además, se realizó un muestreo de campo para evaluar las variables forma de copa, diámetro de copa, densidad circundante, infestación de lianas, posición topográfica y relación altura total-altura de copa.

La influencia de la iluminación de copa fue significativa en los árboles de *Goethalsia meiantha*, pero, en los bosques no inundables, no fue significativa para los árboles de *Pentaclethra macroloba*. En ambos casos, se encontró otras variables más importantes que la iluminación de copa: forma de copa, diámetro de copa, DAP, posición topográfica, infestación de lianas y densidad circundante del bosque. Se discute las implicaciones para la silvicultura de los bosques tropicales húmedos.

## SUMMARY

Sustainable forest management for wood production is a strategy to conserve part of the biodiversity of the tropical humid forests. But, these forests have a low productivity, therefore, to study the growth of the trees remains a necessity.

This study analyzed the influence of the crown illumination on the diameter increments and basal area of *Pentaclethra macroloba* and *Goethalsia meiantha* and was carried out in tropical moist forests of the sectors Puerto Viejo de Sarapiquí y Palmitas (Costa Rica); in permanent sample plots in logged forest of FUNDECOR (nonfloodable forest) and PORTICO S.A. (floodable forest).

Diameter increments and basal area and crown illumination were obtained from measurements made in different periods from years. In addition, a field sampling was made to evaluate crown form, crown diameter, DBH, the topographic position, presence of lianas, the surrounding forest density and relation total height – crown height.

The influence of crown illumination was significant in the trees of *Goethalsia meiantha*, but it was not significant in the trees of *Pentaclethra macroloba*. In both cases, there were other attributes more important than crown illumination, such as crown form, crown diameter, DBH, the topographic position, presence of lianas and the surrounding forest density. The implications for the silviculture of the tropical moist forests are discussed.

## 1 INTRODUCCIÓN

A diecisiete años de la Conferencia Mundial de Bosques de París (1985), la deforestación y degradación de los bosques ha seguido su curso en América Latina. En América del Sur la tasa de reducción del bosque, para la década 1990-2000, fue del 0.41%, casi el doble de la tasa mundial (FAO 2000).

Esta deforestación ocurre debido a dos condiciones (pobreza y aumento poblacional) y factores directos e indirectos, tales como la expansión de las actividades agrícolas y pecuarias y la subvaloración de la forestería, respectivamente (Roper *et al.* 1999).

Otro factor de la deforestación es el incremento de la infraestructura vial (Roper *et al.* 1999), que parcialmente se debe a la necesidad de acceso a los bosques por las empresas forestales, que motiva a una parte de la sociedad a considerar la extracción de madera como una causa directa de la extinción de especies y degradación del medio ambiente (Boyle y Sayer 1995).

Aunque se acepta que la base de un programa de conservación es la protección de grandes superficies, con un mínimo de disturbio y representativas de todos los tipos de bosque (Sayer y Wegge 1992, Sayer *et al.* 1995) existe consenso sobre la posibilidad de conservar parte de la diversidad biológica en bosques manejados para la producción de madera y/o productos no maderables (Peters *et al.* 1989, Sayer y Wegge 1992, Johns 1997). Este cambio de percepción ocurre porque algunos estudios han indicado que la extracción de madera (bajo prácticas de aprovechamiento de impacto reducido) rara vez elimina especies (Sayer *et al.* 1995, Johns 1997, Finegan *et al.* 2001), además que el buen manejo del bosque no produce disminución en la riqueza de especies y abundancia de individuos gracias a la recuperación rápida del bosque (Delgado *et al.* 1997, Finegan *et al.* 2001, Siteo *et al.* 2001). Inclusive se afirma que, en algunos casos, la conservación de la biodiversidad se pueda acentuar en los bosques manejados (Boyle y Sayer 1995).

Por estas razones, se plantea como estrategia el establecimiento de áreas naturales protegidas, complementadas con bosques de producción bajo prácticas mejoradas de extracción forestal y la protección de sectores no explotados dentro de ellos (Sayer *et al.* 1995).

Para garantizar la producción permanente de bienes maderables, la forestería debe realizar la reposición de lo extraído mediante la silvicultura (el cultivo y la explotación sostenible del bosque Lamprecht 1990). Además, para aumentar su competitividad (como actividad económica y uso de la tierra), la forestería debe incrementar la productividad de los bosques mediante técnicas silviculturales simples, eficientes y de bajo costo (Hutchinson 1987); pues el crecimiento del árbol es el principal interés de la forestería (Swaine *et al.* 1987).

Para cumplir con los objetivos de reposición vegetal y aumento de la productividad, los silvicultores realizan los tratamientos silviculturales (la liberación, por ejemplo) que favorecen el establecimiento de nueva regeneración y/o aumentan la iluminación que reciben los árboles ya establecidos (Quirós 2001), con la idea común que el crecimiento del árbol depende de la cantidad de luz que recibe su copa.

Los resultados de los tratamientos silviculturales, en términos de eficiencia, productividad y ganancias financieras todavía no se conocen, aunque varios estudios muestren que los árboles liberados crecen más rápido que los no liberados (Wadsworth 2000). Lo anterior está ligado con las dificultades para ejecutar inventarios continuos (Dawkins 1961a) y la falta de datos de crecimiento y productividad (Fontaine 1986) en los bosques húmedos tropicales.

Por todo lo explicado, se debe identificar las implicaciones técnicas, ecológicas y financieras de los tratamientos silviculturales que tratan de mejorar la iluminación de los árboles de futuras cosechas; para consolidar el desarrollo y la aplicación de tecnologías para el manejo forestal sostenible y la conservación de la biodiversidad de los bosques húmedos tropicales latifoliados. Así, la presente investigación pretende mejorar el conocimiento sobre los efectos de la iluminación de la copa en el crecimiento de los árboles, lo cual está estrechamente ligado con la efectividad y eficiencia de los tratamientos silviculturales.



## **1.1 Objetivos**

### **1.1.1 Objetivo general**

Proporcionar criterios técnicos para la aplicación de un tratamiento de liberación en el momento oportuno y con la intensidad adecuada, favoreciendo el crecimiento diamétrico y basimétrico de árboles (DAP > 10 cm) en bosques húmedos tropicales latifoliados.

### **1.1.2 Objetivos específicos**

- ?? Determinar el efecto de la iluminación de la copa en el incremento diamétrico y basimétrico de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha*, comparado con las variables diámetro de fuste, diámetro de copa, forma de copa, infestación de lianas, densidad circundante y posición topográfica.
- ?? Determinar las implicaciones que tengan estos efectos para la planificación y ejecución de tratamientos de liberación.

## **1.2 Hipótesis de investigación**

- ?? La tasa de crecimiento de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha* es afectada favorablemente por la iluminación de la copa.
- ?? A partir de cierto DAP la tasa de crecimiento de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha* se mantiene igual, independientemente de la iluminación de la copa.

## **2. REVISIÓN DE LITERATURA**

### **2.1 Definiciones: crecimiento e incremento**

El crecimiento es el aumento de tamaño de los organismos en función al tiempo (Salisbury y Ross 1992) y el incremento es la cantidad de crecimiento entre dos mediciones (Finegan 2002).

Entre los tipos de incremento (Husch *et al.* 1982, Prodan *et al.* 1987, Louman *et al.* 2001c) tenemos el incremento corriente anual (crecimiento ocurrido en un año), el incremento periódico anual (crecimiento promedio anual ocurrido en un período de años) y el incremento medio anual (crecimiento anual ocurrido a una edad determinada).

En los árboles, el crecimiento puede expresarse como el incremento en diámetro o área basal (Wan Razali 1988), pero también en altura y volumen.

### **2.2 El crecimiento en los árboles**

En las plantas, el crecimiento se restringe en zonas que tienen células producidas (recientemente) por división celular en un meristemo. No obstante, el crecimiento no es originado solamente por la división celular, si no también por el incremento de los productos celulares (Salisbury y Ross 1992). Los principales meristemas de la planta son las puntas de tallos, raíces y órganos rameales en crecimiento. Igual importante es el cambium de la raíz y el tallo, que en los árboles llevan a cabo el crecimiento en grosor mediante los incrementos anuales del floema y el xilema (Bidwell 1993).

El crecimiento de los árboles está influenciado por la capacidad genética de una especie, interactuando con el ambiente (Husch *et al.* 1982); por lo tanto, el principio del crecimiento en los árboles es principalmente fisiológico, pero se debe considerar la influencia de los factores ambientales (Daniel *et al.* 1982).

Algunos estudios han encontrado que los incrementos en diámetro se correlacionan positivamente con la posición sociológica de los árboles adultos (Lieberman *et al.* 1985, Lieberman y Lieberman 1987, Camacho y Finegan 1997), precisando que los mayores incrementos se encuentran en las especies del dosel y sub dosel (Peralta *et al.* 1987, Lieberman y Lieberman 1987, Camacho y Finegan 1997). Por ejemplo, para el bosque La Tirimbina (Costa Rica), se reportaron incrementos medianos de 1 a 3 mm año<sup>-1</sup> para las especies no comerciales (generalmente del sub dosel y sotobosque) y de 4 a 9 mm año<sup>-1</sup> para las especies comerciales del dosel (Camacho y Finegan 1997). En este bosque (La Tirimbina) la altura de los árboles adultos (asociada con la posición sociológica) influye significativamente en el incremento diamétrico (Finegan *et al.* 1999). Sin embargo, en otros sitios se han encontrado árboles emergentes con crecimiento estancado al lado de



árboles del subdosel (de la misma especie y forma de copa) que continúan creciendo (Dawkins 1961b).

Existe relación entre la iluminación y forma de copa con el crecimiento (Dawkins 1960, Lieberman y Lieberman 1987, Peralta *et al.* 1987, Clark y Clark 1990, Mejía 1994, Sánchez 1995, Silva *et al.* 1995, Galvez 1996, Camacho y Finegan 1997, Finegan *et al.* 1999, Sabogal *et al.* 2001), de modo que los mayores crecimientos se obtienen en árboles con buena iluminación, copas circulares o poco asimétricas y libres de lianas (Camacho y Finegan 1997). En el bosque La Tirimbina, estas tres variables (forma de copa, iluminación de copa y presencia de lianas) se correlacionaron significativamente con el incremento diamétrico, aunque la importancia de las dos últimas varió con el tratamiento silvicultural (Finegan *et al.* 1999).

El comportamiento ecológico también influye en el crecimiento. En los bosques de La Lupe y Los Filos, Nicaragua (Castillo 1997) las especies con mayor incremento fueron seis especies heliófitas efímeras (con 10 a 15 mm año<sup>-1</sup>). En La Tirimbina, Costa Rica las especies de rápido crecimiento fueron heliófitas efímeras o durables, aunque otras heliófitas no tuvieron ese crecimiento (Finegan *et al.* 1999). También en Costa Rica, la variación intraespecífica del crecimiento es más baja en dos grupos de árboles de corta vida (especies del sotobosque de lento crecimiento y especies del dosel y subdosel heliófitas y de rápido crecimiento) que en árboles de larga vida (Lieberman *et al.* 1985).

Otra variable que influye en el crecimiento de los árboles tropicales es la densidad del bosque, dado que los árboles requieren de mucho espacio e iluminación directa para tener un crecimiento rápido (Dawkins 1961a); por lo tanto, a medida que el área basal del rodal aumenta, el crecimiento diamétrico de los árboles disminuye (Wadsworth 2000). Así, Dawkins (1961a) y Dawkins (1963) sostiene que los árboles del bosque húmedo tropical no toleran más de 18 a 23 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> sin sobreposición de copas. En tanto que Folli *et al.* (2003) consideran que árboles de 60 cm de DAP requerirían de 90 m<sup>2</sup> (diámetro de copa aproximado de 10 m) de espacio de crecimiento, para una densidad de 107 fustes por ha. Esto es coherente con la relación diámetro de copa–diámetro de fuste de 20 a 1, encontrada para varias especies tropicales (Dawkins 1963).

En plantaciones de *Tectona grandis* y *Melina arborea*, Morataya y Galloway (1998) encontraron que la excesiva competencia produce árboles con poco follaje, manteniendo constante la producción de albura y reduciendo el crecimiento en diámetro.

En Costa Rica, el crecimiento diamétrico de árboles pequeños y adultos de 6 especies no pioneras-emergentes-del dosel (*Lecythis ampla*, *Miquartia guianensis*, *Dipteryx panamensis*,

*Hymenolobium mesoamericanum*, *Pithecellobium elegans* y *Hyeronima alchorneoides*) tuvo significativas diferencias de año en año; siendo mayor en el año de menor precipitación (Clark y Clark 1992). Para cinco especies, en el año de mayor crecimiento, los incrementos promedios fueron significativamente mayores en 25 a 112% que en el año de menor crecimiento (Clark y Clark 1994). Estos patrones de crecimiento por año ocurrieron en árboles juveniles y adultos, demostrándose la influencia significativa de la variabilidad climática en la productividad de estos ecosistemas (Clark y Clark 1994). Al parecer, la precipitación anual no estuvo correlacionada con los patrones anuales de crecimiento, por esta razón, los autores sugirieron investigar el posible efecto de la variabilidad de la radiación fotosintéticamente activa en el crecimiento diamétrico de los árboles, pues en la Estación Biológica La Selva se ha encontrado que la radiación fotosintéticamente activa mensual tiene fuertes variaciones de año en año.

Por un estudio de largo plazo en la Estación Biológica La Selva (Costa Rica), Clark y Clark (1999) indican que no son ciertas algunas suposiciones sobre la dinámica del bosque húmedo neotropical de tierras bajas, pues para nueve especies estudiadas (siete no pioneras y dos pioneras) (1) el crecimiento diamétrico no estuvo correlacionado con el tamaño del árbol, dado que en la mayoría de tamaños las especies mostraron un rango amplio de incrementos (desde ligeramente negativo hasta el valor máximo), (2) los árboles adultos no se caracterizaron por un incremento constante en área basal y (3) la capacidad de crecimiento no declina a cero a medida que los árboles se aproximan a su tamaño máximo.

Con respecto a la primera afirmación de Clark y Clark (1999), Mejía (1994) en Nicaragua y Maitre (1986) en África encontraron mayores incrementos en las clases diamétricas intermedias; quizás porque existe el patrón que cuando los árboles llegan a ser muy grandes (independientemente de su salud y vigor) sus incrementos diamétricos declinan, como una consecuencia de la demanda del incremento respiratorio relativo al área fotosintética efectiva (Vanclay 1989). Por esto, Mejía (1994) reconoce el diámetro de los árboles como una variable estadísticamente correlacionada con el crecimiento diamétrico y basimétrico.

Por otro lado, comúnmente se acepta que la competencia por nutrimentos es menos importante para el crecimiento de las plantas, pues la radiación solar es el principal recurso que favorece o limita el crecimiento. Empero, en la Estación Biológica La Selva, Ewel *et al.* (1997) hallaron que el crecimiento de *Cordia alliodora* fue afectado por la competencia ínterespecífica con plantas del sotobosque (*Heliconia imbricata* y *Euterpe oleracea*), sugiriendo al nitrógeno del suelo como el recurso en competencia. Esto no ocurrió con *Hyeronima alchorneoides* y *Cedrela odorata*.

Asimismo, Camacho y Finegan (1997) sugirieron que la diferencia en el crecimiento diamétrico, entre un rodal tratado y un rodal no tratado, puede deberse más a la disminución de la competencia por recursos del suelo que a la competencia por iluminación solar de las copas.

## **2.3 La silvicultura y los tratamientos silviculturales**

### **2.3.1 Silvicultura**

Ford-Robertson (citado por Louman et al. 2001c) define la silvicultura como la ciencia y el arte de cultivar el bosque y sus productos. La silvicultura controla la densidad, composición y estructura de los rodales; interviniendo en el crecimiento de los árboles mediante tratamientos silviculturales (Daniel *et al.* 1982). Estos tratamientos silviculturales (la liberación por ejemplo) pueden modificar el microambiente, el ciclo hidrológico, las propiedades del suelo y la estructura, composición genética y crecimiento de los bosques (Wadsworth 2000).

La fotosíntesis es uno de los procesos fisiológicos del crecimiento de los árboles que más interesa al silvicultor (Daniel *et al.* 1982), dado que se puede influir por el manejo de la iluminación solar de la copa, lo cual aumenta la tasa de crecimiento (Hutchinson 1993b). Por lo tanto, el efecto de un tratamiento silvicultural se evalúa de acuerdo con el cambio que produce en dicha intensidad de iluminación (Hutchinson 1993b), para lo cual el actual grado de iluminación de copa indicaría la necesidad de efectuar una liberación (Hutchinson 1993a, Stanley 1998).

El uso de parcelas permanentes de muestreo (PPM) tiene un rol importante en la investigación ecológica y de manejo de los bosques naturales, un uso principal es la parametrización, calibración y verificación de modelos de crecimiento (Sheil 1995), y ha sido utilizado en numerosos estudios de bosques naturales tropicales (por ejemplo Maitre 1986, Wan Razali 1988, Vanclay 1989a, Condit *et al.* 1993, Hutchinson 1993b, Silva *et al.* 1995, Camacho y Finegan 1997, Castillo 1997, Finegan y Camacho 1999, Finegan *et al.* 1999, Sabogal *et al.* 2001). Las PPM también son recomendadas para la evaluación de plantaciones, pues favorecen la calidad de los datos para elaborar modelos de crecimiento (Vanclay *et al.* 1995).

### **2.3.2 Tratamientos silviculturales**

Son operaciones que modifican la estructura del bosque para dar mayor espacio e iluminación a los árboles deseados. Existen dos tipos de tratamientos, los que favorecen el establecimiento de nueva regeneración y los dirigidos a favorecer el crecimiento de los árboles establecidos (DAP > 10 cm) (Quirós 2001). Esto último es un aspecto muy importante para los bosques húmedos tropicales, que han mostrado bajas tasas de crecimiento en los trópicos de Asia, África y América (Wadsworth

2000). Por ejemplo, Dawkins (1961b) considera que *Khaya grandifoliola* (en Nigeria) necesitaría 80 años para alcanzar 50 cm de DAP. Estudios del crecimiento para especies agrupadas en bosques residuales (primarios intervenidos) de El Petén (Guatemala) reportan incrementos medios de 0,20 a 0,31 cm año<sup>-1</sup> (Pinelo 1997) e incrementos medianos de 0,35 mm año<sup>-1</sup> a 13,41 mm año<sup>-1</sup> en La Selva, Costa Rica (Lieberman *et al.* 1985).

En los bosques tropicales se han aplicado varios tratamientos silviculturales: liberación, refinamiento, raleo, mejoramiento o saneamiento, corta del dosel medio (dosel protector), corta de lianas, modificaciones al suelo, limpieza del sotobosque, entre otros. Aquí sólo definiremos la liberación, entendida como la eliminación de los árboles que disminuyen la iluminación de la copa de los árboles de futura cosecha, o que compiten por espacio y nutrientes (Hutchinson 1993a, Wadsworth 2000, Quirós 2001). Stanley (1998) ve la liberación como un raleo dirigido para disminuir la competencia superior y lateral en los árboles de futura cosecha, pero Wadsworth (2000) distingue la liberación como el tratamiento que disminuye la competencia desde arriba (principalmente), mientras que el raleo tiene que ver con la competencia lateral en árboles de tamaño similar. Entonces, la liberación se fundamenta en la creencia común que el crecimiento diamétrico del árbol está directamente relacionado con la posición de su copa, e inversamente relacionado con el área basal del rodal (Wadsworth 2000). Además, en plantaciones se ha demostrado la relevancia del momento y la intensidad para la aplicación de un tratamiento silvicultural (raleo), con el fin de aprovechar el potencial de crecimiento en altura y favorecer la expansión del follaje del árbol (Morataya *et al.* 1999). En los bosques tropicales, podemos presumir que la liberación de un árbol de futura cosecha favorece la iluminación de su copa, pero aún resulta desconocido el momento oportuno para efectuarla, además que en muchos casos esta operación pueda ser tan ligera que no reduce la competencia por recursos del suelo.

En el neotrópico, la liberación se empezó a aplicar en Guayana, Puerto Rico, Surinam y Trinidad (Wadsworth 2000) y antes de 1960 a lo largo del Amazonas (Pitt 1961); pero en Puerto Rico, la liberación evolucionó desde juicios subjetivos a una guía para el espaciamiento de los árboles liberados de futura cosecha (Wadsworth 2000).

#### **2.4 Efecto del tratamiento silvicultural en el crecimiento de los árboles**

Estudios de incremento diamétrico (en bosques primarios y residuales) han corroborado la respuesta positiva de los árboles de futura cosecha a diferentes tratamientos: raleo de liberación (Hutchinson 1987, Hutchinson y Wadsworth 1995), liberación-refinamiento y dosel protector (Camacho y Finegan 1997, Finegan y Camacho 1999, Finegan *et al.* 1999), liberación (Maitre 1986, Castillo

1997, Pinelo 1997, Sabogal *et al.* 2001) y raleo en bosques secundarios (Diaz 1996); Wadsworth (2000) cita varios estudios (a nivel pantropical) que reportan los efectos positivos de los tratamientos silviculturales.

