

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**

**MORTALIDAD DE ÁRBOLES EN DOS TIPOS DE BOSQUE TROPICAL HÚMEDO
SOMETIDOS A MANEJO FORESTAL EN LA VERTIENTE ATLÁNTICA DE
CENTROAMÉRICA**

**Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de
Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de
Investigación y Enseñanza como requisito parcial para optar por el grado de:**

Magister Scientiae


**Por:
Raúl R. Aguirre Vasquez**

**Turrialba, Costa Rica
1999**


Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:




Bryan Finegan, Ph. D.
Consejero Principal




José Joaquín Campos, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



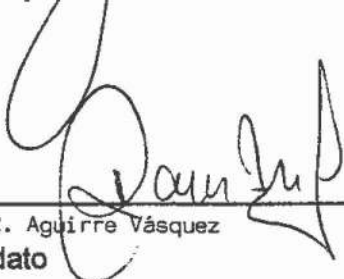
Almeida Sifoe, M. Sc.
Miembro Comité Consejero



Marlen Camacho, M. Sc.
Miembro Comité Consejero



Gilberto Páez, Ph. D.
Director y Decano de la Escuela de Posgrado



Raúl R. Aguirre Vásquez
Candidato

DEDICATORIA

A Jaqueline mi esposa por su apoyo constante en todo momento y a mis hijos que me acompañaron Gustavo, Luis y Cinthya Lariza.

AGRADECIMIENTOS

Al CIAT (Centro de Investigación Agrícola Tropical - Santa Cruz, Bolivia) y al DFID (Programa Bilateral del Gobierno Británico), por financiar mis estudios de Maestría.

Al Dr. Bryan Finegan Consejero Principal, por su valiosa asesoría y amistad en el desarrollo del estudio.

Al Dr. Joaquín Campos, MSc. Marlen Camacho y MSc Siteo Almeida por sus invaluable sugerencias para la comprensión e interpretación de las evaluaciones practicadas.

A Hugo Brenes, Jhonny Perez, MSc. Diego Delgado y Gustavo López por el apoyo brindado en la investigación.

A todo el personal de UMBN que hizo más grata mi permanencia en CATIE y su personal de campo que me acompañó en los registros de los sitios.

A mis compañeros de Promoción por su amistad, colaboración y camaradería demostrado durante el desarrollo de mis estudios.

A la Unidad de Manejo de Bosques Naturales por el apoyo logístico e información brindada para el desarrollo del estudio de Tesis.

Al Sr. Segundino Sanchez y familia, propietario de la Finca Guabito, por su hospitalidad y amabilidad.

Al todo el personal de la Escuela de Posgrado, que facilitó el desarrollo de mis estudios.

CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE CUADRO.....	x
LISTA DE ANEXOS	xi
RESUMEN.....	xii
SUMMARY.....	xiv
1. INTRODUCCION.....	1
1.1 Objetivos.....	2
1.1.1 General.....	2
1.1.2 Específicos.....	2
1.2 Hipótesis	2
2 REVISION DE LITERATURA.....	3
2.1 Los bosques húmedos tropicales	3
2.2 El fenómeno de la mortalidad en bosques tropicales.....	4
2.2.1 Conceptualización y relevancia.....	4
2.2.2 Estrategias de supervivencia de las especies.....	5
2.2.3 La mortalidad de árboles en bosques naturales sin intervenir.....	6
2.2.4 La mortalidad en bosques intervenidos.....	7
2.3 Factores determinantes en la mortalidad.....	9
2.4 Evaluando la mortalidad.....	12
2.4.1 Evaluaciones cualitativas.....	13
2.4.2 Evaluaciones cuantitativas	13
3 MATERIALES Y METODOS	17
3.1 Descripción de sitios	17
3.1.1 Sitio Clave Los Laureles de Corinto.....	17
3.1.2 Sitio clave Guabito	18
3.2 Diseño del experimento.....	19
3.2.1 Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i>	19
3.2.2 Bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i>	20
3.3 Variables de respuesta.....	22
1. RESULTADOS Y DISCUSION.....	28
4.1 Dinámica y estructura de la población de árboles.....	28

4.1.1 Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i>	28
4.1.1.1 Descripción general de la vegetación.....	28
4.1.1.2 Abundancia y área basal	30
4.1.2 Bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i>	34
4.1.2.1 Descripción general de la vegetación.	34
4.1.2.2 Abundancia y área basal.....	37
4.2 Patrones de la dinámica de árboles.....	38
4.2.1 Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i>	38
4.2.1.1 Supervivencia	38
4.2.1.2 Dinámica de árboles	41
4.2.2 Bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i>	43
4.2.2.1 Supervivencia.....	43
4.2.2.2 Dinámica de los árboles.....	45
4.3 Tasas de mortalidad natural.....	47
4.3.1 Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i>	47
4.3.2 Bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i>	53
4.4 Asociación entre mortalidad natural y atributos del árbol o variables de sitio.....	56
4.4.1 Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i>	56
4.4.1.1 Atributos del árbol.....	56
4.4.1.2 Variables del sitio	60
4.4.2 Bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i>	61
4.4.2.1 Atributos del árbol	61
4.4.2.2 Variables del sitio.....	63
4.5 Estudio intensivo de los factores determinantes en la mortalidad	64
4.5.1 Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i>	64
4.5.1.1 Condiciones y categorías de árboles muertos	64
4.5.1.2 Mortalidad natural de árboles por perturbación y sin perturbación.....	65
4.5.1.3 La asociación con atributos y variables.....	67
4.5.1.4 Análisis de correspondencia múltiple.....	69
4.5.2 Bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i>	72

4.5.2.1 Condiciones y categorías de árboles muertos	72
4.5.2.2 Mortalidad natural de árboles por perturbación y sin perturbación.....	73
4.5.2.3. La asociación con atributos y variables.....	77
4.5.2.4 Análisis de correspondencia múltiple.....	77
5. CONCLUSIONES	80
BIBLIOGRAFIA	
ANEXOS	