Se considera que los tratamientos silviculturales pueden reducir el ciclo de corta y elevar la calidad y productividad de las especies comerciales del bosque (Hutchinson 1987, Diaz 1996). Además, un tratamiento silvicultural permite que los árboles mantengan tasas altas de crecimiento (Kohyama y Hara 1989). Por ejemplo, en un bosque secundario de Costa Rica, la liberación aumentó hasta el doble la tasa de crecimiento de los árboles seleccionados en comparación con los árboles no liberados (Hutchinson 1993b). Además, la eliminación del estrato superior puede incrementar notoriamente el crecimiento en altura de brinzales y latizales (Wadsworth 2000), pero se recomienda repetir el tratamiento para mantener este efecto, principalmente sobre las especies heliófitas (Schulz 1967).

Sin embargo, cuando se hace un análisis a nivel de especie ya no resulta claro el efecto de la liberación. Por ejemplo, en un bosque residual de Nicaragua (Castillo 1997, Sabogal *et al.* 2001) se encontró que la mayoría de especies mantienen sus tasas de crecimiento, en tanto que en otras aumenta o disminuye (resultado no concluyente, dada la baja abundancia de muchas especies evaluadas).

También el aprovechamiento es una intervención que puede favorecer el crecimiento de los árboles. Esto ha sido reportado para los bosques de la Amazonia (Silva *et al.* 1995) y del sudeste asiático (Miller 1981), con un efecto que (en ciertos casos) sólo duraría tres años (Silva *et al.* 1995, Hutchinson 1993b). Pero, el crecimiento es mayor cuando se efectúa un tratamiento silvicultural después del aprovechamiento (Wadsworth 1997). En el bosque residual de La Tirimbina (Costa Rica), los incrementos en DAP fueron más altos en el tratamiento de aprovechamiento/liberación/refinamiento que en el tratamiento de aprovechamiento (Finegan y Camacho 1999). Otro ejemplo tenemos en un bosque húmedo tropical de África, donde las especies comerciales (DAP > 10 cm) tuvieron los siguientes incrementos en volumen (Maitre 1986):

Rodales no tratados	0,7 a 1,8 m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>
Rodales aprovechados	2,5 m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>
Rodales aprovechados y liberados	2,2 a 3,6 m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>

El efecto de un tratamiento silvicultural no ocurre en el corto plazo. En un bosque residual de Nicaragua, Mejía (1994) no detectó efectos de la liberación (al año de su aplicación) en el

crecimiento diamétrico, aunque si produjo cambios en la iluminación de las copas. Esto se explicó por el corto tiempo para evaluar el efecto y la baja intensidad del tratamiento (se eliminó  $2,75 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ). Sin embargo, Camacho y Finegan (1997) afirman que se desconoce por cuanto tiempo se puede mantener el efecto de un tratamiento silvicultural, en tanto que Wadsworth (2000) agrega que todavía no se ha determinado categóricamente la magnitud y duración de los efectos de una liberación. Algunos estudios señalan que el efecto de un tratamiento empieza a decrecer a los tres años de la aplicación, debido al cierre de las copas (Primack *et al.* 1985, Sánchez 1995, Silva *et al.* 1995, Castillo 1997) y al aumento del área basal del rodal (Diaz 1996, Castillo 1997); en especial cuando el tratamiento es leve (Castillo 1997).

Como puede notarse, todavía hay ciertas incógnitas, de modo que aún no se ha validado en todas partes el supuesto que los tratamientos silviculturales aumentan el crecimiento (Wadsworth 2000).

Aun considerando el efecto de un tratamiento silvicultural, la productividad de los bosques residuales siempre será inferior a la mayoría de las plantaciones (Palmer 1975). Por ejemplo, un bosque húmedo tropical del sudeste asiático produce un promedio de  $2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , aumentando a  $6 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  con un tratamiento silvicultural (Wyatt-Smith 1987) y para un bosque húmedo primario de Nigeria se ha calculado una producción de  $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  por 40 años como ciclo de corta (Lowe 1984).

Debe agregarse que un tratamiento silvicultural es una operación que implica un costo, con rendimientos que se verán a largo plazo y ganancias financieras desconocidas (Wadsworth 2000). Por ejemplo, en Nicaragua, una liberación costó US\$23,87 por ha (Sabogal *et al.* 2001); y en Costa Rica, una combinación de liberación y refinamiento parcial (Quirós y Finegan 1994) costó US\$48,27 por ha (Quirós y Gómez 1998).

## **2.5 Modelos de crecimiento**

Para modelar el crecimiento existen algunas dificultades en los bosques tropicales. Se señala el gran número de especies arbóreas con diversos hábitos de crecimiento, la baja frecuencia de muchas de estas especies y la escasez de datos de crecimiento que impiden el desarrollo de relaciones confiables (Vanclay 1991). Esto hace impráctico el desarrollo de funciones separadas para cada especie arbórea (Vanclay 1989, Vanclay 1991), por lo cual, ecuaciones derivadas de grupos de especies son más robustas que aquellas para especies individuales (Vanclay 1991, Alder 1997).

La clasificación de las especies por gremios ecológicos (requerimientos de iluminación) no necesariamente está relacionada con los incrementos diamétricos de los fustales (DAP > 10 cm), siendo mejor el agrupamiento en función a las tasas de crecimiento (Alder 1995). Sin embargo, Clark y Clark (1999) creen que modelos más realistas de dinámica de bosque dependerían de evaluaciones de muchas especies arbóreas, en diversos bosques húmedos tropicales, para lo cual se necesitaría de datos de crecimiento de muchos individuos, estratificados en etapas de vida juveniles y adultos.

Para los bosques tropicales de la Zona Norte de Costa Rica, se ha desarrollado el modelo de simulación SIRENA 2 (Alder 1997), donde las especies se agruparon (de acuerdo con el incremento promedio de los árboles del dosel superior y el individuo más grande) alrededor de algunas especies clave. El modelo GAVILAN (Siteo 2000) utilizó la teoría de claros para construir un modelo de parche que simule la dinámica de rodales e intervenciones silviculturales en los bosques húmedos de bajura de Centroamérica. El agrupamiento de especies se realizó mediante análisis multivariados que utilizaron las tasas de crecimiento observadas en las PPM y el tamaño del árbol adulto de cada especie.

Actualmente existen herramientas para determinar el rendimiento sostenible de madera en bosques tropicales naturales, como el modelo MYRLIN, que agrupa a las especies basándose en el tamaño y comportamiento ecológico del árbol, la densidad y durabilidad de la madera y el estado comercial de la especie en el mercado (Alder *et al.* 2002). El modelo SYMFOR, agrupa a las especies de acuerdo con su tasa de crecimiento o la respuesta a la apertura del dosel, de modo que cada grupo tiene sus funciones de reclutamiento y mortalidad. Para los bosques del sudeste asiático, las dipterocarpaceas formaron un grupo individual (Phillips *et al.* 2000).

## **2.6 Especies del estudio**

Flores y Obando (2003) proveen (entre otras) las siguientes características para estas especies:

### **2.6.1 *Pentaclethra maculosa* (Willd) Kuntze**

Es una especie de la familia Fabaceae, dominante del dosel superior, que alcanza una densidad hasta de 50% cerca de los ríos y áreas pantanosas (La precipitación en su zona de distribución supera los 3500 mm); en las colinas es menos abundante, pero alcanza mayor altura. Se establece en suelos aluviales o residuales derivados de basaltos, también en suelos pantanosos o mal drenados, ácidos y poco fértiles (o sea que compite mejor en suelos pantanosos, pero crece mejor en suelos bien drenados).

El árbol alcanza los 160 a 180 cm de DAP y desarrolla pequeñas gambas. Los árboles con DAP > 70 cm suelen tener la médula podrida. Es una especie pionera en regeneración del bosque y de rápido crecimiento, que ocupa sitios alterados y forma grandes rodales monoespecíficos.

La madera es muy pesada, de grano recto y textura mediana. Se usa en construcción general e interiores (vigas, columnas, pisos, puertas, marcos y ventanas, ebanistería, mueblería y parquet). Su madera sustituye con éxito a *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Carapa guianensis*.

### **2.6.2 *Goethalsia meiantha* (D. Donn. Sm.) Burret**

Es una especie de la familia Tiliaceae, heliófita, abundante en bosques secundarios o claros del bosque primario intervenido, pastizales y terrenos abandonados. Frecuente en suelos aluviales, bien drenados o basálticos.

El árbol es mediano, típico del subdosel, con 80-150 cm de DAP, con gambas medianas y angostas. La madera es suave y liviana, de textura mediana y grano recto o entrecruzado. Se usa en construcción interior liviana, cornisas, enchapes, cajas, estantes y molduras; además de producción de palos de fósforos y paletas de helados.



### 3 MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Localización y descripción del área de estudio

Este estudio comprende el análisis de los datos de parcelas permanentes de medición (PPM), establecidas por la Empresa PORTICO S.A. y la Fundación para la Conservación de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR); por tanto, se realizó en dos sectores del Área de Conservación de la Cordillera Volcánica Central: Puerto Viejo de Sarapiquí y Cariari.

##### 3.1.1 Sector Puerto Viejo de Sarapiquí

En inmediaciones del Cantón de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica, donde se hallan instaladas las PPM de FUNDECOR.

Según datos de la Estación Meteorológica La Selva, la temperatura media anual oscila entre los 24,7 y los 27,2 °C (McDade y Hartshorn 1994); la precipitación media anual (para el periodo 1963-1990) es de 3962 mm (Sanford *et al.* 1994), con mayores precipitaciones en los periodos mensuales de junio–julio y noviembre–diciembre, con una época de menor precipitación entre febrero y abril (McDade y Hartshorn 1994). Los bosques de la zona, según la clasificación de zonas de vida de Holdridge, corresponden a bosque muy húmedo tropical y bosque muy húmedo tropical en transición a basal (Sanford *et al.* 1994). Los suelos son de origen volcánico reciente (Parker 1994).

##### 3.1.2 Sector Palmitas

En las inmediaciones del Cantón de Pococí, provincia de Limón, Costa Rica; por el camino que lleva de Cariari a Barra del Colorado (pasando por Palmitas), donde se hallan instaladas las PPM de PORTICO.

Forestales L&S (s.f.) reporta una temperatura media anual que oscila entre los 21,1 y los 30,7°C. La precipitación media anual es de 4650 mm, con valores máximos en los periodos de junio–julio y noviembre–diciembre. Los suelos son Hemic tropofibríst (Orden Histosoles), profundos, con ph de 5,5 e inundados la mayor parte del año.

La finca del Sr. Guido Madrigal (Forestales L&S s.f.) y la finca “Mata de banano” (Lehmann 1991) se caracterizan porque el terreno es plano, con deficiencias de drenaje interno y con altos riesgos de inundación. La inspección ocular realizada y los comentarios de los productores permite asumir que el drenaje y el riesgo de inundación es similar en las otras fincas (Anexo 1).

#### 3.2 Materiales

Este estudio empleó dos tipos de material de investigación:

- ?? **Base de datos:** registros del DAP e iluminación de copa de los árboles de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha*, en las PPM de FUNDECOR y PORTICO S.A.
- ?? **Árboles:** muestra de árboles de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha*.

### 3.3 Métodos

#### 3.3.1 Criterios para seleccionar las especies

Se seleccionó las especies de acuerdo con los siguientes criterios:

- ?? **Valor comercial:** especies maderables comerciales.
- ?? **Abundancia:** en la base de datos y en las PPM, estas especies debían contar con una cantidad suficiente de árboles para el análisis del crecimiento.
- ?? **Grupo ecológico:** especies pertenecientes a gremios ecológicos distintos.
- ?? **Identificación botánica:** especies identificadas a nivel de género y especie.

#### 3.3.2 Población y muestra

La población se definió como los árboles de todas las especies, registrados en la base de datos. Pero, el marco muestral sólo consideró los árboles de las especies seleccionadas, de manera que cada árbol se tomó como una unidad muestral.

#### 3.3.3 Muestreo

Se hicieron dos muestreos:

- ?? **De la base de datos:** de la población se tomó los registros de los árboles de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha*.
- ?? **De campo:** los datos de forma de copa, iluminación de copa, diámetro de copa, infestación de lianas, densidad circundante, posición topográfica y relación altura total-altura de copa se colectaron mediante un muestreo en las PPM de FUNDECOR.

Para el muestreo de campo de *Pentaclethra macroloba*, la muestra de árboles se tomó mediante un muestreo por conglomerados (Scheaffer *et al.* 1987), en el que cada conglomerado (unidad principal) correspondió a una PPM, el mismo que debía contener (por lo menos) 10 árboles (unidades secundarias) de esta especie (Cuadro 1).

Inicialmente se propuso que la selección de los conglomerados fuera al azar, pero las limitaciones logísticas determinaron que la selección fuera condicionada, dependiendo de las facilidades de transporte y accesibilidad.

No obstante, para calcular el número de árboles a muestrear, se utilizó el método de cálculo para un muestreo por conglomerados, con un límite de confianza del 5% (Anexo 2).

Dentro de cada PPM (conglomerado) se midieron todos los árboles de *Pentaclethra macroloba*.

Este tipo de muestreo no se aplicó para *Goethalsia meiantha*, pues fueron medidos casi todos los árboles de esta especie; los cuales estaban en las PPM de una sola finca (Cuadro 1).

**Cuadro 1. Parcelas seleccionadas para el muestreo de árboles de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha***

Sitio	Propietario	Parcelas (conglomerados)	Árboles medidos
<b><i>Pentaclethra macroloba</i></b>			
07	Rojomaca S.A	01, 02, 03	68
10	Industrias Agropecuarias Asociadas	02, 06, 08, 09, 10, 18, 21, 32, 34, 44, 45, 49	165
13	Proyecto Paniagua 1	03	29
14	Proyecto Paniagua 2	10, 13, 14, 15, 16, 17	99
16	Róger Jiménez	00 a 99	69
17	Róger Jiménez	05, 06	26
19	Lino Viquez	01, 02	64
22	Antonio Tosi	01, 02, 03, 04	76
<b><i>Goethalsia meiantha</i></b>			
10	Industrias Agropecuarias Asociadas	02, 06, 08, 09, 10, 18, 21, 32, 34, 44, 45	200

### 3.3.4 Variables

**3.3.4.1 Variable de respuesta.** La variable de respuesta (o dependiente) fue el incremento en DAP (diámetro del fuste, en  $\text{cm año}^{-1}$ ) y el incremento en área basal ( $\text{m}^2 \text{ año}^{-1}$ ). Puesto que este incremento se calculó para un período determinado de años, entonces, la variable que se midió en cada árbol (unidad muestral) fue el incremento periódico anual, tal como es definida por Prodan *et al.* (1997), Louman *et al.* (2001a). Este tipo de incremento tiene la ventaja que elimina parcialmente el efecto de las fluctuaciones anuales (Husch *et al.* 1982).

Se exceptuaron los árboles cuya altura de medición del DAP se modificó en el transcurso de las sucesivas mediciones.

Como en otros estudios (Camacho y Finegan 1997, Louman *et al.* 2001b, Castillo y Camacho 2001) se exceptuó algunos incrementos, en este caso los mayores a  $2.5 \text{ cm año}^{-1}$  ó menores a  $-0.2 \text{ cm año}^{-1}$ .

#### 3.3.4.2 Variables determinísticas o independientes

Se consideró como variables determinísticas a los factores que pueden influir (de manera individual o asociada) en el crecimiento.

?? **Diámetro del fuste (DAP).** Se midió en centímetros, en el punto de medición señalado por anteriores mediciones. Se utilizó una cinta diamétrica.

?? **Iluminación de copa.** Variable cualitativa que se refiere a la posición relativa de la copa de un árbol y sus vecinos de igual o mayor tamaño (Camacho 2000). Esta variable fue evaluada de acuerdo con la clasificación de Hutchinson (1993a) (adaptada de Dawkins 1958) (Anexo 3).

Tal como sugieren Pinelo (2000) y Louman et al (2001b), la clasificación de la iluminación de copa se simplificó en tres tipos.

1 Luz plena vertical y lateral	}	1 Buena
2 Luz plena vertical		
3 Alguna luz vertical	→	2 Aceptable
4 Luz lateral	}	3 Deficiente
5 Sin luz vertical ni lateral		

Los análisis posteriores se realizaron con las dos clasificaciones, para determinar la más adecuada.

Para evaluar el efecto del tipo de iluminación, sólo se consideraron a los árboles que en la última medición se les tomó esta variable.

?? **Forma de copa.** Variable cualitativa que representa un índice de vigor del individuo. Se evaluó mediante la clasificación de Synnott (1991) (adaptada de Dawkins 1958) (Anexo 4). De acuerdo con la sugerencia de Pinelo (2000), la forma de copa se evaluó según su densidad, es decir teniendo en cuenta las tres dimensiones de la copa.

1 Círculo completo	Perfecta
2 Círculo irregular	Buena
3 Medio círculo	Tolerable
4 Menos de medio círculo	Pobre
5 Solo una o pocas ramas	Muy pobre

?? **Diámetro de copa.** Esta variable es una forma de definir el espacio de crecimiento (Camacho 2000), la cual otorga confiabilidad a los modelos de crecimiento (Foli *et al.* 2003).

De las cinco opciones señaladas por Philip (1994) para medir el diámetro de la copa, se decidió por el promedio del diámetro máximo (identificado ocularmente) y el diámetro perpendicular (también identificado ocularmente) al diámetro máximo. Ambos diámetros debían atravesar la base del fuste, con la excepción de los árboles inclinados. Esta variable no se midió a los árboles con signos de haber perdido recientemente sus copas.

La medición se realizó con una cinta métrica de 30 m. En la medición de cada diámetro, los extremos de la copa se ubicaron con un clinómetro Suunto.

?? **Densidad circundante.** Referida al área basal de árboles, arbustos y palmas (con DAP mayor o igual a 5 cm) que se encontró dentro de un radio de 6 m alrededor de cada unidad muestral. Este radio se seleccionó aceptando una relación diámetro de copa y diámetro de fuste de 20 a 1 (Dawkins 1963) y un DAP máximo de 60 cm (el diámetro mínimo de corta en Costa Rica).

El DAP de esta vegetación también se midió con una cinta diamétrica.

?? **Infestación de lianas (y hemiepífitas) en la copa.** Se utilizó la clasificación de Clark y Clark (1990), pues está referida específicamente al porcentaje de ocupación (y competencia) de estas formas vegetales en la copa de los árboles.

- 1 0%
- 2 1 - 25%
- 3 26 - 50%
- 4 51 - 75%
- 5 76 - 100%

?? **Posición topográfica.** Referida a la posición del árbol en el terreno, pudiendo ser cima, ladera, parte baja no inundable y parte baja inundable.

- 1 Cima
- 2 Ladera
- 3 Parte baja no inundable
- 4 Parte baja inundable

?? **Altura total-Altura de copa.** Es la razón entre la altura total y la altura de la copa, donde la altura de la copa es la medida estimada desde el ápice del árbol hasta la parte de la copa con follaje (Philip 1994). Dado que la base de la copa es el lugar donde el fuste claramente ramifica (Cailliez 1980), entonces se ignoró la parte de la copa sin follaje.

- 1 Altura de copa menor al 25% de la altura total del árbol
- 2 Altura de copa mayor al 25% pero menor al 50% de la altura total del árbol

### 3.3.5 Análisis de datos

Las etapas metodológicas y productos esperados del estudio, están detallados en las figuras del Anexo 5. El efecto de la iluminación de copa sobre el incremento (diamétrico y basimétrico), de *Pentaclethra maculoba*, se evaluó empleando la información disponible en la base de datos (marco muestral); pero, para *Goethalsia meiantha* se empleó los datos tomados en el muestreo de campo. Debe enfatizarse en la oportunidad que representó evaluar estos factores, con la enorme información contenida en la base de datos. Esta información se usó para la primera parte del análisis y para probar las dos hipótesis del estudio.

La primera hipótesis se analizó mediante un análisis de varianza o covarianza (Programa PROC GLM del SAS) con modelo estadístico irrestrictamente al azar o de bloques irrestrictos al azar (según fue el caso), y con la variable incremento transformada por la raíz cuadrada.

El diseño de tratamiento fue un diseño factorial con dos factores (clase de diámetro y tipo de iluminación de copa).

El análisis de covarianza tuvo como covariable al número de años del período de medición, y se utilizó cuando este varió entre las PPM. Este análisis permitió discriminar el efecto de los factores

transitorios sobre el incremento (Husch *et al.* 1982), preliminarmente investigado en los bosques de La Selva por Clark y Clark (1992).

La segunda hipótesis se analizó mediante un análisis de varianza o covarianza (Programa PROC GLM del SAS) con modelo estadístico irrestrictamente al azar (según fue el caso), y con la variable incremento transformada por la raíz cuadrada. También se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Programa PROC NPAR1WAY del SAS) con la variable incremento no transformada.

En la segunda etapa del análisis se procedió a evaluar las variables diámetro del fuste (DAP), iluminación de copa, forma de copa, diámetro de copa, densidad circundante, infestación de lianas en la copa, posición topográfica y la razón altura total-altura de copa. Para esto se utilizó los datos del muestreo de campo. Esta información se analizó mediante un análisis de regresión múltiple (Programas PROC REG y PROC STEPWISE del SAS), seleccionando los factores o variables regresoras más importantes por el método de selección paso a paso o stepwise (Chacín 1988). Los supuestos del análisis de regresión se verificaron mediante los análisis de colinealidad y normalidad de los residuos. Las variables regresoras también se estudiaron con análisis de varianza (Programa PROC GLM del SAS).

Las comparaciones de medias se hicieron mediante la prueba de Duncan y la prueba de comparación de medias ajustadas; en tanto que las tablas de frecuencia del número de árboles en función a las variables analizadas y pruebas de Chi-cuadrado se obtuvieron con el Programa PROC FREQ del SAS.