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 Categorías de la condición de individuos muertos y selección de posibles causas/factores relacionados, en bosques húmedos tropicales manejados.....	24
FIGURA 2 Dinámica histórica del área basal por parcelas y tratamientos. Ap () = año del aprovechamiento; Tr () = año del tratamiento. Bosque <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	32
FIGURA 3 Dinámica histórica del área basal por parcelas y tratamientos y periodos de intervención bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	36
FIGURA 4 Curvas de supervivencia de la población inicial por tratamientos, periodo 1988-1999. Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	39
FIGURA 5 Dinámica promedio y sus intervalos de confianza de la población actual presente respecto a la ganancia o pérdida de individuos en el año 1988 a 1999. Bosque <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	42
FIGURA 6 Curvas de supervivencia de la población inicial por tratamientos periodo 1990 - 1999. Bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	44
FIGURA 7 Dinámica promedio y sus intervalos de confianza de la población actual presente respecto a la ganancia o pérdida de individuos en el año 1990 a 1999 bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	46
FIGURA 8 Tasa anual de mortalidad natural para tres periodos del manejo Forestal (según modelo de Primack, 1985). Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	51
FIGURA 9a Tasa anual de mortalidad natural para tres periodos de evaluación (según modelo de Primack, 1985). Bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	55

FIGURA 9b Tasa anual de mortalidad para un periodo de 9.3 años de estudio según dos métodos de estimación y sus intervalos de confianza bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	55
FIGURA 10 Relación de las proporciones de árboles muertos respecto a los vivos por tratamientos según atributos del árbol y del sitio en el bosque <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i>	58
FIGURA 11 Relación de las proporciones de árboles muertos respecto a los vivos por tratamientos según atributos del árbol. Bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	62
FIGURA 12 a-b Categorías de la mortalidad de árboles en función a la perturbación. Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	64a
FIGURA 13 Mortalidad asociada a sus causas/factores por tratamientos, resultados de dos años de evaluación y registro. Bosque <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica	66
FIGURA 14 Distribución de árboles muertos perturbados y no perturbados (se excluye <i>palmas</i>), en función de las variables incremento diamétrico y diámetro, durante 1998-99. Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	68
FIGURA 15 Análisis de correspondencia múltiple. Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	70
FIGURA 16 a-b Categorías de la mortalidad de árboles en función a la perturbación. Bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Costa Rica.	72
FIGURA 17 Mortalidad en los árboles asociadas a sus causas/factores por Tratamientos en el bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , resultados de 2 periodos de evaluación y registro 1994-96 y 1996-99.	74
FIGURA 18 Distribución de árboles muertos perturbados y no perturbados en función a la variable incremento diamétrico y diámetro, durante 1994-99. Bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Micropholis</i> , Panamá.....	76
FIGURA 19 Análisis de correspondencia múltiple. Bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	79

LISTA DE CUADROS

1.	Valores asignados a pendientes y sus definiciones.	26
2.	Indice de valor de importancia por tratamientos ($dap \geq a 10 \text{ cm}$), evaluación de 1998. Bosque <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	29
3.	Promedios (1,0) del número de árboles y área basal por hectárea (con intervalo de confianza), para cuatro años de medición. Bosque <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.	30
4.	Indice del valor de importancia por tratamientos ($dap \geq a 10 \text{ cm}$), evaluación 1996. Bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	35
5.	Promedios (1.0 ha) del número de árboles y área basal por hectárea (con intervalo de confianza), para cuatro años de medición. Bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	38
6.	Número total de árboles muertos y su area basal según causas para 9 ha, durante 1990 a 1999. Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	48
7.	Tasas de mortalidad natural para tres periodos de evaluación y el periodo total (con intervalo de confianza) con base en un método algebraico "m" (Primack, 1985) y otro logarítminco "M" (Lieberman y Lieberman, 1997). Bosque de <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	50
8.	Número total de árboles muertos y su area basal según causas para 3.8 ha, de 1990 a 1999. Bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	53
9.	Tasas de mortalidad natural para tres periodos de evaluación y el periodo total (con intervalo de confianza) con base en un método algebraico "m" (Primack, 1985) y otro logarítminco "M" (Lieberman y Lieberman, 1997). Bosque <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	54
10.	Categorías de drenaje por parcela en el bosque de <i>Carapa</i> , <i>Pterocarpus</i> y <i>Pentaclethra</i> , Panamá.....	63
11.	Resultados del análisis de Discriminantes y Canónico Discriminante para validación de dos grupos de árboles muertos. Bosque <i>Pentaclethra</i> y <i>Micropholis</i> , Costa Rica.....	65

12. Resultados del análisis de Discriminantes y Canónico Discriminante para validación de dos grupos de árboles muertos. Bosque *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.....75

LISTA DE ANEXOS

- ANEXO 1 Plano diseño del experimento Sitio Corinto
- ANEXO 2 Plano diseño del experimento Sitio Guabito
- ANEXO 3 Curvas de supervivencia (escala logarítmica) índices de mortalidad y reclutamiento individual correspondientes a la población inicial de árboles de 1988 a 1999. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*.
- ANEXO 4 Dinámica de la población actual presente con respecto a la ganancia o pérdida de individuos en el mismo periodo de observación. Periodo 1990/99 bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*.
- ANEXO 5 Cobertura de especies arbustivas e inundación, promedios por parcelas, bosque *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*.
- ANEXO 6 Análisis de Correspondencia Múltiple . Descomposición de los valores de inercia y Chi-Cuadrado Bosque *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*.
- ANEXO 7 Análisis de correspondencia múltiple. Descomposición de los valores de inercia y Chi-Cuadrado Bosque *Pentaclethra* y *Micropholis*.
- ANEXO 8 Clasificación preliminar causa de muerte de arboles individuales y sus definiciones.
- ANEXO 9 Pendientes promedios por subparcela en el bosque de *Pentaclethra* y *Microphilos*.
- ANEXO 10 Dinámica de la Población actual respecto a la ganancia o pérdida de individuos en el mismo periodo de observación. Tiempo de estudio de 11 años (1989/99) de un bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*.