Para los análisis estadísticos, los DAP se agruparon en las clases diamétricas comúnmente utilizadas:

10 cm ? Clase 10-20 < 20 cm

20 cm ? Clase 20-30 < 30 cm

30 cm ? Clase 30-40 < 40 cm

40 cm ? Clase 40-50 < 50 cm

50 cm ? Clase 50-60 < 60 cm

Clase >60 ? 60 cm

Las clases de copa se formaron mediante la relación diámetro de copa - diámetro de fuste de 20 a 1 (Dawkins 1963), entonces, cada clase de copa quedó limitada por su correspondiente clase diamétrica de fuste.

200 cm ? Clase 1 < 400 cm

400 cm ? Clase 2 < 600 cm

600 cm ? Clase 3 < 800 cm

800 cm ? Clase 4 < 1000 cm

1000 cm ? Clase 5 < 1200 cm

Clase 6 ? 1200 cm

El criterio que se siguió para agrupar las densidades circundantes fue el siguiente:

Clase 1: incluye individuos circundantes con DAP ? 10 cm y < 30 cm

Clase 2: además incluye individuos circundantes con DAP ? 30 cm y < 50 cm

Clase 3: además incluye individuos circundantes con DAP ? 50 cm.

La clase 1 se inició con la menor densidad circundante hasta una densidad que no estuviera compuesta por árboles con DAP ? 30 cm. De la misma manera, la clase 2 se conformó hasta una densidad circundante compuesta por árboles con DAP < 50 cm. Entonces las clases de densidad circundante quedaron como sigue:

$0,008 \text{ m}^2 < \text{Clase 1} < 0,095 \text{ m}^2$

$0,095 \text{ m}^2 ? \text{Clase 2} < 0,27 \text{ m}^2$

$0,27 \text{ m}^2 ? \text{Clase 3} < 1,60 \text{ m}^2$

La densidad circundante también se agrupó en cuatro, cinco y seis clases. Para seleccionar la mejor clasificación, se compararon (mediante la Prueba de Duncan) las diferencias que había entre las correspondientes clases de densidad.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 *Pentaclethra macroloba*

#### 4.1.1 Influencia del tipo de iluminación de copa

El análisis de covarianza ( $n=1088$ ), con modelo matemático irrestricto al azar (factores: clase de diámetro e iluminación de copa; covariable: período de años) indicó que el efecto del tipo de la iluminación de copa no es significativo para el incremento en diámetro ( $p=0,4469$ ) e incremento en área basal ( $p=0,9794$ ). Este resultado fue respaldado por otro análisis de covarianza ( $n=391$ ), efectuado sólo con los árboles que mantuvieron un tipo de iluminación de copa en las diferentes mediciones. Nuevamente, la iluminación de copa no tuvo un efecto significativo sobre el incremento diamétrico ( $p=0,0672$ ) y el incremento basimétrico ( $p=0,2953$ ).

Seguidamente se analizó el efecto del tipo de bosque (bosque inundable y bosque no inundable). El análisis de covarianza ( $n=1088$ ) con modelo matemático de bloques al azar (bloque: tipo de bosque, factores: clase de diámetro e iluminación de copa, covariable: período de años) señaló que el tipo de bosque no influye sobre el incremento diamétrico ( $p=0,3082$ ) y el incremento basimétrico ( $p=0,1492$ ).

Sin embargo, cuando se hizo un análisis de covarianza con modelo matemático irrestricto al azar por tipo de bosque (bosque no inundable en Puerto Viejo de Sarapiquí y bosque inundable en Palmitas, Cariari) los resultados fueron diferentes (Cuadro 2). Se encontró que en el bosque inundable, la iluminación de copa tuvo un efecto altamente significativo en el incremento diamétrico y significativo en el incremento basimétrico. En el bosque no inundable el efecto de la iluminación de copa no fue significativo.

Para los bosques inundables también se hizo un análisis separando los bosques aprovechados de los no aprovechados (Cuadro 3). Como resultado se obtuvo que en el bosque no aprovechado (finca *Sardinas*) fue altamente significativo el efecto de la iluminación de copa sobre los incrementos. La significancia estadística de la interacción (iluminación de copa y clase de diámetro) indicó que una mejor iluminación no genera mayor incremento, independientemente de la clase de diámetro (Figuras 1 y 2); por esta razón en algunas clases diamétricas los incrementos son mayores con iluminación *buena*, y en otras clases diamétricas con iluminación *aceptable*.

Para analizar el efecto de la iluminación de copa en cada clase de diámetro se aplicó un análisis de varianza y la prueba de Kruskal-Wallis (Cuadro 4). Ambas pruebas coinciden en que la iluminación de copa fue significativa (para los dos incrementos) en las clases diamétricas 20-30 y 40-50. El análisis de varianza también encontró diferencias en la clase 50-60. Nótese que en las clases 40-50 y 50-60 la significancia estaría referida (casi exclusivamente) a las diferencias entre la iluminación *buena* y *aceptable*, dada la ínfima cantidad de árboles con iluminación *deficiente*. Asimismo, la no



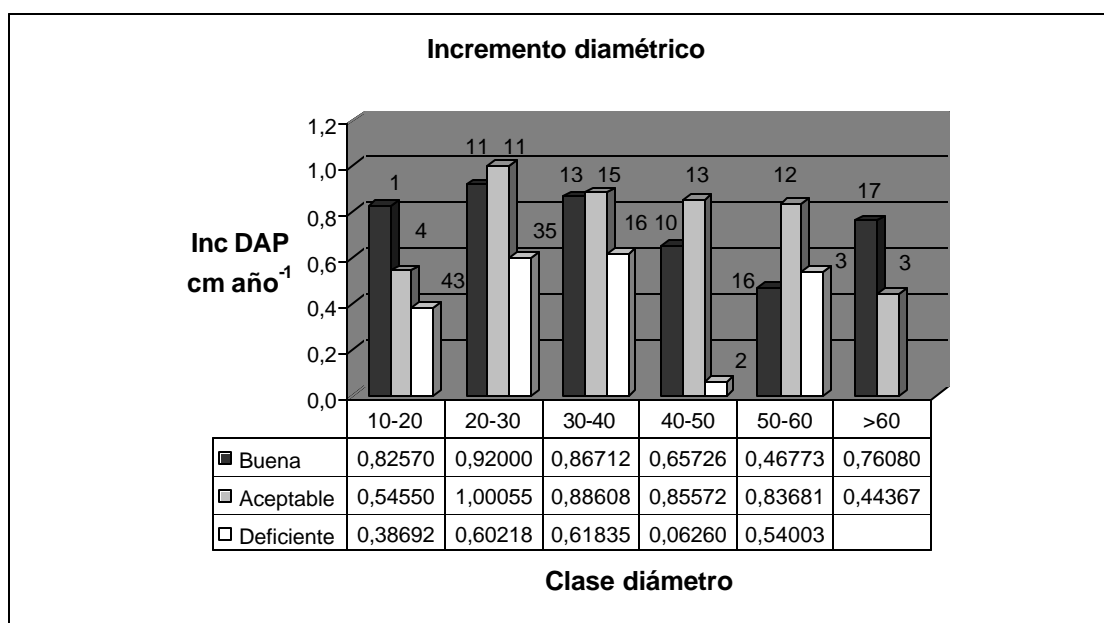
significancia en la clase 10-20 podría ser porque sólo hay un árbol con iluminación buena; en tanto que en la clase >60 no hay árboles con iluminación deficiente (Anexo 6).

**Cuadro 2. Efecto de la iluminación de copa y clase diametral de fuste en el incremento diamétrico y basimétrico de *Pentaclethra maculosa* por tipo de bosque**

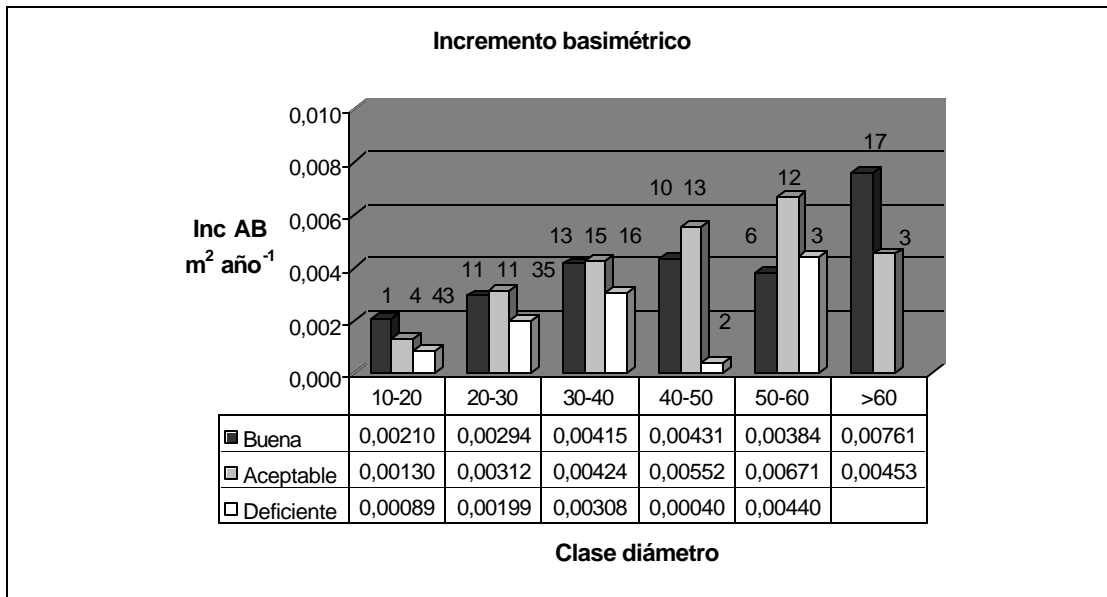
Tipo Bosque	Fuente de variación	Diamétrico	Basimétrico
		ANCOVA	ANCOVA
<b>Inundable (n=469)</b>	Iluminación copa	0,0005	0,0295
	Clase diámetro	<0,0001	<0,0001
	Iluminación*Clase diámetro	0,2378	0,1227
	Años	<0,0001	0,0001
<b>No inundable (n=619)</b>	Iluminación copa	0,4508	0,4494
	Clase diámetro	0,0022	<0,0001
	Iluminación*Clase diámetro	0,0642	0,0966
	Años	0,2480	0,0229

**Cuadro 3. Efecto de la iluminación de copa y clase diametral de fuste en el incremento diamétrico y basimétrico de *Pentaclethra maculosa* por condición de aprovechamiento en el bosque inundable**

Bosque inundable	Fuente de variación	Diamétrico	Basimétrico
		ANVA	ANVA
<b>No aprovechado Sardinias (n=225)</b>	Iluminación copa	<0,0001	0,0003
	Clase diámetro	0,0030	<0,0001
	Iluminación copa*Clase diámetro	0,0576	0,0004
<b>Aprovechado Mata de banano y Gerardo Fallas (n=244)</b>	Iluminación copa	0,0604	0,0808
	Clase diámetro	<0,0001	<0,0001
	Iluminación copa*Clase diámetro	0,1166	0,3367



**Figura 1. Incremento diamétrico de *Pentaclethra maculosa* por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque inundable no aprovechado (*Sardinias*) (números sobre las barras = n)**



**Figura 2. Incremento basimétrico de *Pentaclethra maculosa* por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque inundable no aprovechado (*Sardinas*) (números sobre las barras = n)**

**Cuadro 4. Efecto de la iluminación de copa (por clase diametral de fuste) en el incremento diamétrico y basimétrico de *Pentaclethra maculosa* en el bosque inundable no aprovechado (*Sardinas*)**

Fuente de variación	Diamétrico		Basimétrico	
	ANVA	Kruskal Wallis	ANVA	Kruskal Wallis
<b>Clase 10-20 (n=48)</b>				
Iluminación copa	0,1627	0,1256	0,1113	0,1226
<b>Clase 20-30 (n=57)</b>				
Iluminación copa	0,0050	0,0129	0,0066	0,0149
<b>Clase 30-40 (n=44)</b>				
Iluminación copa	0,1039	0,1784	0,1555	0,3499
<b>Clase 40-50 (n=25)</b>				
Iluminación copa	0,0006	0,0196	0,0018	0,0194
<b>Clase 50-60 (n=31)</b>				
Iluminación copa	0,0287	0,0900	0,0247	0,0733
<b>Clase &gt;60 (n=20)</b>				
Iluminación copa	0,1253	0,0807	0,1422	0,0806

#### 4.1.2 Influencia de la clase diametral de fuste

Cuando se analizó toda la información disponible se obtuvo un efecto altamente significativo de la clase de diámetro para ambos incrementos ( $p < 0,0001$ ). El incremento diamétrico fue mayor en las clases de diámetro intermedias (20-30, 30-40 y 40-50) (Figura 3), pero, el incremento basimétrico aumentó en relación directa con el diámetro (Figura 4). La prueba de T para medias ajustadas (Cuadro 5) señaló que, en comparación con los incrementos diamétricos, los incrementos basimétricos tuvieron más diferencias entre clases de diámetro.

Para ambos incrementos, el efecto altamente significativo de la clase de diámetro se mantuvo cuando se desglosó la información por tipo de bosque (Cuadro 2) y por condición de

aprovechamiento en el bosque inundable (Cuadro 3). En el bosque inundable, el menor incremento diamétrico se registró en la clase 10-20 (Figura 5), la cual tuvo diferencias altamente significativas (según la prueba de T para medias ajustadas) con todas las otras clases de diámetro. También hubo diferencias altamente significativas entre la clase 30-40 con las clases 40-50 y 50-60. En el bosque no inundable (Figura 6) el menor incremento diamétrico ocurrió en la clase >60, aunque diferencias altamente significativas sólo hubo entre la clase 10-20 con las clases 20-30 y 40-50 (quizás, debido a la variabilidad de los datos).

En ambos tipos de bosque, el incremento basimétrico aumentó en relación directa con la clase diamétrica; pero, en el bosque no inundable, el incremento disminuyó en la clase >60 (Figuras 7 y 8), reduciendo las diferencias significativas entre la clase >60 y las otras clases diamétricas (Cuadro 6).

A continuación se hizo el análisis discriminando los bosques inundables según su condición de aprovechamiento. Para el incremento basimétrico, la prueba de Duncan señaló diferencias significativas entre la clase 10-20 con el resto de las clases; tanto para los bosques inundables aprovechados (*Mata de banano* y *Gerardo Fallas*), como para el bosque inundable no aprovechado (*Sardinas*). Para el incremento basimétrico, la prueba de Duncan (Cuadro 7) halló casi las mismas diferencias que se encontró (con la Prueba de T para medias ajustadas) para el conjunto de bosques inundables (Cuadro 6).

En todos los bosques, se detectó la significancia estadística del efecto de la clase de diámetro sobre el incremento diamétrico, para los árboles con iluminación *buena* y *deficiente*. No obstante, la clase de diámetro no fue significativa para los árboles con iluminación *aceptable*. Con respecto al incremento basimétrico, para todos los casos, el efecto de la clase de diámetro fue altamente significativa (Cuadro 8). Todas estas comparaciones fueron posibles porque esta especie se halló bien representada, por clase diamétrica y tipo de iluminación (Anexos 7 y 8).

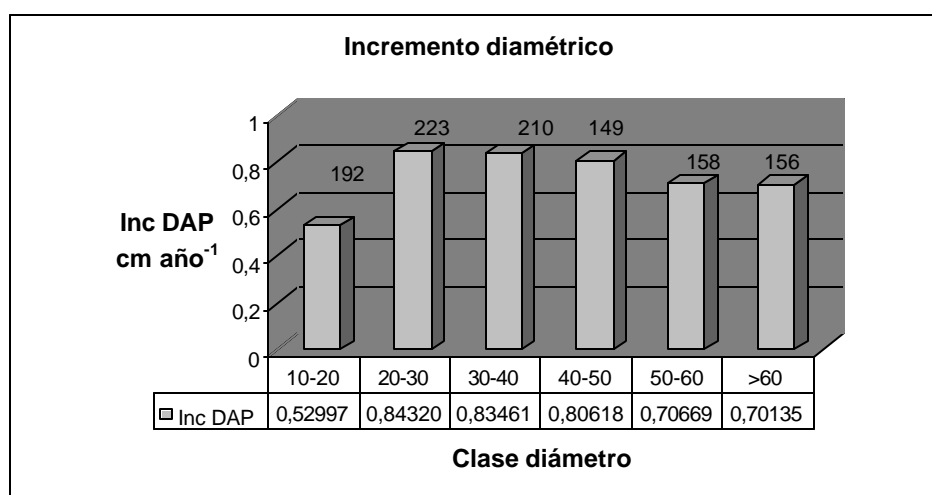
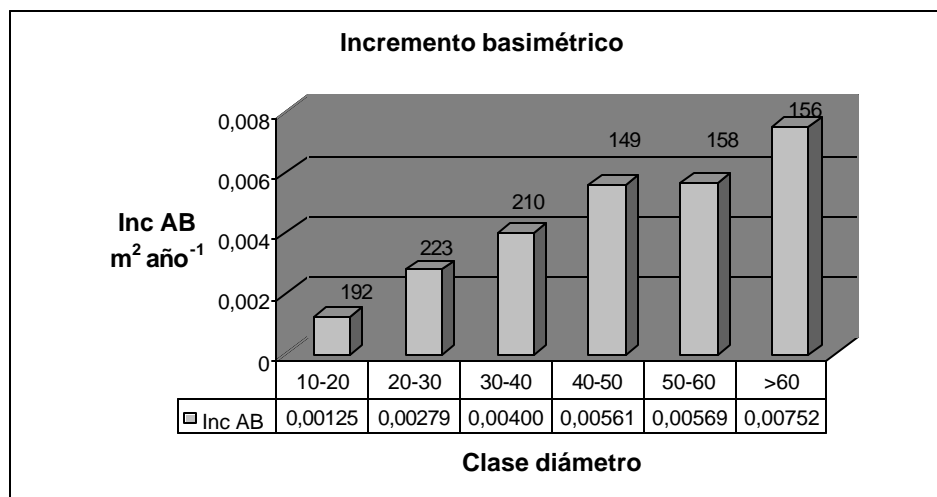


Figura 3. Incremento diamétrico de *Pentaclethra macroleoba* por clase diametral de fuste

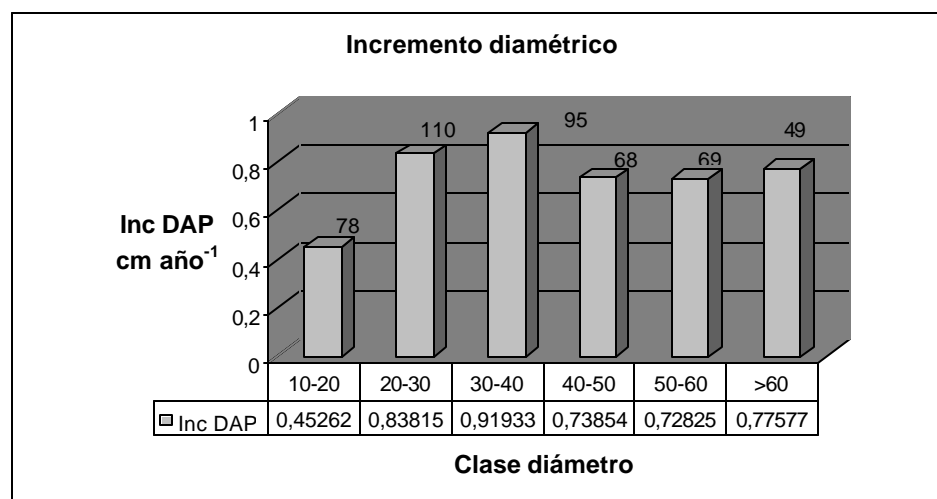


**Figura 4. Incremento basimétrico de *Pentaclethra maculoba* por clase diametral de fuste (números sobre las barras = n)**

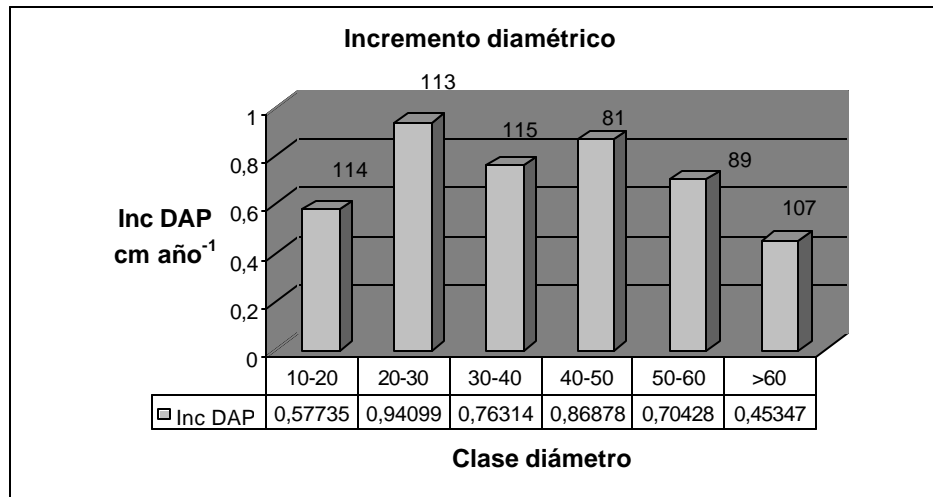
**Cuadro 5. Significancia de las diferencias en el incremento de *Pentaclethra maculoba* entre clases diamétricas**