AGUIRRE, V.R.R. 1999 Mortalidad de árboles en dos tipos de bosque tropical húmedo sometidos a manejo forestal en la Vertiente Atlántica de Centroamérica.

Palabras claves; Bosque tropical húmedo, tasas de mortalidad natural, *Pentaclethra macroloba*, *Carapa guianensis*, *Pterocarpus officinalis*, *Micropholis crotonoides*, Costa Rica, Panamá.

RESUMEN.

La mortalidad natural de árboles en bosques húmedos tropicales manejados sometidos a un aprovechamiento forestal y tratamiento silvicultural, no solo se debió a la muerte de árboles de bajo vigor y crecimiento lento (tendencias en clases de exposición de luz y forma de copa) sino también, y en una mayor proporción, a algún tipo de perturbación (efecto de lianas, aplastados por otros árboles, por daños físicos y por desraizamiento)

Se evaluó la dinámica de la población de árboles, tasas de mortalidad natural y causas principales de mortalidad en dos sitios de investigación de operaciones de manejo forestal a largo plazo en Guápiles (Costa Rica) Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, y en Guabito (Panamá) Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, durante 1990-93, 1993-96 y 1996-99, tomando en cuenta los años de aprovechamiento y tratamiento y de post-intervención.

En los bosques estudiados, la dinámica de la población actual de árboles para los tratamientos fue analizada mediante curvas de supervivencia, aunque se observaron cambios en la abundancia de los árboles (≥ 10 cm dap) durante las operaciones de manejo, éstas se restablecieron alrededor del 6to. año debido al ingreso de árboles fustales a clases ≥ 10 cm. El área basal del bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, disminuyó en el tratamiento "liberado" 18% durante 1990-98 y en un 4% en el tratamiento "aprovechado". En el bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, el área basal disminuyó en el Tratamiento Aprovechamiento 29.6% durante 1990-96 y aumentó en 7.5 4% en el Tratamiento Control (sin intervención).

Las tasas de mortalidad natural de árboles (≥ 10 cm dap) en general no difieren significativamente entre los tratamientos aplicados, durante 1990-93, 1993-96 y 1996-99 en las dos clases de bosques. Sin embargo, en el bosque *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra* a través del tiempo se encuentran diferencias significativas entre el último período y los otros períodos.

Las tasa de mortalidad anual fue mas alta durante 1990-93 (período de aprovechamiento) en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis* para el tratamiento "aprovechado" con 3.6% y en el bosque *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra* en el tratamiento "aprovechamiento" fue de 4.8%, estos valores resultaron aceptables dentro de un rango de mortalidad de árboles para bosques tropicales maduros intervenidos.

Basándose en la información de los dos últimos registros de mortalidad de árboles se encontró que la mortalidad podría estar asociada al efecto de lianas, muerte al ser aplastado por otro árbol o rama, muertos en pie por daños físicos en el fuste o copa, por desraizamiento y muertos en pie sin daños físicos.

Los resultados sugieren que modelos de crecimiento y rendimiento no deberían simular la mortalidad principalmente con base en un vigor bajo, sino que deben contemplar altas proporciones de árboles que mueren a causa de una perturbación y que pueden ser de grandes dimensiones y de crecimiento rápido.

AGUIRRE, V.R.R. Tree mortality in two managed tropical rain forests in the Atlantic Zone of Central America.

Key words: tropical rain forest, logging, rates of natural mortality, Costa Rica, Panamá.

SUMMARY

The natural mortality of trees in a tropical rain forests under logging and silvicultural management depend on the death of trees of low vigor and slow growth (associated with crown exposure and the crown form). At the same time and in a great proportion the death is due to perturbation (liana effect, squashed by other trees, physical damages, and uprooting).

The dynamic's population of trees was evaluate, rates of natural mortality and main causes of mortality in two forests with long term research. One is located in Guápiles (Costa Rica), *Pentaclethra* and *Micropholis* forest and the other in Guabito (Panama) *Carapa*, *Pterocarpus* and *Pentaclethra* forest during 1990-93, 1993-96 and 1996-99.

The current dynamic's population of trees for the liberation treatments were studied trough survival curve. Although changes were observed in the abundance of the trees (≥ 10 cm dbh) during the handling operations, these recovered around the 6th year due to the recruitment. The basal area in the *Pentaclethra* and *Micropholis* forest liberation treatment diminished in 18% during 1990-98 and it was only 4% in the logging treatment, and in the *Carapa*, *Pterocarpus* and *Pentaclethra* forest also diminished 29.6% in the logging treatment during 1990-96 and grew 7.5% in the control treatment.

The rates of natural mortality of trees (≥ 10 cm dbh) in general did not differ significantly among the applied treatments, during 1990-93, 1993-96 and 1996-99 in the two forests. However, in the *Carapa*, *Pterocarpus* and *Pentaclethra* forest of through the time there are significant differences among the period of forest logging (1990-93) with last period (1996-99).

The rate of annual mortality of 3.6% was higher during 1990-93 (period of logging) in the *Pentaclethra* and *Micropholis* forest for the logging and in the *Carapa*, *Pterocarpus* and *Pentaclethra* forest it was 4.8% in the same treatment. These rates were acceptable within the range of mortality of trees for intervened mature tropical forests.

Based on the information of the last two registrations of mortality of trees it was found that the mortality is associate with the lianas effect, death by being smashed by another tree or branch, leaving dead by physical damages in the stem or crown. Other causes were the uprooting and death without physical damages.

The results suggest that growth and yield models should not simulate the mortality based in a low vigor, but rather they should include proportions of trees that die because of the perturbation. These trees can be big and of fast growing. Also, that should be considering the physical interactions between environment and organism and their implications with mortality.

1 INTRODUCCION

Algunas prioridades de investigación en silvicultura de bosques naturales en América Tropical son el identificar aspectos sobre dinámica del bosque, evaluar los cambios producidos por diferentes perturbaciones de las operaciones de manejo y determinar umbrales permisibles de daños a la regeneración natural y árboles de futura cosecha, dentro de un marco de escala de manejo comercial (CIFOR/CATIE/INIA 1996). Sin embargo, ¿qué variables son trascendentales para llegar a una mejor comprensión del impacto del aprovechamiento y de los tratamientos silviculturales sobre la dinámica de un bosque manejado con objetivos de producción sostenible?

De acuerdo a autores como Condit *et al.* (1993) y Synnott (1979), los parámetros básicos para la descripción y modelación de los cambios que ocurren en el tiempo en comunidades boscosas son básicamente el reclutamiento, la mortalidad y el crecimiento, los cuales, en cualquier contexto de manejo, se monitorean por medio de un conjunto de Parcelas Permanentes de Muestreo. De ellos, las tasas de crecimiento son las de más fácil determinación, puesto que todos los árboles muestran un incremento, aunque sea cero. Al otro extremo, las tasas de mortalidad -igualmente importantes para la descripción y modelaje de la dinámica del rodal- son mucho más difíciles de estimar con precisión en estudios de parcelas permanentes ya que la misma puede ser un evento de baja frecuencia y sumamente variable en el espacio y en el tiempo.

En bosques manejados, la correcta estimación de la mortalidad, y una fiel comprensión de sus causas, es de particular importancia, en especial cuando existe la posibilidad de que las intervenciones del manejo pongan en peligro la sostenibilidad del recurso (Quirós y Finegan 1994). La muerte de un árbol es un indicador importante de la salud del ecosistema y puede ayudar al reconocimiento de la tensión causada por acciones antropogénicas y/o contaminantes, dependientes de muchas variables.

Bajo estas consideraciones, este estudio pretendió generar información cuantitativa y cualitativa sobre la mortalidad natural de árboles y sus causas, en bosques tropicales naturales manejados para la producción de madera, orientando la investigación a la búsqueda de respuestas en cuanto a: ¿Cuánta mortalidad hay?, ¿Cómo y por qué cambia en el tiempo?, ¿Qué procesos determinan los cambios?, ¿Cómo es afectada por las variables ambientales y antropogénicas?

Para dar respuesta a estas interrogantes se utilizó un recurso generado por más de una década en el seno de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN) del CATIE y la Red Neotropical de Sitios de Investigación Forestal a Largo Plazo: las bases de datos de dos sitios de investigación, Los Laureles de Corinto, en Costa Rica y Guabito, en Panamá.

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento de los factores que influyen sobre la mortalidad natural de árboles en bosques húmedos tropicales sometidos al aprovechamiento forestal y a tratamientos silviculturales, en bosques de tierras bajas inundables y tierras bien drenadas, y sus implicaciones en la sostenibilidad de la producción forestal.

1.1.2 Objetivos específicos

- ❖ Cuantificar la tasa de mortalidad natural y su variación en el tiempo, por efecto del aprovechamiento y de los tratamientos silviculturales
- ❖ Identificar factores, ya sean características del árbol individual, del sitio, de las operaciones de manejo, del tipo de bosque (inundado o de tierra firme), que influyan sobre la mortalidad natural de los árboles en bosques húmedos tropicales sometidos a manejo, y a partir de dichas variables, diseñar un modelo predictivo del comportamiento de la mortalidad.
- ❖ Formular recomendaciones que contribuyan al conocimiento ecológico de los bosques de estudio, así como al desarrollo de modelos de crecimiento y rendimiento que se están implementando en la región.

1.2 Hipótesis

- Ho. Existen diferencias importantes entre las tasas de mortalidad natural de árboles en bosques manejados que fueron sometidos a un aprovechamiento forestal y a tratamiento silvicultural.
- H₁. La mortalidad natural de los bosques manejados es función (cambia o disminuye) de las características del árbol individual, condiciones del sitio e impacto de las operaciones de manejo.

2 REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Los bosques húmedos tropicales

Los bosques húmedos tropicales, llamados también bosques siempreverdes, bosques pluviales (ecuatoriales), pluviselvas y bosques siempre verdes densos, se localizan en las cercanías del ecuador terrestre, aproximadamente entre los 10° de Latitud norte y sur. Sin embargo, en las regiones costeras llegan más allá de la zona ecuatorial, incluso sobrepasando el trópico de Capricornio (Lamprecht 1990, Clarke 1958).

Estos ecosistemas cuentan con una gran diversidad de especies vegetales arbóreas. Como observa Whitmore (1984), en una hectárea de bosque tropical es posible encontrar entre 150 a 220 árboles con $dap \geq 20$ cm, pertenecientes a 50 ó 100 especies diferentes, en comparación a los bosques templados donde en la misma superficie de terreno se tienen entre 10 y 20 especies. Por su parte, Foster y Hubbell (1990) mencionan que en el bosque joven en maduración de la Isla de Barro Colorado, en Panamá, se encontraron cerca de 170 especies ha^{-1} , con individuos de mas de 20 cm de dap.

Los bosques tropicales representan un mosaico de parches de diferentes tamaños, en diferentes estados de regeneración, y se considera que cada uno de ellos fue formado a partir de un claro originado por la caída de uno o más árboles adultos (Baur 1968). Esto implica que los bosques lluviosos tropicales tienen sistemas dinámicos y sensibles, donde cualquier acción antropogénica podría perturbar el ecosistema. Sin embargo, dentro de ciertos límites, estos sistemas tienen el potencial para mantenerse y autorestaurarse, de ahí la importancia de entender y aplicar los principios de la dinámica del bosque natural y de la sucesión ecológica (Hendrison 1990, Donozo 1981, Odum 1965).