Clase diámetro	Incremento diamétrico					Incremento basimétrico				
	20-30	30-40	40-50	50-60	>60	20-30	30-40	40-50	50-60	>60
10-20	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	**
20-30		ns	ns	**	ns		**	**	**	**
30-40			ns	ns	ns			**	**	**
40-50				ns	ns				ns	**
50-60					ns					**

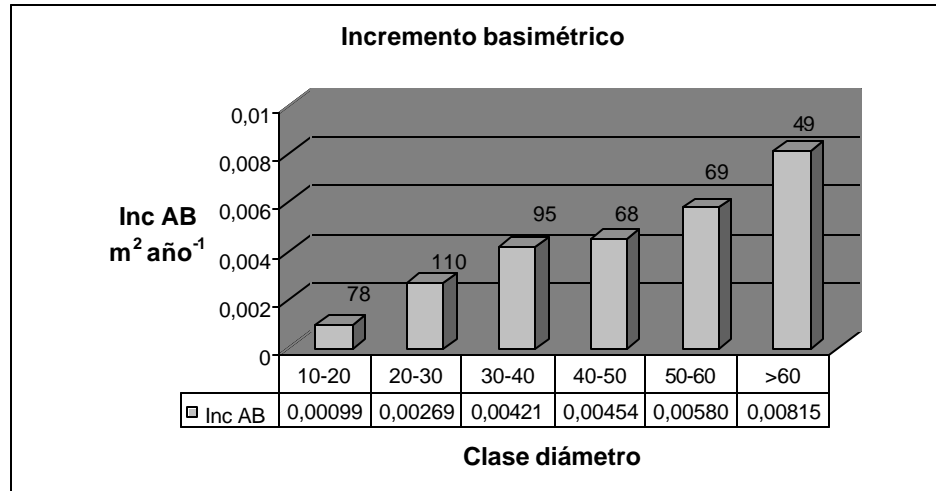
\* diferencias significativas    \*\* diferencias altamente significativas    ns no significativas



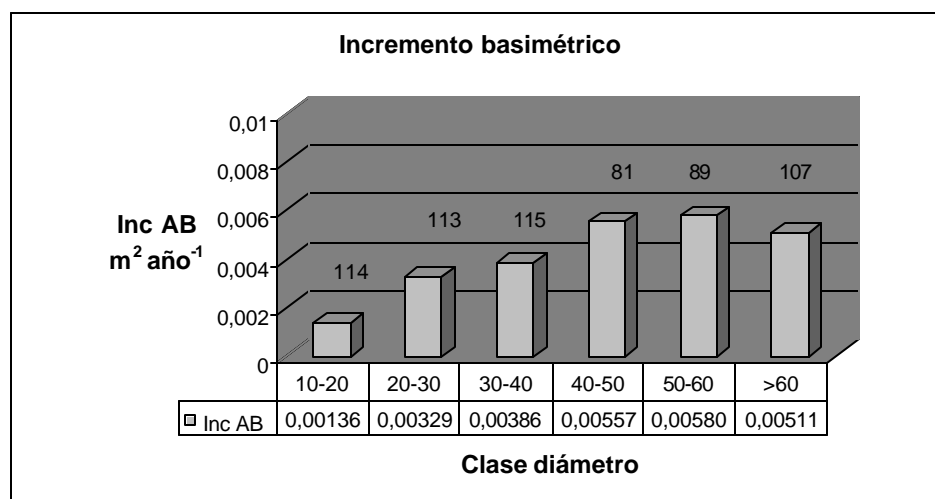
**Figura 5. Incremento diamétrico de *Pentaclethra maculoba* por clase diametral de fuste en el bosque inundable (números sobre las barras = n)**



**Figura 6. Incremento diamétrico de *Pentaclethra macroloba* por clase diametral de fuste en el bosque no inundable (números sobre las barras = n)**



**Figura 7. Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por clase diametral de fuste en el bosque inundable (números sobre las barras = n)**



**Figura 8.** Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por clase diametral de fuste en el bosque no inundable (números sobre las barras = n)

**Cuadro 6.** Significancia de las diferencias del incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por tipo de bosque y clases diamétricas

Clase diámetro	Bosque inundable					Bosque no inundable				
	20-30	30-40	40-50	50-60	>60	20-30	30-40	40-50	50-60	>60
10-20	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
20-30		**	**	**	**		ns	**	**	ns
30-40			ns	**	**			**	**	ns
40-50				**	**				ns	ns
50-60					**					ns

\* diferencias significativas \*\* diferencias altamente significativas ns no significativas

**Cuadro 7.** Significancia de las diferencias del incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por condición de aprovechamiento (bosque inundable) y clases diamétricas

Clase diámetro	Bosque inundable no aprovechado ( <i>Sardinas</i> )					Bosque inundable aprovechado ( <i>Mata de banano/Gerardo Fallas</i> )				
	20-30	30-40	40-50	50-60	>60	20-30	30-40	40-50	50-60	>60
10-20	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
20-30		*	*	*	*		*	*	*	*
30-40			ns	*	*			ns	*	*
40-50				ns	*				*	*
50-60					*					*

\* diferencias significativas ns no significativas

**Cuadro 8. Efecto de la clase diametral de fuste (por iluminación de copa) en el incremento diamétrico y basimétrico de *Pentaclethra macroloba* en el bosque inundable y no inundable**

Tipo Bosque	Fuente de variación	Diamétrico		Basimétrico	
		ANVA	Kruskal Wallis	ANVA	Kruskal Wallis
Inundable aprovechado	<b>Iluminación buena (n=79)</b> Clase diámetro	0,0011	0,0022	<0,0001	<0,0001
	<b>Iluminación aceptable (n=89)</b> Clase diámetro	0,4841	0,3434	<0,0001	<0,0001
	<b>Iluminación deficiente (n=76)</b> Clase diámetro	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Inundable no aprovechado	<b>Iluminación buena (n=68)</b> Clase diámetro	0,0125	0,0182	<0,0001	0,0002
	<b>Iluminación aceptable (n=58)</b> Clase diámetro	0,2241	0,1508	0,0002	0,0006
	<b>Iluminación deficiente (n=99)</b> Clase diámetro	0,0010	0,0036	<0,0001	<0,0001
		<b>ANCOVA</b>		<b>ANCOVA</b>	
No inundable	<b>Iluminación buena (n=275)</b> Clase diámetro	0,0110		<0,0001	
	<b>Iluminación aceptable (n=140)</b> Clase diámetro	0,1706		<0,0001	
	<b>Iluminación deficiente (n=204)</b> Clase diámetro	0,0001		<0,0001	

#### 4.1.3 Influencia del período de años de medición

El efecto del período de años varió entre los dos bosques (Cuadro 2). En el bosque inundable fue altamente significativo para los dos incrementos, y en el bosque no inundable sólo fue significativo para el incremento basimétrico; quizás porque en el bosque inundable las mediciones del DAP se hicieron durante un mayor número de años (Anexo 9); por lo cual, la covariable período de años habría recogido una mayor variabilidad en el incremento debida a factores climáticos transitorios (fluctuaciones en la precipitación anual).

#### 4.1.4 Influencia de otros factores

El análisis de regresión, con el método paso a paso (stepwise), encontró que el incremento diamétrico estuvo más relacionado (en orden descendente) con las variables forma de copa, DAP, topografía, infestación de lianas, diámetro de copa e iluminación de copa. El incremento basimétrico estuvo más relacionado con las variables diámetro de copa, DAP, forma de copa, topografía, lianas e iluminación de copa (Cuadro 9). En ambos casos, no hubo problemas de colinealidad y los residuos se distribuyeron normalmente.

Los parámetros estimados del DAP indicaron tendencias contrarias. Cuando aumentó el DAP disminuyó el incremento diamétrico, pero aumentó el incremento basimétrico. Por esta razón, se decidió seguir analizando el efecto de las variables regresoras sobre el incremento basimétrico, el cual se relaciona directamente con el incremento volumétrico. La infestación de lianas se consideró como variable modificable (o manejable), y se evaluó su efecto (mediante un análisis de varianza)

con cada una de las variables diámetro de copa, DAP, forma de copa y posición topográfica, consideradas como criterios para seleccionar los árboles a manejar.

**Cuadro 9. Principales variables regresoras para el incremento diamétrico y basimétrico de *Pentaclethra macroloba* (n=501)**

Variable	Incremento diamétrico		Variable	Incremento basimétrico	
	Parámetro estimado	Pr > F		Parámetro estimado	Pr > F
Forma copa	-0,13523	<0,0001	Diámetro copa	0,00040472	<0,0001
DAP	-0,01046	<0,0001	DAP	0,00005011	<0,0001
Posición topográfica	0,14871	0,0002	Forma copa	-0,00073974	<0,0001
Lianas	-0,13358	0,0005	Posición topográfica	0,00077796	0,0002
Diámetro copa	0,07101	0,0011	Lianas	-0,0008825	0,0006
Iluminación copa	-0,11077	0,0042	Iluminación copa	-0,00030445	0,1225

#### 4.1.3.1 Diámetro de copa

La copa tuvo un efecto altamente significativo ( $p < 0,0001$ ) sobre el incremento basimétrico, el cual aumentó en relación directa con el diámetro de copa. Pero no se encontró efectos significativos ( $p = 0,4172$ ) de la infestación de lianas sobre el incremento.

En las clases de copa 3, 4 y 5 se obtuvieron mayores incrementos en los árboles sin infestación de lianas, en la clase de copa 6 hubo mayor incremento con la infestación del 1 a 25 % de la copa y, en la clase de copa 2, los incrementos fueron similares (Figura 9).

Sin considerar el factor infestación de lianas, la prueba de Duncan encontró diferencias entre las clases de copa 1-2, 3-4, 5 y 6 (Figura 10). Además, la prueba Chi cuadrado detectó la asociación altamente significativa entre el diámetro de la copa y la luz recibida por la misma ( $p < 0,0001$ ).

#### 4.1.3.2 Diámetro de fuste

El incremento basimétrico también aumentó en relación directa con la clase diametral de fuste, y en relación inversa con la infestación de lianas (Figura 11), corroborando el resultado mostrado en el acápite 4.1.2.

En este caso, se evidenció un efecto significativo ( $p = 0,0262$ ) de las lianas sobre el incremento, y la prueba de Duncan halló diferencias significativas entre la infestación de lianas 1 y 2 con la infestación de lianas 3 (Figura 12), pues no se encontró árboles con infestación de lianas 4 y 5.

#### 4.1.3.3 Forma de copa

El incremento basimétrico estuvo afectado por la forma de copa ( $p < 0,0001$ ) y aumentó conforme mejoró esta (Figura 13). Pero, el análisis de varianza no detectó la influencia de la infestación de lianas en el incremento basimétrico ( $p = 0,2854$ ). La prueba de Duncan halló diferencias significativas entre la copa *perfecta* y las copas *tolerable*, *pobre* y *muy pobre*; y entre la copa *buena* y la copa *muy pobre* (Figura 14).

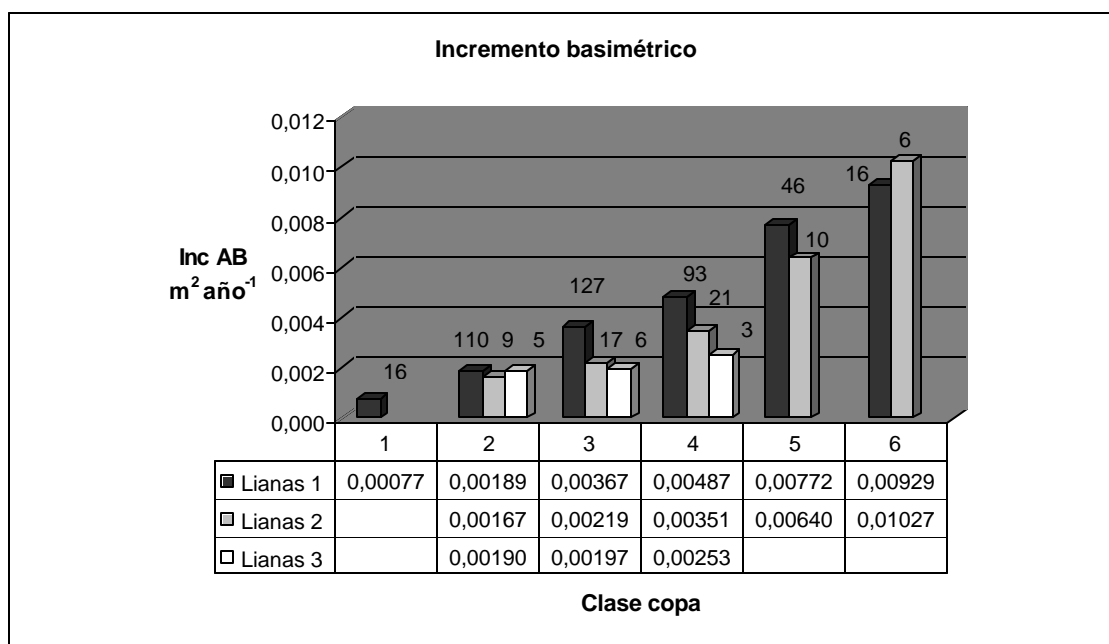


Por otro lado, la prueba de Chi cuadrado demostró la asociación altamente significativa entre la forma de la copa y el tipo de iluminación recibida por la misma ( $p=0,0026$ ).

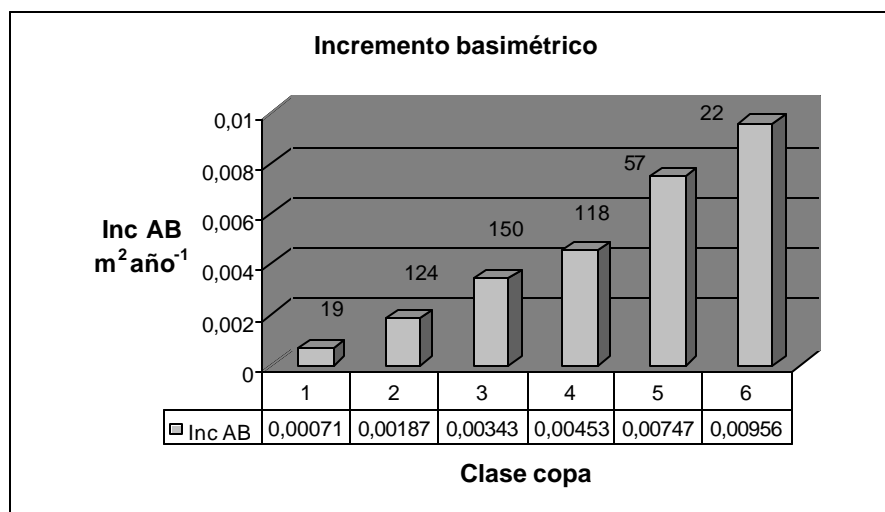
#### 4.1.3.4 Posición topográfica

El incremento basimétrico fue mayor en las partes bajas y planas del bosque, pero el efecto de la infestación de lianas sobre el incremento varió entre las posiciones topográficas (Figura 15).

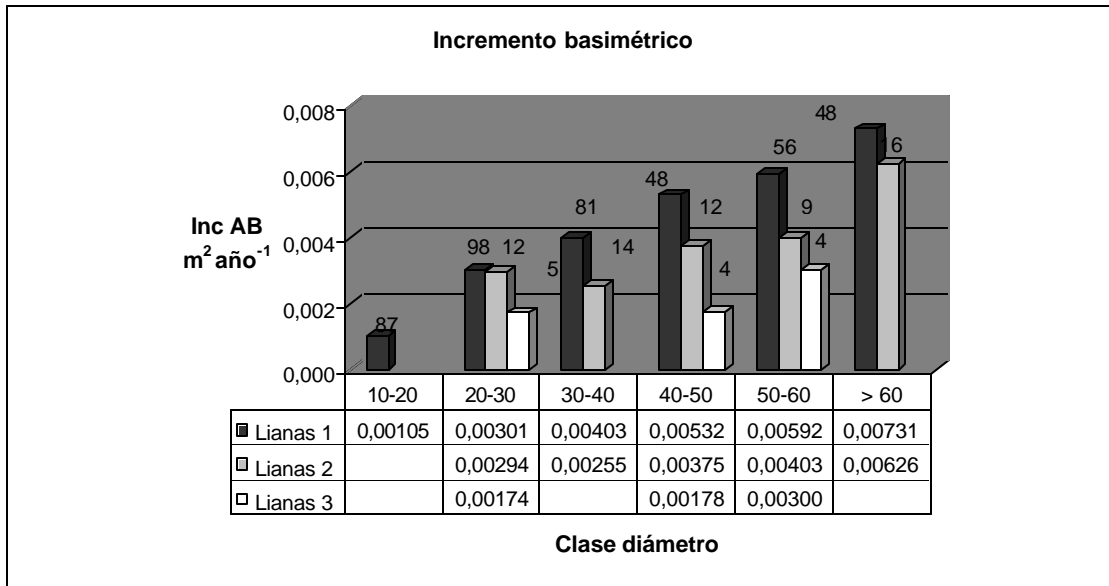
El análisis de varianza no encontró efectos significativos de la infestación de lianas ( $p=0,5945$ ), pero si de la topografía ( $p=0,0154$ ); en tanto que la prueba de Duncan halló diferencias entre la parte baja inundable con la ladera y la cima, además de diferencias entre la parte baja no inundable con la cima (Figura 16).



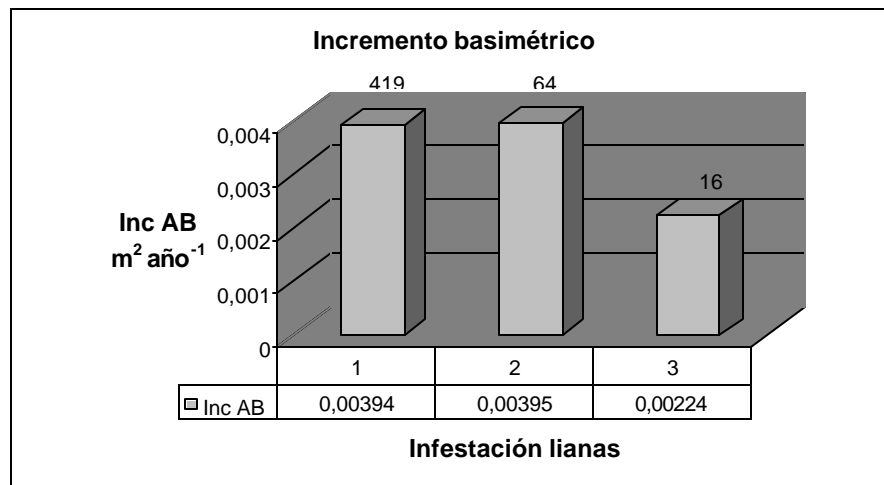
**Figura 9. Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por clase diametral de copa e infestación de lianas (números sobre las barras = n)**



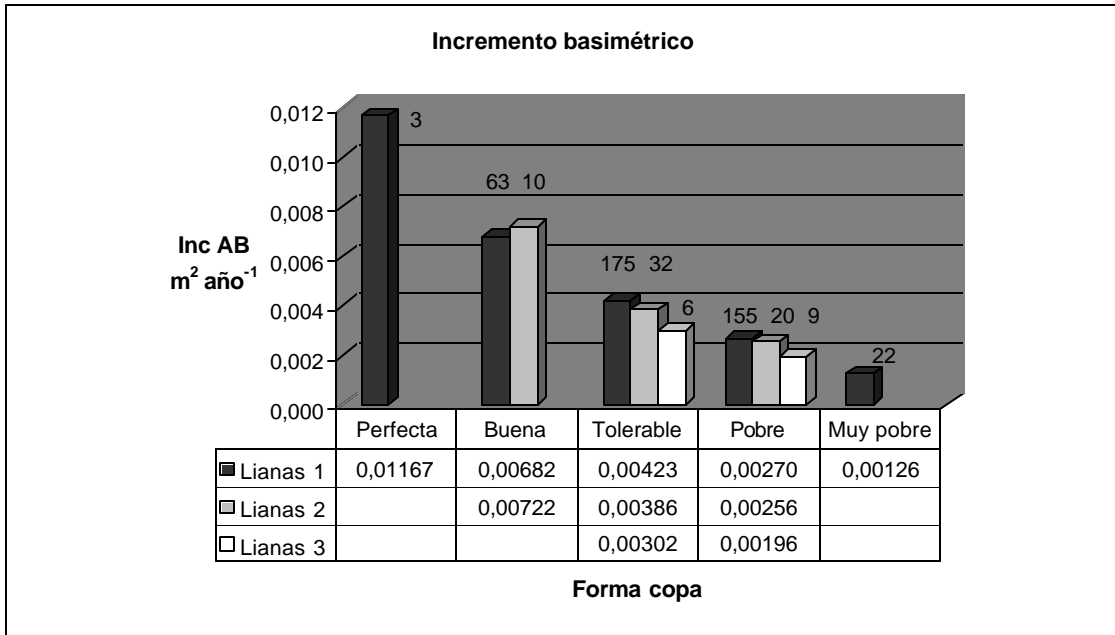
**Figura 10. Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por clase diametral de copa**