Actualmente, el sector forestal mantiene una demanda de sus productos industriales y se incrementan la de los servicios de protección de las tierras, de la base acuícola para la agricultura, de la conservación de los ecosistemas, y la de proveer medios de vida sostenibles a las comunidades locales dependientes de los bosques. El manejo de la biodiversidad es factible y posible, pero requiere de un fuerte compromiso desde la perspectiva de un ecosistema, la meta es minimizar estados asociados con una productividad baja y reducir daños al recurso suelo (Lugo y Lowe 1995).

2.2 El fenómeno de la mortalidad en bosques tropicales

2.2.1 Conceptualización y relevancia

Se considera que hay un principio fundamental y hecho ecológico inalterable de vida, en las características de una población vegetal o animal en el estudio de su hábitat, a saber: la densidad o tamaño, y los parámetros que la determinan son la natalidad, la mortalidad, la inmigración y la emigración. Cambios en el tamaño de una población en un determinado período requieren de observaciones en las modificaciones de sus parámetros, lo que permite explicar y entender la distribución y abundancia de los organismos en estudio (Krebs 1985, Begon *et al.* 1986).

La muerte del árbol quita un individuo genéticamente distinto de la población, pero también proporciona recursos adicionales al ecosistema. Entre los cambios ecológicos producidos por efecto de la muerte de los árboles se presentan: alteración de la estructura poblacional de las especies y de las comunidades, cambio de biomasa, liberación de recursos, creación de nuevos recursos (estructuras, hábitat para descomposición de organismos complementarios), muerte de otros árboles u organismos al ser aplastados, alteración de las características del suelo (Franklin *et al.* 1987).

La manera en que un árbol se muere manifiesta su efecto fuertemente en el ecosistema, donde por ejemplo, la muerte instantánea puede producir respuesta de un suplente rápidamente, mientras que una muerte lenta permitiría ajustes graduales a los recursos librados. Árboles que se mueren estando de pie proporcionan hábitats para diferentes animales, al caerse, también influye en las proporciones y los procesos de descomposición (Franklin *et al.* 1987).

Algunas de las actividades de manejo, tales como prácticas silviculturales, aprovechamiento, construcción de la infraestructura de caminos, influyen positiva o negativamente en cada una de estas variables, significando una ganancia o reducción de individuos en la población, de ahí que la evaluación de la mortalidad en bosques manejados constituye uno de los aspectos relevantes para la orientación silvicultural.

Por otra parte, la mortalidad es sujeto de monitoreo si se pretende certificar el manejo forestal de un bosque. Al respecto, Stork *et al.* (1997), en el análisis y presentación de uno de los Criterios e Indicadores, hace referencia de que el indicador en "la estructura de

asociación comunitaria no muestra cambios significativos", es verificado mediante la evaluación de las maderas muertas en pie y derribadas. Noss (1990) también se refiere, en el nivel jerárquico de población de especies, al monitoreo de la tasa de mortalidad en la estructura poblacional por medio de censos, observaciones o conteos. En actividades de monitoreo de la estructura y dinámica del bosque manejado se sugiere obtener información sobre la presencia, distribución, crecimiento, mortalidad y reclutamiento (CFV 1998).

2.2.2 Estrategias de supervivencia de las especies

En el bosque natural, la permanencia o desaparición de una especie se fundamenta en su estrategia de perpetuación. Análogamente también puede reconocerse una estrategia de escape de la especie, en lo que se refiere a la capacidad que presentan los individuos para superar la amenaza de los predadores y la presión de la competencia (Hartshorn 1980). Estos mecanismos evolutivos están en estrecha relación con los procesos naturales de sucesión.

Para comprender la dinámica de los bosques neotropicales, se identifican dos estrategias generales de reproducción: *r* y *k*. Un bosque maduro está compuesto en general por especies que adoptan la estrategia adaptativa del tipo *k*, es decir de especies que toleran la sombra, competencia y dispersión de semilla limitada (Gómez-Pompa *et al.* 1976, Finegan y Delgado 1997, Halle *et al.* 1978 citados en Valerio y Salas 1997).

La luz es fundamentalmente importante como fuente esencial y directa de energía para el desarrollo de todos los vegetales verdes y de las bacterias que poseen pigmentos. Si bien la luz es generalmente suficiente para la fotosíntesis en toda la superficie del globo, la distribución local de las especies vegetales está fuertemente influenciada por las diferencias en su disponibilidad. Las plantas han evolucionado ante las gradientes de radiación solar presentando dos estrategias básicas: a) las especies que pueden crecer en lugares sombríos o tolerantes y b) las especies que requieren una fuerte iluminación y son incapaces de vivir con débiles intensidades luminosas, o especies intolerantes (Clarke 1958).

La clasificación de especies en grupos ecológicos se realiza a medida que se acumula la información requerida. De acuerdo al grado de tolerancia e intolerancia a la sombra de las especies, en los bosques húmedos tropicales de tierras bajas en Costa Rica, Finegan (199_) reconoce los siguientes grupos ecológicos: a) heliófitas efímeras (p.e *Cecropia*,

Heliocarpus, *Ochroma*, *Trema*); b) heliófitas durables (p.e. *Swietenia*, *Qualea*, *Vochysia*, *Cedrela odorata*, *Ceiba pentandra*) c) esciófitas (p.e. *Virola*, *Lecythis*, *Carapa guianensis*, *Pentaclethra macroloba*, *Miconia guianensis*).