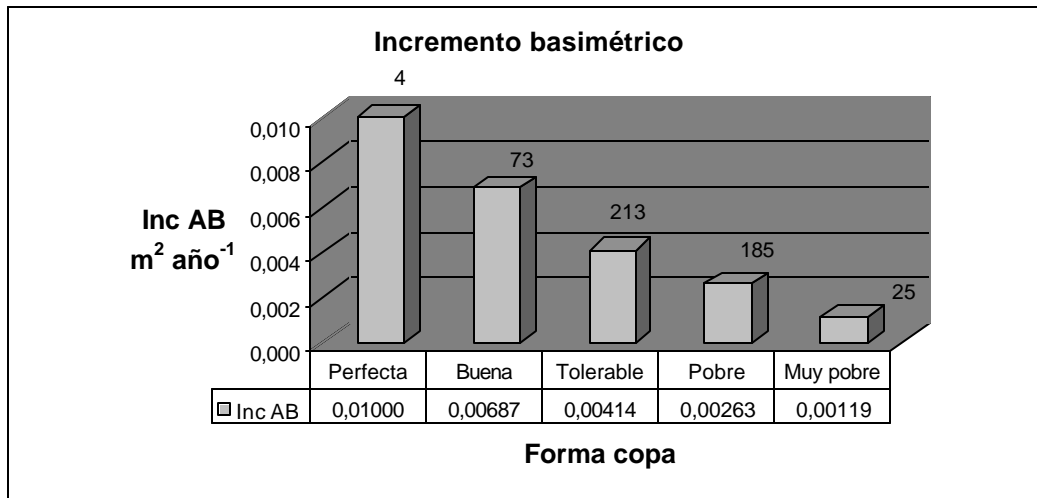
**Figura 11. Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por clase diametral de fuste e infestación de lianas (números sobre las barras = n)**



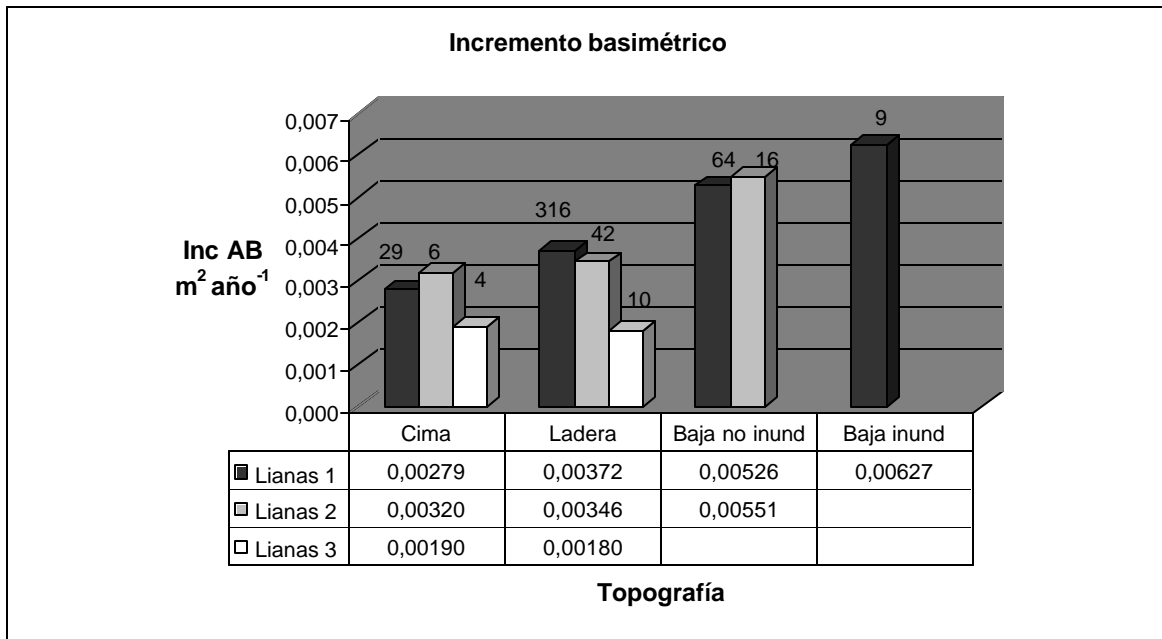
**Figura 12. Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por infestación de lianas (números sobre las barras = n)**



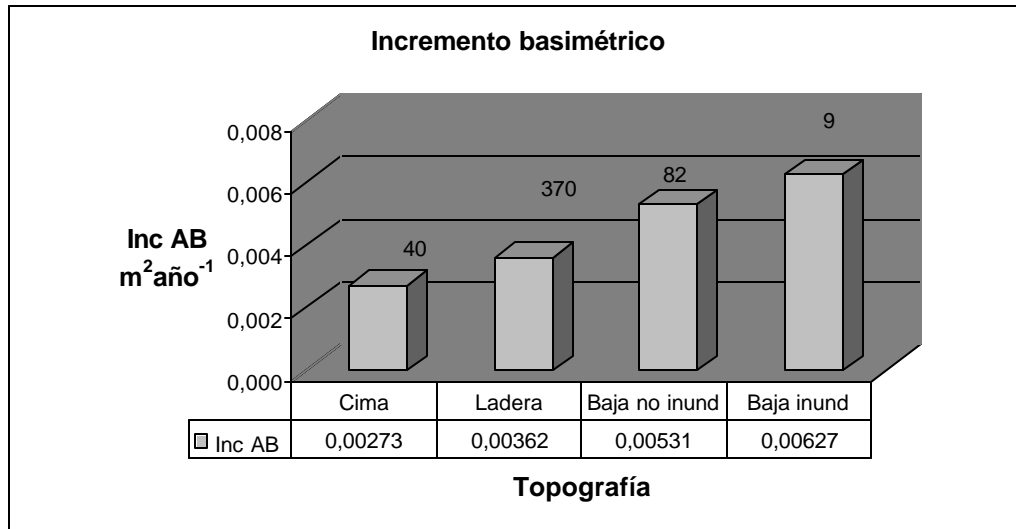
**Figura 13** Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroleoba* por forma de copa e infestación de lianas (números sobre las barras = n)



**Figura 14.** Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroleoba* por forma de copa (números sobre las barras = n)



**Figura 15.** Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por posición topográfica e infestación de lianas (números sobre las barras = n)



**Figura 16.** Incremento basimétrico de *Pentaclethra macroloba* por posición topográfica (números sobre las barras = n)

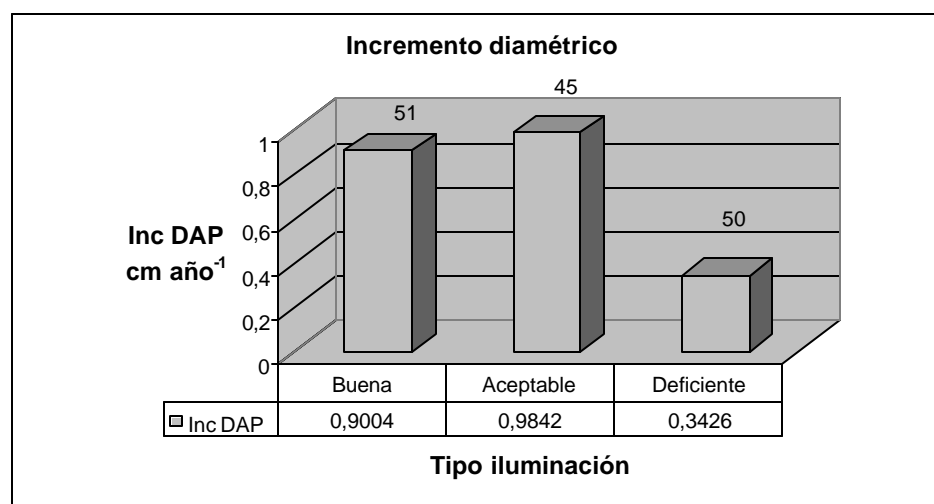
## 4.2 *Goethalsia meiantha*

### 4.2.1 Influencia de la iluminación de copa

La iluminación de copa no fue significativa sobre los incrementos cuando se analizó utilizando la información de la base de datos, pero el resultado fue distinto cuando se utilizó la información del muestreo de campo, detectándose la significancia de esta variable; lo cual podría deberse a las diferentes apreciaciones entre distintos evaluadores. Entonces, para *Goethalsia meiantha* se decidió usar los datos de iluminación de copa del muestreo de campo, pues da un resultado coherente con el comportamiento heliófito de esta especie. Por otro lado, cabe resaltar que los resultados corresponderían (exclusivamente) a un bosque no inundable.

El análisis de varianza ( $n=146$ ), con factores iluminación de copa y clase de diámetro, indicó que el efecto de la iluminación de copa es altamente significativo para el incremento en diámetro ( $p=0,0002$ ) y en área basal ( $p=0,0002$ ). Para el incremento diamétrico y basimétrico, la prueba de Duncan encontró diferencias significativas entre la iluminación *deficiente* y las iluminaciones *buena* y *aceptable* (Figuras 17 y 18).

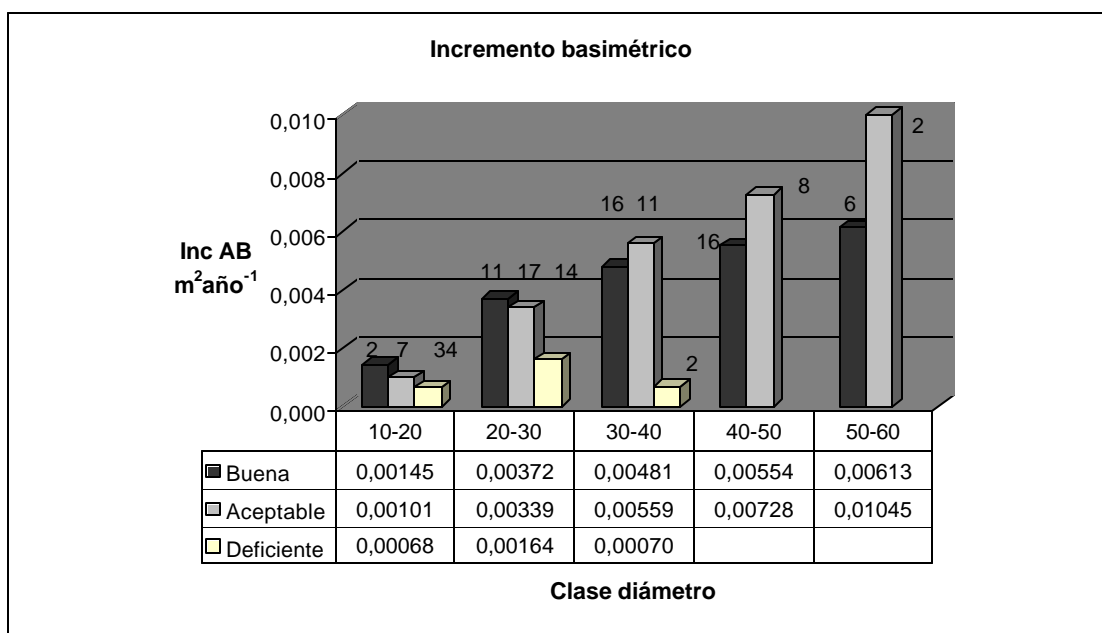
Otro análisis de varianza y la prueba de Kruskal-Wallis indicaron que, en cada clase de diámetro, la iluminación de copa no fue un factor significativo en el incremento diamétrico y basimétrico de los árboles (Cuadro 10); con excepción de la clase 20-30. Dado el reducido número de árboles (Anexo 10), lo anterior no podría ser concluyente para la clase 50-60, para los árboles con iluminación *buena* en la clase 10-20 y los árboles con iluminación *deficiente* en las clases 30-40 y 40-50.



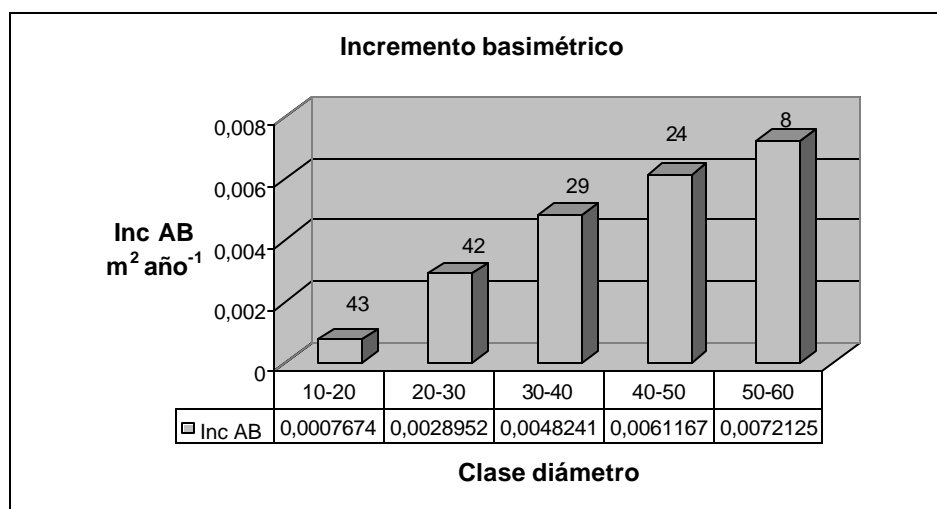
**Figura 17. Incremento diamétrico de *Goethalsia meiantha* por iluminación de copa** (números sobre las barras = n)



*aceptable* y a las clases 30-40, 40-50 y 50-60 en la iluminación *deficiente*. Por lo tanto, para el incremento basimétrico, la prueba de Duncan sólo es contundente cuando encontró diferencias significativas para los árboles con iluminación *aceptable* y entre la clase 10-20 y las clases 20-30, 30-40 y 40-50 (Figura 21). En la iluminación *deficiente* se halló diferencias significativas entre las clases 10-20 y 20-30.



**Figura 19.** Incremento basimétrico de *Goethalsia meiantha* por iluminación de copa y clase diametral de fuste (números sobre las barras = n)



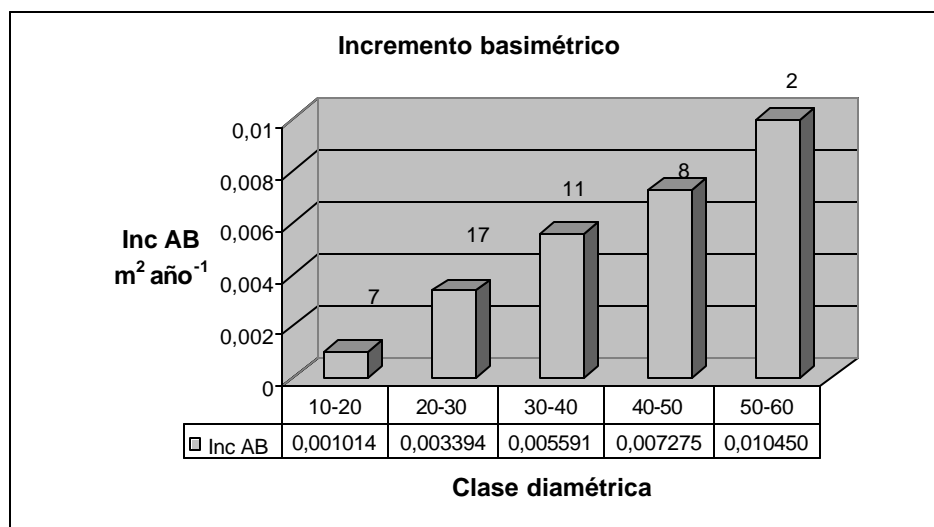
**Figura 20.** Incremento basimétrico de *Goethalsia meiantha* por clase diametral de fuste

**Cuadro 11. Significancia de las diferencias en el incremento basimétrico entre las clases diamétricas de *Goethalsia meiantha***

Clase diámetro	20-30	30-40	40-50	50-60
10-20	*	*	*	*
20-30		*	*	*
30-40			ns	ns
40-50				ns
* diferencias significativas ns no significativas				

**Cuadro 12. Efecto de la clase diametral de fuste (por iluminación de copa) en el incremento basimétrico de *Goethalsia meiantha***

Fuente de variación	Incremento basimétrico	
	ANVA	Kruskal Wallis
<b>Iluminación buena (n=51)</b>		
Clase diámetro	0,1935	0,1659
<b>Iluminación aceptable (n=45)</b>		
Clase diámetro	<0,0001	<0,0001
<b>Iluminación deficiente (n=50)</b>		
Clase diámetro	0,0126	0,0349



**Figura 21. Incremento basimétrico de *Goethalsia meiantha* por clase diametral de fuste con iluminación de copa aceptable (números sobre las barras = n)**

#### 4.2.3 Influencia de otros factores

En esta especie se encontró que el incremento diamétrico está más relacionado (en orden descendente) con las variables forma de copa, topografía, diámetro de copa y densidad circundante; en tanto que el incremento basimétrico con las variables DAP, diámetro de copa, densidad circundante y forma de copa (Cuadro 13).



El parámetro estimado (programa PROC REG) del DAP (-0,00687) para el incremento diamétrico, indicó que este disminuye cuando aumenta el DAP. En cambio, el parámetro estimado (programa PROC STEPWISE) del DAP para el incremento basimétrico (Cuadro 13) indicó que este aumenta en relación directa con el DAP.

De las variables regresoras del incremento basimétrico, se consideró a la densidad circundante como variable modificable (o manejable), la cual se refirió a la vegetación con DAP  $\geq$  10 cm. El resultado del análisis de regresión fue, prácticamente, el mismo cuando se utilizó la densidad circundante de la vegetación con DAP  $\geq$  5 cm, de manera que el trabajo añadido en el campo no aportó nada al análisis de la información.

Accesoriamente, la prueba de Chi cuadrado detectó la dependencia altamente significativa de la iluminación de copa con la forma de copa ( $p < 0,0001$ ), clase diametral de copa ( $p < 0,0001$ ) y densidad circundante ( $p < 0,0001$ ).

**Cuadro 13 Principales variables regresoras para el incremento diamétrico y basimétrico de *Goethalsia meiantha* (n=146)**

Variable	Incremento diamétrico		Variable	Incremento basimétrico	
	Parámetro estimado	Pr > F		Parámetro estimado	Pr > F
Forma copa	-0,21169	<0,0001	DAP	0,00010858	<0,0001
Topografía	0,24010	0,0293	Diámetro copa	0,00035148	0,0014
Diámetro copa	0,07866	0,0300	Densidad circund	-0,00188	0,0042
Densidad circund	-0,41722	0,0390	Forma copa	-0,00060368	0,1275

#### 4.2.3.1 Diámetro de fuste

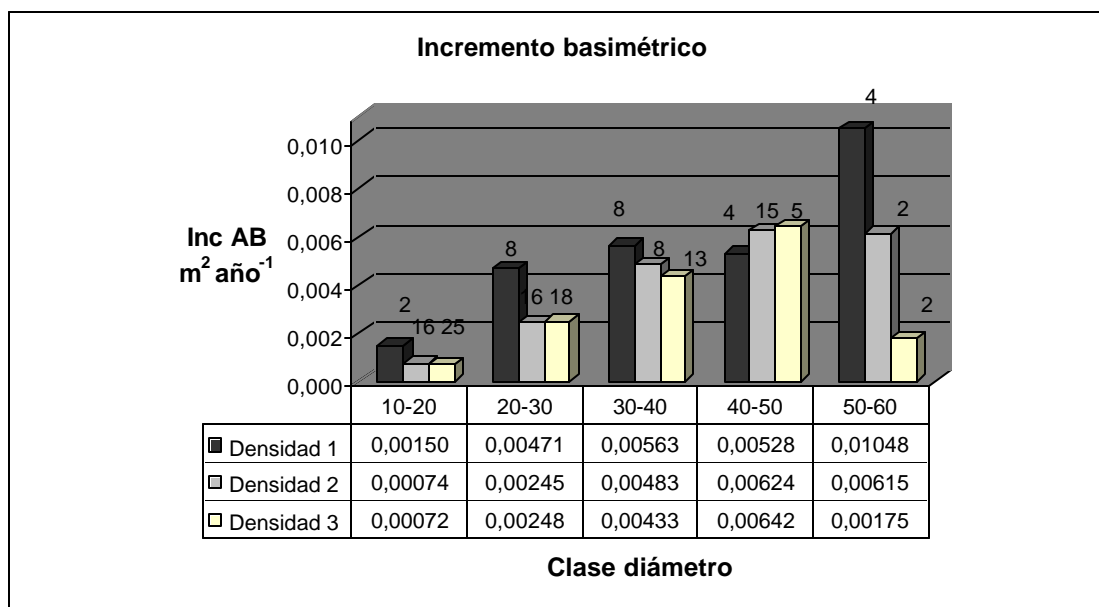
El análisis de varianza (con factores clase diámetro de fuste y clase de densidad) encontró un efecto altamente significativo de la clase de densidad circundante sobre el incremento en área basal ( $p=0,0013$ ). Debido al bajo número de árboles, de estas comparaciones tuvo que exceptuarse la clase densidad 1 en la clase diamétrica 10-20 y las tres clases de densidad en la clase diamétrica 50-60 (Figura 22).

Se observó (Figura 22) que a menor clase de densidad circundante hay mayor incremento basimétrico, pero, como la interacción fue significativa ( $p=0,0146$ ), se concluyó que esto no ocurre independientemente de la clase diamétrica de los árboles que se está evaluando. Nótese, por ejemplo, las diferentes tendencias entre las clases 30-40 y 40-50.

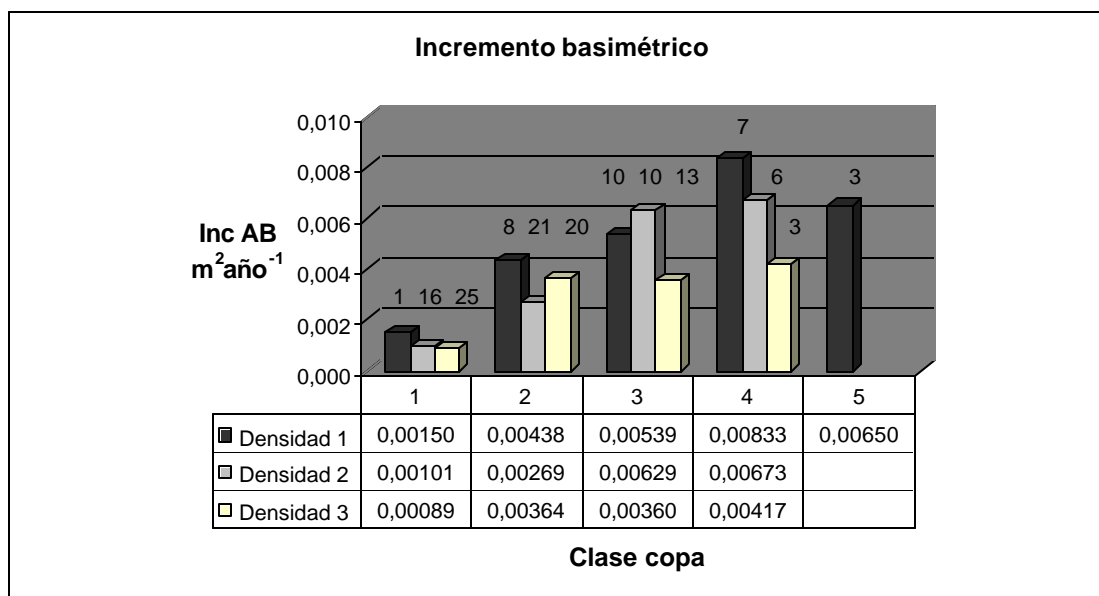
#### 4.2.3.2 Diámetro de copa

El análisis de varianza (con factores clase diámetro de copa y clase de densidad) halló la significancia del diámetro de copa ( $p < 0,0001$ ) y la densidad circundante ( $p=0,0421$ ), con la tendencia que a menor densidad ocurre mayor incremento en área basal (Figura 23). A nivel de toda

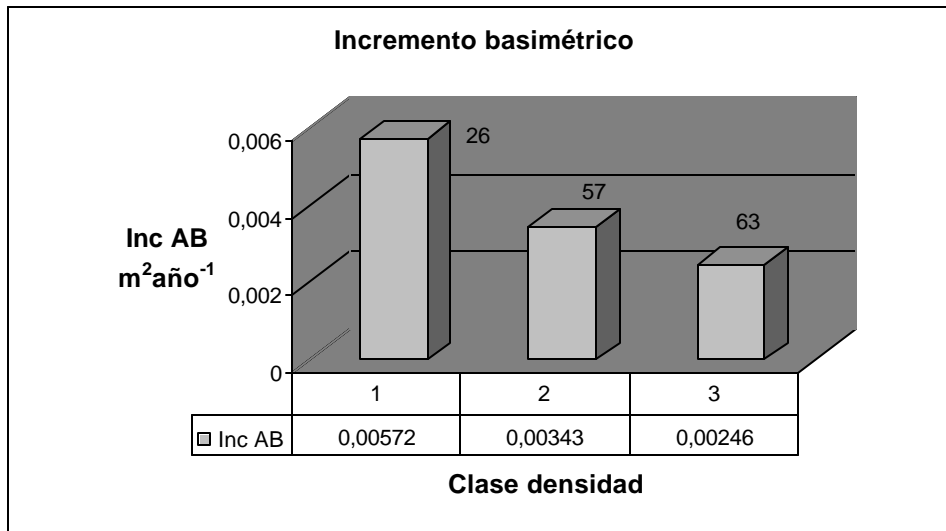
la muestra, la prueba de Duncan halló diferencias entre la clase de densidad 1 con las clases 2 y 3 (Figura 24).



**Figura 22. Incremento basimétrico de *Goethalsia meiantha* por densidad circundante y clase diametral de fuste (números sobre las barras = n)**



**Figura 23. Incremento basimétrico de *Goethalsia meiantha* por densidad circundante y clase diametral de copa (números sobre las barras = n)**



**Figura 24.** Incremento basimétrico de *Goethalsia meiantha* por densidad circundante (números sobre las barras = n)

## 5 DISCUSIÓN

### 5.1 Crecimiento de las especies

#### 5.1.1 *Pentaclethra macroloba*

##### 5.1.1.1 Influencia del tipo de iluminación de copa

El análisis del marco muestral indicó que los incrementos (diamétrico y basimétrico) de *Pentaclethra macroloba* no estuvieron influidos por el tipo de iluminación de copa. Inclusive, el resultado no varió cuando sólo se analizaron los árboles que mantuvieron inalterable el tipo de iluminación. Pero, cuando se analizó la información separando los dos tipos de bosque, el efecto significativo del tipo de iluminación de copa se encontró en el bosque inundable, pero fue inexistente en el bosque no inundable. Este último caso podría explicarse por el hecho que el punto de saturación lumínica (intensidad de luz a partir de la cual su aumento no ocasiona un incremento en la tasa de fotosíntesis neta), de las plantas tolerantes a la sombra es más bajo que el de las plantas no tolerantes (Daniel *et al.* 1982); de manera que en *Pentaclethra macroloba* (una especie tolerante a la sombra) la tasa máxima de fotosíntesis neta se alcanzaría aún con bajos niveles de intensidad lumínica, determinando que no se detecte (estadísticamente) la relevancia del tipo de iluminación de copa.

En el bosque inundable no aprovechado (finca *Sardinas*), el efecto significativo de la iluminación de copa sobre el incremento podría explicarse por el siguiente proceso fisiológico. Bajo condiciones hidromórficas del suelo el árbol transpira más, pues hay mayor disponibilidad de agua en el suelo. Este proceso fisiológico (la transpiración) requiere la apertura de los estomas y permite, al mismo tiempo la entrada de CO<sub>2</sub>, cuya transformación (la fotosíntesis) depende de la intensidad lumínica que incide en la copa del árbol; parte de cuyos productos son utilizados en el crecimiento secundario.

En el bosque inundable aprovechado no se detectó el efecto de la iluminación de copa. En este caso, debe notarse que el aprovechamiento de estos bosques (fincas Mata de banano y Gerardo Fallas) ocurrió en 1989<sup>1</sup> (Lehman 1991), en tanto que para este estudio se utilizaron los datos de iluminación de copa del año 2000. Entonces, la fuerte apertura del  $\phi_{sef}^2$  habría favorecido la mayor captación de radiación lumínica por los árboles residuales de los diferentes estratos del bosque, razón por la que, 10 años después, no se detectaron diferencias en el incremento de árboles con diferentes tipos de iluminación de copa.

---

<sup>1</sup> La intensidad de aprovechamiento fue de 18 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, principalmente de árboles de *Carapa guianensis* (DAP ? 50 cm)

<sup>2</sup> Inspección ocular O. Galván.

Para los bosques no inundables, los resultados de este estudio no concuerdan con los de Sabogal *et al.* (2001) (La Lupe, Nicaragua), Camacho y Finegan (1997) y Finegan *et al.* (1999) (La Tirimbina, Costa Rica); quienes encontraron que *Pentaclethra macroloba* aumentó su incremento diamétrico por efecto de la liberación, lo cual fue relacionado con el incremento de la iluminación de copa de los árboles favorecidos por el tratamiento silvicultural. Sin embargo, debe señalarse que estos estudios fueron hechos para analizar el efecto del tratamiento silvicultural a nivel de rodal y no a nivel de especie.

Pero, al margen de la “creencia común” (como lo menciona Wadsworth 2000) de que el incremento de la iluminación aumenta el crecimiento, Camacho y Finegan (1997) consideraron posible que el efecto del tratamiento silvicultural se deba a la disminución de la competencia por recursos del suelo, más que por iluminación solar; o sea que el efecto positivo del tratamiento silvicultural también podría atribuirse a la disminución de la competencia interespecífica, tal como fue hallado en una plantación por Ewel *et al.* (1997). Empero, este estudio no encontró que la densidad circundante (de árboles, arbustos y palmas con DAP  $\geq$  5 cm) sea una variable regresora relevante para los incrementos de *Pentaclethra*.

#### **5.1.1.2 Influencia del tamaño del árbol (DAP)**

El análisis de los datos (en conjunto, discriminados por tipos de bosque o discriminados por condición de aprovechamiento de los bosques inundables) señaló que la clase diamétrica fue una variable muy influyente para el incremento diamétrico y basimétrico de *Pentaclethra macroloba*, coincidiéndose con Mejía (1994) y Alder (1986) quienes analizaron el crecimiento de los árboles a nivel de rodal.

Aunque se ha reportado árboles emergentes con crecimiento diamétrico estancado (Dawkins 1961b), este estudio encontró que los árboles de *Pentaclethra macroloba* se mantuvieron en crecimiento hasta las mayores clases de diámetro, así como Clark y Clark (1999) lo halló en *Hyeronima alchorneoides* y *Pithecellobium elegans*. Para Alder (1986) la explicación está en que el incremento está correlacionado con la iluminación de las copas y, por eso, los árboles grandes muestran un incremento más alto que los pequeños.

Los mayores incrementos diamétricos de *Pentaclethra macroloba* ocurrieron en las clases diamétricas intermedias (20-30, 30-40 y 40-50), resultado similar a los estudios a nivel de rodal de Siteo (1992), Mejía (1994) y Maitre (1986). Entonces, se coincide con Gálvez (1996) en que los

incrementos diamétricos varían entre las clases diamétricas; y con Vanclay (1989) en que el incremento diamétrico tiende a declinar cuando los árboles son grandes.

El incremento basimétrico tuvo otro comportamiento. Incrementos más altos se obtuvieron en las clases diamétricas mayores (50-60 y >60), lo cual sería el resultado matemático del efecto cuadrático de la variable de respuesta analizada. Este resultado es coherente con el análisis de las variables regresoras (del muestreo de campo), donde los parámetros estimados del DAP tuvieron tendencias contrarias: cuando aumenta el DAP disminuye el incremento diamétrico, pero aumenta el incremento basimétrico. Lo anterior no debe sorprender, pues al probar la Teoría del Modelo Vascular en plantaciones de *Tectona grandis* y *Gmelina arborea*, Morataya *et al.* (1999) encontraron que un árbol que mantiene un incremento constante de área de albura (área basal), necesariamente reduce su crecimiento en diámetro, lo cual se podría evitar aumentando el follaje del árbol mediante tratamientos silviculturales oportunos y con intensidades adecuadas.

### **5.1.1.3 Influencia de la forma de copa, diámetro de copa, posición topográfica e infestación de lianas**

Aunque varios trabajos han encontrado que el tipo de iluminación de copa y forma de copa influyen significativamente en el incremento del diámetro (Dawkins 1960, Peralta *et al.* 1987, Clark y Clark 1990, Siteo 1992, Mejía 1994, Sánchez 1995, Silva *et al.* 1995, Galvez 1996, Camacho y Finegan 1997, Finegan *et al.* 1999), en esta investigación se evidenció la relevancia de las siguientes variables: diámetro de copa, diámetro de fuste, forma de copa, posición topográfica e infestación de lianas; considerándose a las cuatro primeras variables como criterios para seleccionar los árboles a manejar. Probablemente, esta parte del estudio podría servir para que posteriores investigaciones con modelos de crecimiento, incorporen o prefieran una o más de las variables aquí estudiadas.

El análisis de los datos de campo respaldan los primeros resultados del presente estudio (la no significancia de la iluminación de copa en bosque no inundables), y coinciden con Dawkins (1958) citado por Synnott (1991), en que la forma de copa es una variable de mayor valor que la iluminación de copa para interpretar las tasas de crecimiento.

La asociación que existe entre la iluminación de copa con la forma de copa (también encontrada por Camacho y Finegan 1997 y Acosta 2000) y diámetro de copa, podría sugerir la necesidad de mejorar la iluminación de la copa para el beneficio de los otros atributos y, por consiguiente, del incremento diamétrico o basimétrico. Empero, es necesario tener en cuenta que la asociación entre estas variables no necesariamente implica una relación de causa efecto, necesitándose una mayor

investigación al respecto. Asimismo, la relevancia (encontrada por este estudio) de los atributos forma de copa y diámetro de copa sugeriría que la Teoría del Modelo Vascular, investigada por Morataya y Galloway (1998) y Morataya *et al.* (1999) en plantaciones, podría cumplirse para el caso de árboles del bosque natural.

El análisis de regresión sólo identificó a la infestación de lianas como variable regresora importante y consuetudinariamente manejable. Sin embargo, su efecto sobre el incremento no fue significativo cuando se analizó (mediante el análisis de varianza) con cada una de las otras variables regresoras (con excepción de la clase de diámetro de fuste). Nuevamente, tendría que aceptarse que las lianas (al igual que el tipo de iluminación de copa) no son impedimento para alcanzar el bajo nivel de saturación lumínica requerido por *Pentaclethra macroloba* para alcanzar el nivel máximo de fotosíntesis neta. Asimismo, debe considerarse que el mayor número de árboles se encontraron con los niveles de infestación de lianas de 0% y 1 a 25%, lo que habría determinado que el análisis de varianza no encuentre la significancia estadística de este atributo (salvo cuando se analizó en conjunto con la clase diamétrica de fuste).

Aunque, Camacho y Finegan (1997) y Clark y Clark (1990) encontraron una relación significativa y negativa entre el crecimiento y la infestación de lianas y hemiepífitas, la diferencia de resultados podría deberse a que Camacho y Finegan (1997) utilizaron la clasificación de Hutchinson (1987), que no considera los distintos niveles de infestación de lianas en la copa. En tanto que Clark y Clark (1990) probablemente incluyeron especies más susceptibles a la infestación de lianas y hemiepífitas, pues debe notarse que en este estudio no se encontró árboles de *Pentaclethra macroloba* con infestación de lianas 4 y 5.

### **5.1.2 *Goethalsia meiantha***

#### **5.1.2.1 Influencia del tipo de iluminación de copa**

Con esta especie hubo un efecto significativo de la iluminación de copa sobre el incremento diamétrico y basimétrico, pero, la influencia de esta variable sólo fue significativa para los árboles de la clase diamétrica 20-30, estando cerca de ser significativa en las clases 10-20 y 30-40. En estos dos últimos casos, los valores de probabilidad (Cuadro 10) permiten sugerir que si se hubiese encontrado más árboles con iluminación *buena* en la clase 10-20 e iluminación *deficiente* en la clase 30-40 (Anexo 10), probablemente se hubiese alcanzado la significancia estadística. Entonces, se podría argumentar que el tipo de iluminación de copa influye en las clases diamétricas menores. Esto concordaría con el hecho que el punto de saturación lumínica es mayor en las especies intolerantes a la sombra, de modo que resulta posible detectar la significancia estadística del efecto del tipo de

iluminación de copa. Lo anterior sería un rasgo del crecimiento de esta especie relacionado con su umbral de crecimiento (Louman *et al.* 2001a) y la mejor oportunidad para practicar una liberación.

El efecto de la iluminación de copa no fue significativo en las clases 40-50 y 50-60, porque estas clases no presentaron individuos con iluminación *deficiente* (Anexo 10); por lo tanto, se puede sugerir que los árboles con iluminación *buena* o *aceptable* se encuentran en el punto de saturación lumínica, alcanzando las máximas tasas de fotosíntesis neta.

Puede agregarse que (al igual que *Pentaclethra macroloba*), la clasificación de iluminación de copa tuvo más categorías de las necesarias para detectar el efecto de la radiación solar que incide en las copas. Entonces, esta clasificación tiene que ajustarse para que concuerde con los requerimientos de radiación solar de las diferentes especies tropicales. Por otro lado, las varias categorías de esta clasificación pueden provocar errores de apreciación entre diferentes evaluadores, errores que pueden agudizarse (aún más) debido a las diferentes arquitecturas de copa de las especies tropicales.

#### **5.1.2.2 Influencia del tamaño del árbol (DAP)**

La clase de diámetro es una variable que influye significativamente sobre el incremento basimétrico, pero no sobre el incremento diamétrico; lo que coincide con un estudio de Gálvez (1996) para un grupo de especies heliófitas. El incremento basimétrico aumentó en relación directa con la clase de diámetro, de modo que no se encontró que el crecimiento se detenga en los árboles más grandes, como reporta Dawkins (1961b) para otras especies tropicales.

Asimismo, cuando la iluminación de copa es *buena* no hay diferencias en incremento basimétrico entre árboles con diferente DAP. Cuando la iluminación es *aceptable* o *deficiente*, sólo los árboles de la clase diamétrica 10-20 se diferencian del resto; constatándose las importantes diferencias en crecimiento en área basal.

#### **5.1.2.3 Influencia de la forma de copa, diámetro de copa, posición topográfica y densidad circundante**

El análisis de regresión múltiple no identificó a la iluminación de copa como una variable regresora importante del incremento diamétrico y basimétrico. Esta aparente contradicción con lo expuesto en el acápite 4.2.1, estaría explicada por el hecho que la significancia (eminente) estadística de la iluminación de copa sólo se encontró en la clase diamétrica 20-30; también puede sugerirse que la iluminación de copa es indicativa para otras variables, pero resulta irrelevante si se analiza en conjunto con otras variables.



Para el incremento basimétrico, sólo la densidad circundante pudo ser considerada como variable apta para el manejo silvicultural; con la tendencia que a menor densidad existe mayor incremento, pero dependiendo de la clase de diámetro a la que pertenece el árbol que se va a favorecer con el tratamiento silvicultural. Lo anterior corrobora los estudios de Louman *et al.* (2001b), quienes encontraron que el crecimiento (a nivel de rodal) tiende a disminuir con el aumento del área basal por hectárea, pues el incremento de los árboles del bosque húmedo tropical no tolera una densidad excesiva (Dawkins 1961a, Dawkins 1963, Foli *et al.* 2003). Sobre lo anterior, debe considerarse que el exceso de espacio alrededor de una copa no necesariamente aumenta el incremento volumétrico del árbol (Webster y Lorimer 2003), aunque esto (tal como fue demostrado para plantaciones de melina y teca por Morataya *et al.* 1999) podría depender del momento, la edad o el estadio del árbol que se pretende beneficiar con el tratamiento silvicultural.

Es interesante notar la dependencia significativa que existe entre la clase de densidad circundante con la iluminación de copa, lo cual indicaría que no se debe ignorar esta última variable, pues un tratamiento de liberación, refinamiento o mejoramiento implica (automáticamente) la reducción de la densidad circundante para un árbol de futura cosecha. Entonces, el efecto de la densidad circundante sobre el incremento denotaría la competencia que soportan los árboles por recursos del suelo e intensidad lumínica. Tal como se sugiere para plantaciones (Morataya *et al.* 1999), es necesario determinar el momento oportuno y la intensidad adecuada de los tratamientos silviculturales para garantizar la efectividad y eficiencia de los mismos.

Al igual que en *Pentaclethra maculosa*, se detectó una asociación significativa entre la iluminación de copa con las variables forma de copa y diámetro de copa; planteándose (nuevamente) la necesidad indirecta del manejo de la iluminación de copa para el beneficio de las otras variables y, por lo tanto, de los incrementos.

Finalmente, los análisis no detectaron la relevancia de la variable relación altura total-altura de copa, coincidiéndose con Smith y Dubow (1960) en que esta variable no es un índice satisfactorio del incremento; máxime si el diámetro y la forma de copa resultan ser muy relevantes. Entonces, otras variables más efectivas para explicar el crecimiento serían el volumen de la copa (Philip 1994) o la cantidad (masa) de follaje Morataya *et al.* (1999). No obstante, aún tendría que considerarse las dificultades para medir estas dos últimas variables y determinar su utilidad en comparación con las variables diámetro y forma de copa.

## 5.2 Implicaciones para la silvicultura de los bosques tropicales húmedos

Para *Pentaclethra macroloba*, una especie esciófita, la iluminación de copa no fue un atributo directamente relacionado con el incremento basimétrico; más útil que el incremento diamétrico si el objetivo de manejo del bosque es la producción de madera. O sea que el crecimiento de esta especie no sería afectado por la competencia por luz entre las copas, lo cual puede ser paliado por la capacidad de la especie para alcanzar las máximas tasas de fotosíntesis neta bajo condiciones de poca iluminación.

Atributos más importantes fueron el diámetro de fuste, diámetro de copa y forma de copa, estos dos últimos relacionados con la cantidad de follaje y, posiblemente, asociados con el historial de iluminación de copa. La relación directa del incremento basimétrico con el diámetro de fuste (tamaño del árbol) indica que los árboles más grandes tienen más acceso a la iluminación solar; además que por poseer un sistema radicular más desarrollado tienen más disponibilidad de recursos del suelo. En resumen, los árboles más grandes aprovechan más recursos. No obstante, la competencia por recursos del suelo no parece ser determinante para el crecimiento de *Pentaclethra macroloba*, de modo que la disminución de la densidad circundante no sería una actividad silvicultural prioritaria.