Otros autores, como Hubbell y Foster (1987), están de acuerdo en que una clasificación en especies tolerantes e intolerantes a la sombra es demasiado simple. Por los resultados alcanzados en un estudio sobre estructura espacial a gran escala, realizado en la Isla de Barro Colorado, los autores mencionados reconocen cuatro patrones de gremios de regeneración, según la distribución de los árboles jóvenes en clases de altura del dosel: sol, sol parcial, indiferente, y sombra.

Entre los mecanismos abióticos o bióticos que podrían promover la coexistencia de muchas especies de árboles se enfatiza la interacción entre la dinámica de aperturas naturales y las diferentes características biológicas de las especies de árboles. (Hartshorn 1978, Foster y Brokaw 1990).

A nivel de especies, existen dos tipos básicos de distribuciones diamétricas en el bosque tropical, una de *j invertida* (esciófitas) y una *recta* (heliófitas), que confirma un proceso de regeneración diferentes en ambos grupos. Su presencia en bosques primarios maduros confirma que la regeneración es continua en un régimen ambiental y de perturbación constante, lo cual explica la alta mortalidad de especies esciófitas en clases menores y siendo el crecimiento rápido de las heliófitas durables, su número tiende a mantenerse constante (Finegan y Delgado 1997).

2.2.3 La mortalidad de árboles en bosques naturales sin intervenir

En 16 sitios de investigación sobre la dinámica de bosques tropicales maduros, Phillips y Gentry (1994), observan que la mortalidad anual estimada varía de 0,67 % a 3,08 %, resultados que permiten generar un patrón de comparación para otros sitios de investigación tropical.

En un bosque maduro de la isla de Barro Colorado, Panamá, Putz y Milton (1990), determinaron un porcentaje de muertes promedio del 1.05 % por año (corresponde a 1.7 árboles/año), para un período de 5 años. Considerando lotes de bosque viejo y joven sin intervención, los autores concluyen que el 52% de los árboles se murieron porque sus troncos se quebraron; el 17 % fue desarraigado; el 14 % murió en pie; el 8 % se quebró a nivel del suelo, y la causa de la muerte del 9 % no fue establecida. No se encontró

correlación entre tasas de mortalidad y la tasa de formación de claros del dosel del bosque, sin embargo también se indica que las condiciones del bosque y su composición de especies parece desempeñar algún papel porque en zonas de una a unas cuantas hectáreas, suceden épocas de alta mortalidad; señalan además que es posible que los árboles de bosque maduro vivan más tiempo porque su madera es mas durable respecto al de un bosque secundario.

Otro estudio a largo plazo en La Selva, Costa Rica, en 12.4 ha y para un período de 13 años, Peralta y Hartshorn (1987), calcularon la tasa anual de mortalidad por medio de un modelo logarítmico, en 2.03%, lo que consideran los autores coloca a este bosque entre los más dinámicos estudiados en los trópicos hasta entonces. Según los autores, un 37% de los individuos muertos se descompusieron sin dejar trazas, un 7% se encontraron aplastados bajo árboles y ramas caídas, un 26% muertos en pie y 31% caídos. Los árboles aplastados tendieron a ser pequeños (mediana del dap de 22 cm) y los árboles caídos a ser grandes (mediana del dap de 40 cm).

La distribución del número de individuos por clase diamétrica es un reflejo de la dinámica de la población. Un estudio sobre la estructura de la vegetación y composición en la Isla de Barro Colorado, Panamá, Foster y Hubbell (1990), muestran que, en condiciones naturales, se presenta una tendencia general: mayor número de individuos en clases menores y menor en clases mayores, los primeros están categorizados en brinzales (32 %), latizales (24 %), fustales (17 %) y árboles grandes (27 %), lo que parece indicar que existe una mortalidad por selección natural para la reducción del número de individuos a mayores tamaños.

2.2.4 La mortalidad en bosques intervenidos

A pesar de existir normas y códigos para un aprovechamiento racional de los recursos forestales (Dykstra y Heinrich 1992, Tanner 1996), el impacto del manejo forestal se traduce en daños al suelo, cambios en la vegetación, efecto sobre la fauna y en el ambiente, los que se pretenden minimizar (Johns 1997, Verissimo *et al.* 1992, Guariguata y Dupuy 1997, Hendrison 1990).

En Costa Rica, se determinaron niveles aceptables de parámetros para la certificación del aprovechamiento forestal de bajo impacto. Para la zona Norte se tiene la siguiente propuesta: individuos remanentes dañados ($DAP \geq 30$ cm) máximo aceptable 8% y árboles

portadores dañados máximo aceptable 8%, asimismo, en términos de área productiva, se toman en cuenta los daños por caída de árboles, daños por rondas, caminos, patios de acopio e instalación de pasos de agua. (REFORMA/CIIBI 1995).

Sin embargo, las tasas de mortalidad adquieren especial relevancia como patrones, porque los resultados de estudios para bosques tropicales intervenidos y naturales permiten realizar comparaciones dentro de un umbral permisible. Para bosques tropicales mixtos que recibieron disturbios recientes se reporta que la tasa de mortalidad natural puede variar de 1% a 5%. (Alder 1995).

Un estudio para un período siete años de la mortalidad en los árboles en un bosque primario de Guyana francesa, Durrieu (1994), estimó que la mortalidad de los árboles en la parcela testigo alcanzó un 1.1 % de la población por año, siendo la mortalidad post-aprovechamiento mayor y en grandes proporciones, pero con un efecto de corta duración.

La mortalidad de árboles en Petén Guatemala fue objeto de estudio en el monitoreo de la dinámica de un bosque natural bajo manejo, en dos sitios denominados como San Francisco y San Miguel (Pinelo 1997). Después de cuatro años del tratamiento, se observa en San Francisco, que la mortalidad es mayor en la parcela testigo (2.2%) que en la parcela tratada (1.16%), mientras que para el sitio San Miguel es mayor en la parcela tratada (2.09%) que en la testigo (1.76%), atribuyéndose el incremento de la mortalidad a la intensidad del aprovechamiento en el segundo sitio. La mortalidad acumulativa en San Francisco arrojó una tendencia de la mortalidad a estabilizarse, contraria a la de San Miguel.