En *Goethalsia meiantha*, la iluminación de copa es importante para el crecimiento secundario del fuste, pero sólo para los árboles de algunas clases diamétricas. Como en *Pentaclethra macroloba*, el diámetro de fuste, diámetro de copa y forma de copa fueron más importantes que la iluminación de copa; pero además se encontró que la competencia por recursos del suelo (relacionada con la densidad circundante) es muy importante para el crecimiento secundario del fuste. Sobre esto último, debe recordarse que para un árbol existe competencia por iluminación solar (entre las copas), y competencia por recursos del suelo (entre las raíces); por lo tanto, una liberación puede reducir la competencia por luz (pues es su único objetivo), pero difícilmente reduciría la competencia por recursos del suelo. O sea que las copas de los árboles se desarrollarían hasta ocupar el dosel, en tanto que se incrementaría el diámetro de los fustes, pero esto último sería una respuesta del crecimiento natural del árbol; y no una respuesta debida a la liberación. Entonces, para *Goethalsia meiantha*, la liberación (tal como se ejecuta actualmente) sería insuficiente para incrementar el crecimiento secundario del fuste; de manera que, para esta especie, la guía del espaciamiento para liberar árboles de futura cosecha (Wadsworth 1958 citado por Wadsworth 2000) sería más útil que el muestreo diagnóstico.

Aunque la fotosíntesis es el proceso que decide el crecimiento de las plantas (Salisbury y Ross 1992) y, por lo tanto, requiere la atención del silvicultor (Daniel *et al.* 1982), no sería totalmente

correcto aceptar que el incremento de la iluminación solar de la copa de los árboles asegura el incremento de la madera (cuando el objetivo de manejo del bosque son los productos maderables); por lo menos, no para *Pentaclethra macroloba*.

*Goethalsia meiantha* mostró un comportamiento acorde con lo esperado, y se detectó diferencias significativas en el incremento de acuerdo con el tipo de iluminación de copa; aunque sólo en las clases diamétricas menores. Los diferentes comportamientos, mostrados por las dos especies, también contribuyen a afirmar que se requiere investigar los requerimientos de iluminación solar (en términos de intensidad, duración y calidad de la luz; y momento en que se debe proveer la luz) de las especies tropicales, en función a las exigencias que plantea el gremio ecológico al que pertenecen y las características intrínsecas de las mismas.

Lo anterior sugiere que debe revisarse la utilidad de los criterios de decisión, para aplicar los tratamientos silviculturales que incrementan la iluminación de la copa de los árboles de futura cosecha; aspecto crítico para el manejo silvicultural o “domesticación” (Lamprecht 1990) del bosque húmedo tropical, dadas las bajas tasas de crecimiento de sus especies (Dawkins 1961a, Wadsworth 2000). Así, por ejemplo, la información clave del muestreo diagnóstico, para determinar la necesidad de un tratamiento silvicultural, no sería solamente el tipo de iluminación de copa de los árboles de futura cosecha, sino también la especie y/o el gremio ecológico al que pertenecen.

Como estamos viendo, para bosques dominados por *Pentaclethra macroloba* (especie que tiende a dominar en el bosque), habría una menor necesidad de aplicar tratamientos silviculturales drásticos; como los que tradicionalmente se aplican cuando son subsiguientes a un muestreo diagnóstico. Para *Goethalsia meiantha*, la densidad circundante fue una variable importante para el crecimiento, de modo que la reducción de la densidad circundante (tratamiento que sería más drástico que la liberación) podría disminuir la diversidad a nivel de árboles y palmas.

Entonces, a pesar de la larga lista de trabajos que preconizan la utilidad de la liberación, no se recomendaría inversiones en tratamientos silviculturales hasta que estudios locales no demuestren su efectividad, eficiencia y rentabilidad; lo cual ya fue sugerido por Synnott (1994) para los bosques de El Petén, Guatemala. Esto por las dificultades que existen para el análisis del crecimiento en el bosque húmedo tropical (Vanclay 1991). Además, esta investigación apoya la sugerencia de Hutchinson (1987) de mantener estudios a largo plazo, para monitorear la reacción de cada especie a los tratamientos silviculturales; pues sólo el monitoreo puede mostrar los efectos positivos de un

tratamiento silvicultural (Hutchinson 1993a) y ampliar el conocimiento de la dinámica del bosque para su manejo (Alder 1997).

## **6 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES**

### **6.1 De *Pentaclethra macroleoba***

En los bosques no inundables, y por sus características fisiológicas (debidas al gremio ecológico que pertenece), el crecimiento en diámetro de esta especie no reacciona favorable y directamente a los incrementos de radiación solar que incide en sus copas; por lo menos, no cuando se utiliza la tradicional clasificación de Dawkins. Esto puede ser alterado por condiciones biofísicas especiales, como la condición hidromórfica del suelo (revelada por este estudio).

En el bosque inundable aprovechado, el tipo de iluminación de copa influye en el incremento cuando el árbol pertenece a las clases diamétricas 20-30 y 40-50.

En el bosque no inundable, las variables diámetro de copa, forma de copa, DAP, posición topográfica e infestación de lianas son más importantes que la iluminación de copa para el incremento diamétrico y basimétrico del fuste; además que los dos primeros atributos están asociados con la iluminación de copa.

### **6.2 De *Goethalsia meiantha***

Atendiendo a su carácter heliófita, esta especie reacciona favorablemente a los mejores tipos de iluminación de copa, a pesar que es un atributo menos relevante que las variables DAP, diámetro de copa, densidad circundante y forma de copa.

El momento oportuno para el manejo de la iluminación de copa sería cuando los árboles tienen las menores dimensiones (DAP de 10 a 40 cm).

Se sugiere investigar la aplicación de fertilizantes y la práctica de raleos circundantes a los árboles de futura cosecha, dado que los tratamientos silviculturales podrían beneficiar el crecimiento al reducir la competencia por recursos del suelo y, no solamente, por intensidad lumínica.

En el bosque no inundable, las variables DAP, diámetro de copa, densidad circundante y forma de copa fueron más importantes que la iluminación de copa para el incremento basimétrico del fuste. Nuevamente, los atributos diámetro de copa y forma de copa estuvieron asociados con la iluminación de copa.

### **6.3 Generales**

El efecto del tipo de iluminación de copa sobre el incremento depende de las características fisiológicas y ecológicas de cada especie, por lo tanto, no debe generalizarse la creencia de que la liberación beneficia directamente el crecimiento secundario (DAP o área basal) del fuste de los árboles.

Para las dos especies, el incremento periódico en área basal (relacionado directamente con el incremento volumétrico) aumenta en relación directa con el DAP, y debe considerarse como otro criterio para decidir el momento oportuno para la cosecha de los árboles.

El monitoreo del crecimiento de las especies se mantiene como una necesidad ineludible para el manejo del bosque húmedo tropical.

En ambas especies (bosque no inundable) se ha encontrado la relevancia de los atributos diámetro de copa y forma de copa, además de la asociación entre iluminación de copa con la forma y el diámetro de copa; de modo que el manejo de la iluminación de copa (indirectamente) mejoraría el crecimiento, si se asume que el historial de iluminación de copa influye en los otros dos atributos. Por lo tanto, aún tendría que determinarse la intensidad y el momento oportuno de un tratamiento silvicultural (disminución de la competencia por luz y recursos del suelo, mediante el manejo de la densidad circundante) para mejorar los atributos relevantes para el crecimiento de los árboles.

Puesto que los atributos forma de copa y diámetro de copa están directamente relacionados con la cantidad de follaje, se sugiere estudiar la aplicación de la Teoría del Modelo Vascular en árboles de bosques naturales tropicales; pues, al demostrarse la relación entre el área de albura con la biomasa de follaje, se podría proponer que los árboles de bosques naturales (al igual que los de plantaciones) requieren de tratamientos silviculturales oportunos y periódicos, para garantizar el crecimiento secundario del fuste; es decir, precisando los criterios para la aplicación de tratamientos silviculturales.

## 7 BIBLIOGRAFÍA

- Acosta G, L E.** 2000. Regeneración de especies arbóreas en bosques manejados un año y medio después del huracán Mitch, en la costa norte de Honduras. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 53p.
- Alder, D.** 1986. Modelos de crecimiento y rendimiento para el bosque alto tropical. Seminario Internacional sobre manejo de bosque tropical húmedo en la región de Centro América (1, 1986, Siguatepeque, Honduras). Actas. Siguatepeque, Honduras, ESNACIFOR. p.irr.
- Alder, D; Synnott, T J.** 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forests. Oxford, UK, Oxford Forestry Institute. 124p. (Tropical Forestry Papers no.25).
- Alder, D.** 1995. Growth modelling for mixed tropical forests. Oxford, UK, Oxford Forestry Institute. 231p. (Tropical Forestry Papers no.30).
- Alder, D.** 1997. Guía del usuario para SIRENA II: modelo de simulación para el manejo de los bosques tropicales naturales. Ciudad Quesada, CR, CODEFORSA. 58p.
- Alder, D; Baker, N; Wright, H L** 2002. MYRLIN: Methods of yield regulation with limited information. University of Oxford, Oxford Forestry Institute. Consultado octubre 2002. Disponible en <http://www.myrlin.org>
- Bidwell, R G S.** 1993. Fisiología vegetal. D.F., México, A.G.T. 784p.
- Boyle, T; Sayer, J.** 1995. Measuring, monitoring and conserving biodiversity in managed tropical forests. Commonwealth Forestry Review 74(1):20-25.
- Cailliez, F.** 1980. Estimación del volumen forestal y predicción del rendimiento: con referencia especial a los trópicos. Roma, Italia, FAO. 92p. (Estudio FAO: Montes no.22/1).
- Camacho, M; Finegan, B.** 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: el crecimiento diamétrico con énfasis en el rodal comercial. Turrialba, CR, CATIE. 38p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 295. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales no. 11).
- Camacho C, M.** 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical: guía para el establecimiento y medición. Turrialba, CR, CATIE. 52p. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 42).
- Castillo U, A D.** 1997. Factores asociados con el crecimiento de dos bosques húmedos tropicales intervenidos silviculturalmente en Río San Juan, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 95p.
- Castillo U, A; Camacho, M.** 2001. Dinámica de la población en el bosque húmedo tropical en Río San Juan, Nicaragua. Turrialba, CR, CATIE. 8p. (Manejo Forestal Tropical no.17).
- Chacín, F.** 1998. Análisis de regresión y superficie de respuesta. Maracay, Venezuela, Universidad Central de Venezuela. 274p.
- Clark, D B; Clark, D A** 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6(3):321-331.
- Clark, D A; Clark, D B.** 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3):315-344.
- \_\_\_\_\_; **Clark, D B.** 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of ecology* 82(4):865-872.
- \_\_\_\_\_; **Clark, D B.** 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modelling and management. *Ecological Applications* 9(3):981-997.
- Condit, R; Hubbell, S P; Foster, R B.** 1993. Identifying fast-growing native trees from the neotropics using data from a large, permanent census plot. *Forest Ecology and Management* 62(1-4):123-143.
- Daniel, P W; Helms, U E; Baker, F S** 1982. Principios de silvicultura. 2ed. DF, México, Mc Graw-Hill. 490p.
- Dawkins, H C.** 1960. New methods of improving stand composition in tropical forests. In World Forestry Congress. (5, 1960, Seattle, US). 14p.

- Dawkins, H C.** 1961a. Estimating total volumes of some Caribbean trees. *Caribbean Forester* 22(3-4):62-63.
- Dawkins, H C.** 1961b. New methods of improving stand composition in tropical forests. *Caribbean Forester* 22(1-2):12-20.
- Dawkins, H C.** 1963. Crown diameters: their relation to bole diameter in tropical forest trees. *Commonwealth Forestry Review* 42(2):318-333.
- Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N; Meier, P.** 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Turrialba, CR, CATIE. 43p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 298. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales no.12).
- Diaz H, A.** 1996. Efecto de un raleo sobre el crecimiento de un bosque secundario de altura, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 82, [57]p.
- Ewel, J; Fuentes, M; Hiremath, A.** 1997. El mito de la luz como limitante del crecimiento: efecto de la competencia por nutrientes sobre los árboles. Congreso Forestal Nacional (3, 1997, San José, CR). Unidos para el desarrollo del recurso forestal: ante el próximo milenio. Eds. E Morales, F Cartín. San José, CR, MINAE. p.305-307
- FAO.** 2000. Forest Resource Assessment. Consultado noviembre 2002. Disponible en <http://www.fao.org/forestry/fo/fra/index.jsp>
- Finegan, B; Camacho, M.** 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and Management* 121(3):177-189.
- \_\_\_\_\_; **Camacho, M; Zamora, N.** 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121(3):159-176.
- \_\_\_\_\_; **Delgado, D; Camacho, M, Zamora, N.** 2001. Timber production and plant biodiversity conservation in a Costa Rican rain forest: an experimental study and its lessons for adaptative sustainability assessment. In *Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management at the Forest Management Unit Level (2000, Nancy, FR)*. Eds. A Franc; O Laroussinie; T Karjalainen. CIFOR, CATIE, FAO, ECOFUR, IUFRO, EFI. p.123-133. (EFI Proceedings no.38).
- Finegan, B.** 2002. Ecología y biología de la conservación para el manejo de los bosques tropicales y biodiversidad. Tema 2.4 Análisis cuantitativo de la dinámica de los bosques tropicales (Apuntes de clase). Turrialba, CR, CATIE.. p.irr.
- Flores V, E; Obando V, G.** 2003. Árboles del trópico húmedo: importancia socioeconómica. Cartago, CR, Editorial Tecnológica de Costa Rica. 920p.
- Foli, E G; Alder, D; Miller, H G; Swaine, M D.** 2003. Modelling growing space requirements for some tropical forest tree species. *Forest Ecology and Management* 173(1-3):79-88.
- Fontaine, R G.** 1986. La ordenación de los bosques tropicales húmedos. *Unasyuva* 38(4):16-21.
- Forestales L&S.** (s.f.). Plan de ordenación forestal para la finca del Sr. Guido Madrigal, Rio Penitencia, Colorado, Pococí, Limón. s.n.t. 155p.
- Gálvez, J J.** 1996. Elementos técnicos para el manejo forestal diversificado de bosques naturales tropicales en San Miguel, Petén, Guatemala. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 163p.
- Husch, B; Miller, CI; Beers, TW.** 1982. Forest mensuration. 3 ed. New York, US, John Wiley&Sons. 402p.
- Hutchinson, I D.** 1987. Improvement thinning in natural tropical forests: aspects and institutionalization. In Mergen, F; Vincent, J R. 1987. *Natural management of tropical moist forests: silvicultural and management prospects of sustained utilization*. New Haven, US, Yale University. p.113-133.
- \_\_\_\_\_. 1993a. Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo. Turrialba, CR, CATIE. 32p. (Serie Técnica. Informe técnico no. 204. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales no. 7).
- \_\_\_\_\_. 1993b. Silvicultura y manejo en un bosque secundario tropical: caso Pérez Zeledón, Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 2(2):13-18.



- Hutchinson, I D; Wadsworth, F H.** 1995. La liberación, una práctica forestal prometedora. In II Semana Científica (2, 1995, Turrialba, CR). Memorias. Turrialba, CR, CATIE. p.100-102.
- Johns, A.** 1997. Timber production and biodiversity conservation in tropical rain forest. UK, Cambridge University. 225p.
- Kohyama, T; Hara, T.** 1989. Frequency distribution of tree growth rate in natural forest stands. *Annals of Botany* 64(1):47-57.
- Lamprecht, H.** 1990. Silvicultura en los trópicos. Trad. A Castillo. Alemania, GTZ. 335p.
- Lehmann, M P G.** 1991. Managing tropical forest in Costa Rica: The PORTICO Project. Thesis Master of Arts. University of Florida. 98p.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Hartshorn, G; Peralta, R.** 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1:97-109.
- Lieberman, M; Lieberman, D.** 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3(3-4):347-358.
- Louman, B; Valerio, J; Jiménez, W.** 2001a. Bases ecológicas. In Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. Eds. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Turrialba, CR, CATIE. p.21-78. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 46).
- Louman, B; Pinelo, G; Morales, J.** 2001b. Informe de avances en el monitoreo de la dinámica del bosque en Petén, Guatemala. s.l., CONAP, CATIE, NPV. 27p.
- Louman, B.** 2001c. Introducción. In Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. Eds. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Turrialba, CR, CATIE. p.11-18. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 46).
- Lowe, R G.** 1984. Forestry and forest conservation in Nigeria. *Commonwealth Forestry Review* 63(2):129-136.
- Maitre, H F.** 1986. Growth and yield of natural stands in the tropical rain-forests of Africa. *Bois et Forêts des Tropiques* no. 213.
- McDade, L A; Hartshorn, G S.** 1994. La Selva Biological Station. In McDade, L A; Bawa, K S; Hespeneide, H A; Hartshorn, G S. eds. La Selva. US, The University of Chicago Press. p.6-14.
- Mejía C, A C.** 1994. Análisis del efecto inicial de un tratamiento de liberación sobre la regeneración establecida en un bosque húmedo tropical aprovechado en Río San Juan, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 68, [20]p.
- Miller, T B.** 1981. Growth and yield of logged-over mixed dipterocarp forest in east Kalimantan. *Malaysian Forester* 44(2-3):419-424.
- Morataya, R; Galloway, G.** 1998. Relaciones entre follaje y albura en *Tectona grandis* y *Gmelina arborea*: aplicación de la Teoría del Modelo Vascular e implicaciones de manejo. *Revista Forestal Centroamericana* no.22:21-28.
- Morataya, R; Galloway, G; Berninger, F; Kanninen, M.** 1999. Foliage biomass-sapwood (area and volume) relationships of *Tectona grandis* L.F. and *Gmelina arborea* Roxb.: silvicultural implications. *Forest Ecology and Management* 113(2-3):231-239.
- Palmer, J R.** 1975. Towards more reasonable objectives in tropical high forest management for timber production. *Commonwealth Forestry Review* 54(3-4):273-289.
- Parker, G G.** 1994. Soil fertility, nutrient acquisition and nutrient cycling. In McDade, L A; Bawa, K S; Hespeneide, H A; Hartshorn, G S. eds. La Selva. US, The University of Chicago Press. p.54-63.
- Peralta, R; Hartshorn, G S; Lieberman, D, Lieberman, M.** 1987. Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosques tropical en La Selva, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35:23-39
- Peters, Gentry, A; Mendelsohn.** 1989. Valuation of an Amazonian rain forest. *Nature* no.339:655-656.
- Philip, M S.** 1994. Measuring trees and forests. Wallingford, UK, CAB International. 310p.

- Phillips, P; McLeish, M; Gardingen, P van.** 2000. The SYMFOR model of natural forest processes-opening the black box. The University of Edinburgh. Consultado octubre 2002. Disponible en <http://www.symfor.org>
- Pinelo M, G I.** 1997. Dinámica del bosque petenero: avances de investigación en Petén, Guatemala. Turrialba, CR, CATIE. 48p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 296. Colección Manejo Forestal en la Reserva de la Biosfera Maya Petén, Guatemala no. 7).
- Pinelo M, G I.** 2000. Manual para el establecimiento de parcelas permanentes de muestreo en la Reserva de Biosfera Maya, Petén, Guatemala. Turrialba, CR, CATIE. 52p. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 40. Colección Manejo Forestal en la Reserva de la Biosfera Maya Petén, Guatemala no. 10).
- Pitt, C J.** 1961. Possible methods of regenerating and improving some of the amazon forests. *Caribbean Forester* 22(1-2):26-32.
- Primack, R B; Ashton, P S; Chai, P; Lee, H S.** 1985. Growth rates and population structure of moraceae trees in Sarawak, east Malaysia. *Ecology* 66(2):577-588.
- Prodan, M; Peters, R; Cox, F; Real, P.** 1997. Mensura forestal. San José, CR, IICA, BMZ/GTZ. 561p.
- Quirós, D; Finegan, B.** 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan de operaciones y resultados de su aplicación. Turrialba, CR, CATIE. 34p. (Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales no.9).
- Quirós, D; Gómez, M.** 1998. Manejo sustentable de un bosque primario intervenido en la Zona Atlántico Norte de Costa Rica: Análisis financiero. Turrialba, CR, CATIE. 22p. (Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales no.13).
- Quirós M, D** 2001. Tratamientos silviculturales. In Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. Eds. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Turrialba, Cr, CATIE. p.131-153. (Serie Técnica. Manual técnico no. 46).
- Roper, J; Ralph, W; Roberts, R P F.** 1999. Asuntos forestales deforestación: bosques tropicales en disminución (en línea). Québec, Canada, Agencia Canadiense para el Desarrollo Internacional. Disponible en <http://www.rcfa-cfan.org/spanish/s.issues.12.html>
- Sabogal, C; Castillo, A; Mejía, A; Castañeda, A.** 2001. Aplicación de un tratamiento silvicultural experimental en un bosque de La Lupe, Río San Juan, Nicaragua. Turrialba, CR, CATIE. 37p. (Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales no.22)
- Salisbury, F B; Ross, C W.** 1992. Fisiología vegetal. Trad. V González V. DF, México, Grupo Editorial Iberoamérica. 759p.
- Sánchez S, M J.** 1995. Estudio de crecimiento y rendimiento en un bosque secundario y su aplicación en la elaboración de un plan de manejo, San Isidro, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 96p. + anexos.
- Sanford, R; Paaby, P; Luvall, J C; Phillips, E** 1994. Climate, geomorphology and aquatic systems. In Mc Dade, L A; Bawa, K S; Hespeneide, H A; Hartshorn, G S. eds. La Selva. US, The University of Chicago Press. p.19-33.
- Sayer, J A; Wegge, P.** 1992. Biological conservation issue in forest management. In Conserving biological diversity in managed tropical forests. Eds. J M Blockhus; M R Dillenbeck; J A Sayer; P Wegge. Surrey, UK, IUCN, ITTO. p.1-12.
- Sayer, J A; Zuidema, P A; Rijks, M H.** 1995. Managing for biodiversity in humid tropical forests. *Commonwealth Forestry Review* 74(4):282-287.
- Scheaffer, R; Mendenhall, W; Ott, L** 1987. Elementos de muestreo. Trad. G Rendón; J R Gómez. DF, México, Iberoamérica. 321p.
- Schulz, J P.** 1967. La regeneración natural de la selva mesofítica tropical de Surinam después de su aprovechamiento. *Boletín del Instituto Forestal Latino Americano de Investigación y Capacitación* 23:3-27.
- Sheil, D.** 1995. A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo Forest, Uganda. *Forest Ecology and Management* 77(1-3):11-34.