En los bosques interfluviales de la amazonía oriental de Brasil, Uhl y Vieira (1989), evaluaron una explotación selectiva mecanizada, donde se removieron 30-50 m³ de volumen de madera por hectárea, lo que sumó entre cuatro a ocho árboles ha⁻¹. En el proceso de extracción, el 26% de los árboles de pre-cosecha o remanentes mayores a 10 cm de dap se murieron o se dañaron seriamente, el total del dosel se redujo casi la mitad (de 80% a 45%) y 8% del área del bosque presentaba cicatrices registradas por infraestructura de caminos.

En Costa Rica, en trabajos de investigación sobre el efecto del aprovechamiento planificado y el tratamiento silvicultural de liberación con refinamiento parcial y dosel protector (Camacho y Finegan 1997), para el sitio de investigación forestal Finca La Tirimbina, se reporta que para el período 1990 a 1993, la tasa de mortalidad natural fue de

2.9% para el testigo, 2.3% para el tratamiento de liberación y de 1.67% para el tratamiento de dosel protector. Para el período 1993 a 1996 las tasas de mortalidad natural fueron de 1.97%, 3.63% y 1.71% respectivamente.

Los impactos post-aprovechamiento pueden observarse por medio de la ocurrencia de una mayor mortalidad en los árboles remanentes aun varios años después (Johns 1992, Appanah y Weinland 1991, citados por Johnson y Carbale 1995). En este sentido, han sido documentados mayores niveles de caídas de árboles en un bosque aprovechado, comparando con un bosque no aprovechado después de una tormenta en el Amazonas. En Malasia peninsular, incluso bajo el Sistema Selectivo Malasio (MSS), se reportaron daños post-aprovechamiento en árboles de tamaño intermedio, siendo mayor al 30% máximo permisible en el aprovechamiento para dichos bosques.

Un estudio en los guandales del río Patía, en el pacífico Sur Colombiano, del Valle (1996), concluyó que cada árbol cosechado destruyó o dañó severamente 66 individuos con $dap \geq 1$ cm y ocho con $dap \geq 10$ cm.

Las operaciones de aprovechamiento destruyen una parte de la población de árboles, que generalmente se concentra en las categorías menores, por lo que es necesario intervenir nuevamente el bosque para estimular el aumento de la población de árboles comerciales jóvenes que sustituyan a los dañados y tender a restablecer los procesos naturales de autopertuación del bosque (Jonkers 1987, Hartshorn 1987).

2.3 Factores determinantes en la mortalidad

Los procesos naturales de la dinámica del bosque no están afectados únicamente por fenómenos como inundaciones, deslizamientos, incendios, si no que también son regulados constantemente por factores ambientales, como la temperatura, duración del día, precipitación, la humedad, el viento y otros que ejercen un fuerte control sobre la fisiología y la reproducción y en los cuales el hombre también induce cambios dinámicos a través de las intervenciones antropogénicas.

La muerte de un árbol es el resultado de interacciones complejas entre múltiples factores. La temperatura, junto con la precipitación determina las distribuciones de los organismos en la Tierra y es utilizada en todas las clasificaciones macroclimáticas, incluso para la denominación de región tropical (Lamprecht 1990). Las temperaturas muy altas o muy bajas constituyen un estrés ambiental para las plantas. En general, las bajas temperaturas,

atenúan la actividad fisiológica, pero si el descenso de temperatura es muy brusco o las temperaturas que se alcanzan son extremadamente bajas en relación con las bajas temperaturas normales para la planta, se producen daños que a veces pueden ser serios o provocar la muerte (Donozo 1981). Los efectos de una alta temperatura o prolongada sequía se observan frecuentemente en una mortalidad elevada de arbolitos colonizadores (Franklin *et al.* 1987).

Los efectos mecánicos y fisiológicos del viento, como factor del medio ambiente (Lamprecht 1990), son similares a los que se producen en las latitudes templadas, aunque no existe comparación con la extrema violencia de los ciclones, los tifones y los huracanes tropicales, capaces de llegar a destrozar selvas vírgenes enteras. En forma continua, el viento se convierte en factor decisivo para la estructura y composición de los bosques naturales. El viento es uno de los principales factores que causan el desarraigado o desraizado de árboles, el cual es notable en casi todas las áreas arboladas y proporciona un eslabón del proceso importante entre la biosfera, pedósfera y atmósfera. Se ha sugerido que las esperanzas de vida de los árboles disminuyen con su proximidad a la cima, debido al estrés por el viento que incrementa su tasa de producción. También se informa de más daño por la tormenta a los árboles en cimas que en valles (Herwitz y Young 1994). Según Schaeztl *et al.* (1989), los factores que afectan la probabilidad y frecuencia del desarraigado de árboles son: fuerza del viento, por raíces poco profundas, exposición topográfica, árboles creciendo en suelos orgánicos húmedos, agentes patógenos, forma del árbol y su tamaño, débiles condiciones del árbol, por prácticas que producen heridas, y/o la baja cohesión de la tierra.

La humedad del suelo tiene vital importancia para las plantas, la competencia por agua se hace cada vez más fuerte a medida que la regeneración o la plantación crece afectando a gran parte de las funciones de la planta (crecimiento, reproducción), por otro lado también la presencia de capas freáticas altas puede provocar falta de aireación adecuada en el suelo y producir similares efectos, además de influir profundamente en el desarrollo de la raíz (Weaver y Clements 1944, Donozo 1981, Clarke 1958).