- Silva, J N M; Carvalho, J O P de; Lopes, J; Almeida, B F de; Costa, D H M; Oliveira, L C de; Vanclay, J K; Skovsgaard, J P.** 1995. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. *Forest Ecology and Management* 71(3):267-274.
- Sitoe, A A.** 1992. Crecimiento diamétrico de especies maderables en un bosque húmedo tropical bajo diferentes intensidades de intervención. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 119p.
- Sitoe, A A.** 2000. A patch-model for managed tropical lowland rain forests in Costa Rica. Ph.D. Thesis. Turrialba, CR, CATIE. 157p.
- Sitoe, A; Finegan, B; Franc, A.** 2001. Gavilán: un modelo para simulación del crecimiento, rendimiento y cambios florísticos de los bosques centroamericanos dominados por *Pentaclethra maculosa*. *Revista Forestal Centroamericana* no.34:19-22.
- Smith, H F; Dubow, D A.** 1960. Crown length and crown ratio as indicators of diameter growth of Loblolly Pine. *Forest Science* 6(2):164-168.
- Stanley, S A.** 1998. Muestreo diagnóstico: una herramienta útil en la toma de decisiones silvícolas. Turrialba, CR, CATIE. 41p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 300. Colección Manejo Forestal en la Reserva de la Biosfera Maya Petén, Guatemala no. 9).
- Swaine, M D; Lieberman, D; Putz, F E.** 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3(3-4):359-366.
- Synnott, T J.** 1991. Manual de procedimientos de parcelas permanentes para bosque húmedo tropical. Trad. J Valerio. CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 103p.
- Synnott, T J.** 1994. Concesiones de manejo forestal para la Reserva Biosfera Maya, Petén, Guatemala. p.irr.
- Vanclay, J K.** 1989. A growth model for North Queensland rainforests. *Forest Ecology and Management* 23(3-4):245-271.
- Vanclay, J K.** 1991. Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforests. *Forest Ecology and Management* 42(3-4):143-168.
- Vanclay, J K; Skovsgaard, J P; Pilegaard H, C.** 1995. Assessing the quality of permanent sample plot databases for growth modelling in forest plantations. *Forest Ecology and Management* 71(3):177-186.
- Wadsworth, F.** 1997. Aspectos críticos para la práctica silvicultural en los bosques naturales de América tropical. In *Experiencias prácticas y prioridades de investigación en silvicultura de bosques naturales en América tropical*. (1996, Pucallpa, Perú). Actas. Sabogal, C; Camacho, M; Guariguata, M. Turrialba, CR, CIFOR, CATIE, INIA. p.75-82
- Wadsworth, F H.** 2000. Producción forestal para América tropical. Washington, US, USDA. 603p. (Manual de Agricultura 710-S).
- Wan Razali, M.** 1988. Modelling the tree growth in mixed tropical forests I. Use of diameter and basal area increments. *Journal of Tropical Forest Science* 1(2):114-121.
- Webster, C R; Lorimer, C G.** 2003. Comparative growing space efficiency of four tree species in mixed conifer-hardwood forests. *Forest Ecology and Management* 177(1-3):361-377.
- Wyatt-Smith, J.** 1987. The management of tropical moist forest for the sustained production of timber: some issues. London, UK, IUCN, IIED, WWF. 20p. (Tropical Forest Policy Paper no.4).

## **8. ANEXOS**

## Anexo 1. Marco muestral del estudio

<i>Pentaclethra maculosa</i>			
<b>Sitio</b>	<b>Propietario</b>	<b>Parcelas</b>	<b>Evaluador</b>
03	Francisco Sandoval	01	FUNDECOR
04	Alvaro Sibaja	02, 03	FUNDECOR
05	Hacienda Las Delicias	01	FUNDECOR
06	Miguel Mauricio Mora	01, 02	FUNDECOR
07	Rojomaca S.A	01, 02, 03	FUNDECOR
08	Hermanos Otárola	01, 02	FUNDECOR
10	Industrias Agropecuarias Asociadas	02, 06, 08, 09, 10, 18, 21, 32, 34, 44, 45, 49	FUNDECOR
11	Carlos Román Jara	04	FUNDECOR
12	Antonio Vargas Jiménez	01	FUNDECOR
13	Proyecto Paniagua 1	02, 03, 04, 05, 06, 07, 08, 09	FUNDECOR
14	Proyecto Paniagua 2	10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20	FUNDECOR
16	Róger Jiménez	00 a 99	FUNDECOR
17	Róger Jiménez	05, 06, 07	FUNDECOR
18	Marvin Fernández	01, 02, 03, 04, 05	FUNDECOR
19	Lino Víquez	01, 02	FUNDECOR
22	Antonio Tosi	01, 02, 03, 04	FUNDECOR
25	Sardinas	01, 02, 03, 04, 05, 06	PORTICO
26	Mata de banano	01, 02, 03, 04	PORTICO
29	Gerardo Fallas	01, 02, 03, 04, 05	PORTICO
<i>Goethalsia meiantha</i>			
<b>Sitio</b>	<b>Propietario</b>	<b>Parcelas</b>	<b>Evaluador</b>
10	Industrias Agropecuarias Asociadas	02, 06, 08, 09, 10, 18, 21, 32, 34, 44, 45, 49	FUNDECOR

**Anexo 2. Cálculo del tamaño de muestra para *Pentaclethra macroloba* en el bosque no inundable**

Pre muestreo:

Conglomerado (PPM)*	Número de árboles $m_i$	Sumatoria DAP		$m_i^2$	$m_i * Y_i$
		$Y_i$	$Y_i^2$		
1	24	705,3	497448,09	576	16927,2
2	23	727,6	529401,76	529	16734,8
3	17	819,6	671744,16	289	13933,2
4	21	747,4	558606,76	441	15695,4
5	15	611,3	373687,69	225	9169,5
6	35	801,1	641761,21	1225	28038,5
7	16	616,3	379825,69	256	9860,8
8	15	591,8	350227,24	225	8877
9	16	583,8	340822,44	256	9340,8
10	27	913,9	835213,21	729	24675,3
	209	7118,1	5178738,25	4751	153252,5

\*seleccionadas al azar de un grupo de PPM con 15 árboles como mínimo de *Pentaclethra macroloba*

$$Y = \frac{7118,1}{209} = 34,06$$

$$S_c^2 = \frac{\sum Y_i^2 - 2 Y \sum Y_i m_i + Y^2 \sum m_i^2}{N - 1}$$

$$S_c^2 = \frac{5178738,25 - 2 \times 34,06 \times 153252,5 + 34,06^2 \times 4751}{10 - 1}$$

$$S_c^2 = \frac{250735,13}{9} = 27859,46$$

$$D = \frac{B^2 M^2}{4} \quad M^2 \text{ se estima con } m$$

$$m = \frac{209}{10} = 20,9 \text{ (\# promedio de árboles por conglomerado)}$$

B: Límite de confianza

5% de ? ? es estimado por Y entonces:

$$B_1 = 5\% \text{ de } 34,06 \quad B_1 = 1,70$$

$$D_1 = \frac{1,70^2 \times 20,9^2}{4} = 315,59$$

$$n_1 = \frac{28 \times 27859,46}{28 \times 315,59 + 27859,46} = 21,2 \approx 22 \text{ conglomerados}$$

**Tamaño de muestra** = 22 conglomerados x 20,9 árboles = 460 árboles

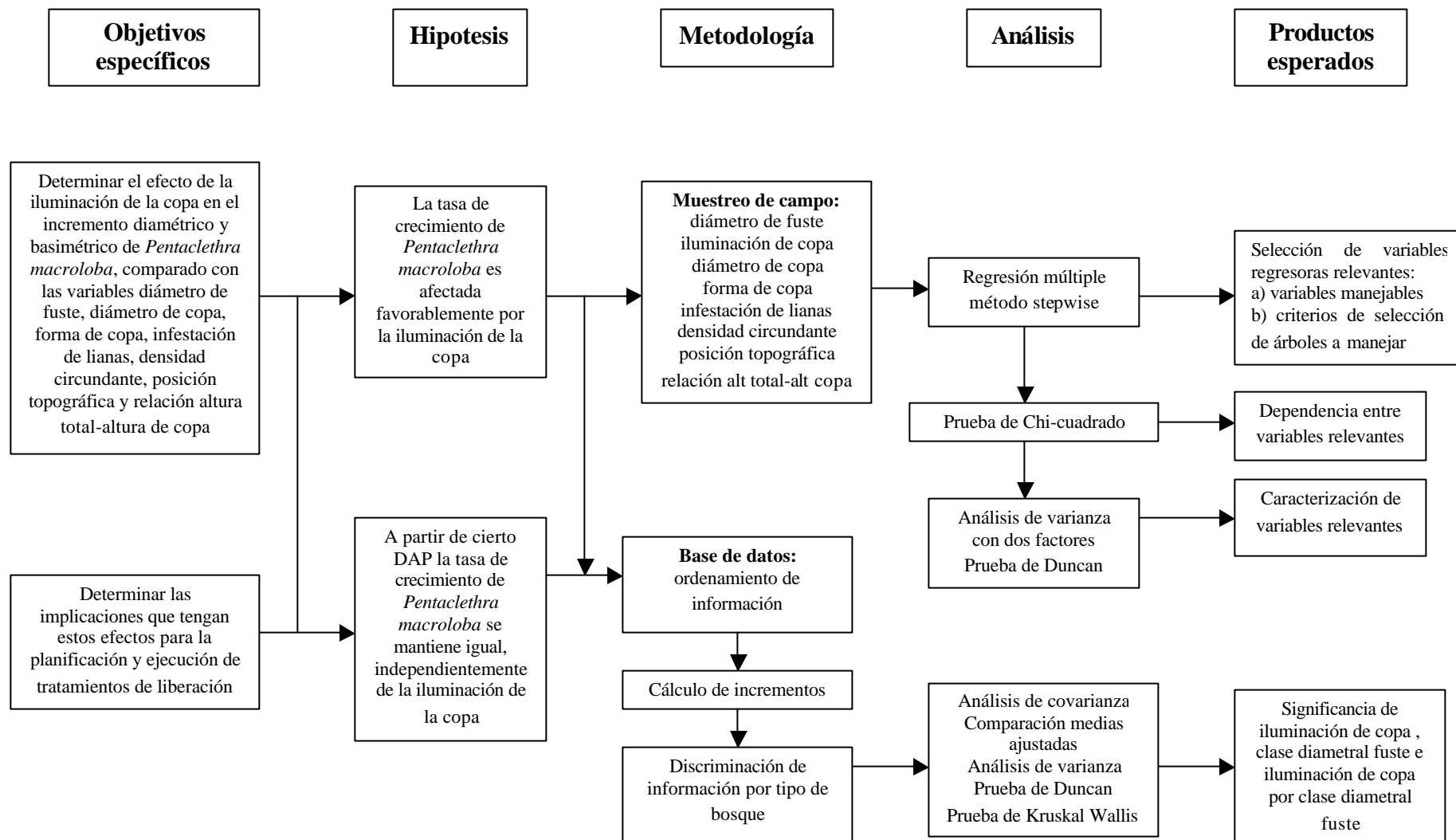
### **Anexo 3. Clasificación de la iluminación de copa**

## **Anexo 4. Clasificación de la forma de copa**



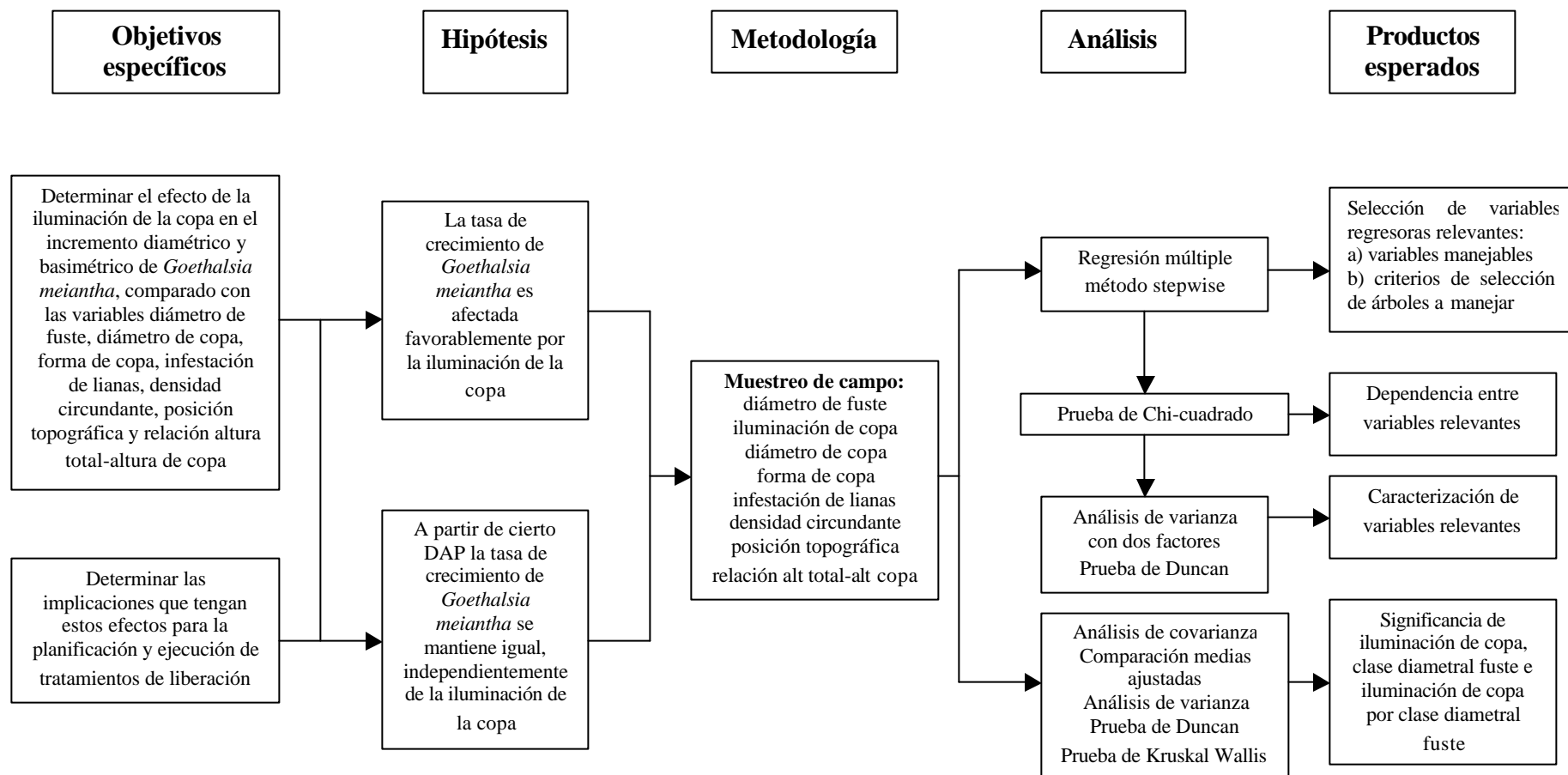
## Anexo 5. Etapas metodológicas y productos esperados del estudio

### 1) *Pentaclethra macroloba*



## Anexo 5. Etapas metodológicas y productos esperados del estudio

### 2) *Goethalsia meiantha*



**Anexo 6. Número de árboles de *Pentaclethra maculoba* por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque inundable no aprovechado (*Sardinas*)**

claseD	JILUF(JILUF)			
Frequency,				
Percent ,				
Row Pct ,				
Col Pct	1,	2,	3,	Total
10-20	1	4	43	48
	0.44	1.78	19.11	21.33
	2.08	8.33	89.58	
	1.47	6.90	43.43	
20-30	11	11	35	57
	4.89	4.89	15.56	25.33
	19.30	19.30	61.40	
	16.18	18.97	35.35	
30-40	13	15	16	44
	5.78	6.67	7.11	19.56
	29.55	34.09	36.36	
	19.12	25.86	16.16	
40-50	10	13	2	25
	4.44	5.78	0.89	11.11
	40.00	52.00	8.00	
	14.71	22.41	2.02	
50-60	16	12	3	31
	7.11	5.33	1.33	13.78
	51.61	38.71	9.68	
	23.53	20.69	3.03	
60-10	17	3	0	20
	7.56	1.33	0.00	8.89
	85.00	15.00	0.00	
	25.00	5.17	0.00	
Total	68	58	99	225
	30.22	25.78	44.00	100.00

**Anexo 7. Número de árboles de *Pentaclethra maculosa* por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque inundable**

claseD	JILUF(JILUF)			
Frequency,				
Percent ,				
Row Pct ,				
Col Pct	1,	2,	3,	Total
10-20	7	9	62	78
	1.49	1.92	13.22	16.63
	8.97	11.54	79.49	
	4.76	6.12	35.43	
20-30	30	29	51	110
	6.40	6.18	10.87	23.45
	27.27	26.36	46.36	
	20.41	19.73	29.14	
30-40	30	40	25	95
	6.40	8.53	5.33	20.26
	31.58	42.11	26.32	
	20.41	27.21	14.29	
40-50	20	39	9	68
	4.26	8.32	1.92	14.50
	29.41	57.35	13.24	
	13.61	26.53	5.14	
50-60	32	21	16	69
	6.82	4.48	3.41	14.71
	46.38	30.43	23.19	
	21.77	14.29	9.14	
60-100	28	9	12	49
	5.97	1.92	2.56	10.45
	57.14	18.37	24.49	
	19.05	6.12	6.86	
Total	147	147	175	469
	31.34	31.34	37.31	100.00

**Anexo 8. Número de árboles de *Pentaclethra macroloba* por iluminación de copa y clase diametral de fuste en el bosque no inundable**

claseD	JILUF(JILUF)			
Frequency,				
Percent ,				
Row Pct ,				
Col Pct	1,	2,	3,	Total
10-20	7	18	89	114
	1.13	2.91	14.38	18.42
	6.14	15.79	78.07	
	2.55	12.86	43.63	
20-30	7	45	61	113
	1.13	7.27	9.85	18.26
	6.19	39.82	53.98	
	2.55	32.14	29.90	
30-40	45	38	32	115
	7.27	6.14	5.17	18.58
	39.13	33.04	27.83	
	16.36	27.14	15.69	
40-50	54	17	10	81
	8.72	2.75	1.62	13.09
	66.67	20.99	12.35	
	19.64	12.14	4.90	
50-60	63	15	11	89
	10.18	2.42	1.78	14.38
	70.79	16.85	12.36	
	22.91	10.71	5.39	
60-100	99	7	1	107
	15.99	1.13	0.16	17.29
	92.52	6.54	0.93	
	36.00	5.00	0.49	
Total	275	140	204	619
	44.43	22.62	32.96	100.00

**Anexo 9. Calendario de mediciones para los árboles de *Pentaclethra macroloba***

<b>Bosque no inundable (FUNDECOR)</b>														
<b>Sitio</b>	1989	1990	1991	1992	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
2		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			
3									X	X		X		
4									X	X		X		
5									X					
6									X	X	X			
7									X	X	X			X
8									X	X	X			
9									X	X		X		
10									X	X	X			X
11									X	X	X			
12									X	X		X		
13						X			X			X		X
14						X		X	X			X		X
16						X	X	X	X		X			X
17									X					
18										X				
19										X	X			X
22										X	X			X
<b>Bosque inundable (PORTICO S.A.)</b>														
<b>Sitio</b>	1989	1990	1991	1992	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
25			X					X			X			
26	X			X			X			X	X			
27				X	X		X							
28		X		X		X								
29	X			X			X			X				

**Anexo 10. Número de árboles de *Goethalsia meiantha* por iluminación de copa y clase diametral de fuste**

claseD	JILUR(JILUR)			
Frequency,				
Percent ,				
Row Pct ,				
Col Pct	1,	2,	3,	Total
10-20	2	7	34	43
	1.37	4.79	23.29	29.45
	4.65	16.28	79.07	
	3.92	15.56	68.00	
20-30	11	17	14	42
	7.53	11.64	9.59	28.77
	26.19	40.48	33.33	
	21.57	37.78	28.00	
30-40	16	11	2	29
	10.96	7.53	1.37	19.86
	55.17	37.93	6.90	
	31.37	24.44	4.00	
40-50	16	8	0	24
	10.96	5.48	0.00	16.44
	66.67	33.33	0.00	
	31.37	17.78	0.00	
50-60	6	2	0	8
	4.11	1.37	0.00	5.48
	75.00	25.00	0.00	
	11.76	4.44	0.00	
Total	51	45	50	146
	34.93	30.82	34.25	100.00