La perturbación ENOS (El Niño y la Oscilación del Sur), se manifiesta en sus efectos a través de la sequía y conllevan incendios devastadores aun en bosques lluviosos del trópico. En un estudio de la estructura de la vegetación y composición de especies en la isla de barro Colorado, se observa que la disminución de algunas especies se debería a la

gran intensidad de la estación seca de 1982-1983 que estuvo asociada con el fenómeno del Niño, además de que el mismo fenómeno hubiera causado aumentos en la mortalidad de árboles en bosques naturales de la zona del Canal de Panamá (Foster y Hubbell 1990).

Otro estudio de tres años mediante censos mensuales de 28 hectáreas de bosque, estudió la caída de árboles, su frecuencia, cronología y consecuencias en la isla de Barro Colorado, Panamá (Brokaw 1990), llegando a las conclusiones siguientes: que las lluvias fuertes con ráfagas de viento, probablemente constituyen el efecto más importante sobre la estabilidad de los árboles y ayudan a producir la máxima caída de árboles a mediados de la estación lluviosa. La caída mensual de árboles se correlacionó positivamente tanto con la precipitación ($r=0.47$, $p<0.02$), como con el porcentaje medio mensual de humedad del suelo ($r=0.43$, $p<0.05$). Treinta y seis de los claros formados aparecieron por rotura de los árboles, mientras que 16 se formaron por desarraigo.

Las interacciones entre las especies pueden tener efectos como la competencia, que también es otro factor influyente en la mortalidad natural. La competencia por recursos (luz, nutrientes y agua, suelo) ocurre cuando varios organismos de una o más especies utilizan el mismo recurso que es escaso y puede conducir a una reducción del crecimiento y/o la reproducción, y de la supervivencia de los individuos que compiten (Krebs 1985, Begon *et al.* 1986). En los bosques húmedos tropicales, la competencia más común es por el recurso luz, es así que las medidas de competencia pueden ser realizadas por medio de escalas que estiman la cantidad de luz que recibe la copa del individuo (Synnott 1979).

En estudios de bosques tropicales no intervenidos o manejados, se ha comprobado que existe una significativa asociación entre la mortalidad y las variables de exposición a la luz y forma de la copa del árbol muerto (Swaine *et al.* 1987, Camacho y Finegan 1997). En este sentido, se ha sugerido que la mortalidad tiene una correlación negativa con la proporción del crecimiento, iluminación y forma de la copa (Lieberman *et al.* 1985, Camacho y Finegan 1997, Putz y Milton 1990, Brokaw 1990). Sin embargo, es difícil explicar hasta dónde las diferencias específicas entre especies en las tasas de mortalidad son atributos generales de la biología de las especies, o están impuestas sobre una población dada por el ambiente.

Una revisión de estudios de la dinámica de bosques tropicales primarios naturales señala que el riesgo de mortalidad es independiente de la edad después que el árbol ha alcanzado los 10 cm y no difiere en relación al tamaño del árbol (Swaine *et al.* 1987). En un estudio

realizado en 50 ha en Isla Barro Colorado en Panamá, Condit *et al.* (1995) estimaron la tasa de mortalidad durante dos intervalos (1982-1985 y 1985-1990), para 205 especies cuyos individuos fueron clasificados en dos clases del tamaño (dap entre 1 a 10 cm y $\text{dap} \geq 10$ cm), siendo la estación seca severa de 1983 el enfoque del estudio. Los brinzales tuvieron una tasa de mortalidad más alta que los árboles durante ambos intervalos del censo.

Clark y Clark (1992), en un estudio realizado en la Estación La Selva, Costa Rica, para seis especies y clase de tamaño durante seis años, encontraron mayores tasas de mortalidad en los brinzales más pequeños (< 1 cm de diámetro), siendo las tasas de mortalidad menores en las clases de tamaño juveniles.

Los efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural también tienen efecto sobre las tasas de mortalidad en bosques manejados, como ya se mencionó en el acápite 2.2.4.

La mortalidad regular asignada o su causa predecible (ver acápite 2.4) puede ser atribuida a los siguientes principales factores: sombreado, infección de hongos (tallo o rama), insectos, virus, daños en aprovechamiento y por cambios en la exposición a la luz (claros) (Oliver y Larson 1990). Para bosques tropicales en Centroamérica, en general no se reportan como causales de mortalidad a alguna plaga o enfermedad en particular, podría deberse a la diversidad de especies que reduce su evolución.

2.4 Evaluando la mortalidad

La tasa de mortalidad es la proporción a la cual mueren los árboles y es expresada generalmente como porcentaje por año (Alder 1995). Se distinguen tipos de mortalidad: regular y catastrófica: a) la mortalidad regular puede ser asignada a una causa predecible tal como posición, densidad del rodal, tamaño de árbol y daños al fuste, b) la mortalidad catastrófica es generalmente asociada con frecuencia y eventos anormales tal como huracanes o raros fuegos intensos. (Vanclay 1994). La mortalidad regular es predecible por encima de largos períodos de tiempo, pero puede ser episódica en cualquier año. En este documento se evalúa la mortalidad regular.

2.4.1 Evaluaciones cualitativas

Durante las mediciones sucesivas en parcelas de muestreo permanentes es necesario inspeccionar cada árbol numerado que aparece muerto y registrar mediante códigos, la causa aparente de su muerte.

Entre las diferentes operaciones de manejo del bosque, el aprovechamiento y los tratamientos pueden producir muertes considerables de individuos post-aprovechamiento, por ejemplo si se producen daños severos en la copa o fustes de árboles vecinos que posteriormente pueden morir. La estimación de dichos daños también es objeto de estudio y se debe cuantificar el número de individuos muertos por causa de dichas operaciones. Estudios realizados en bosques tropicales húmedos (Jonkers 1987, Synnott 1979, Uhl y Vieira 1989, Splitter 1995) evaluaron daños por el aprovechamiento mejorado en árboles remanentes y observaron que las mayores proporciones se dan en la copa y fuste, haciendo especial énfasis a especies remanentes y árboles portagranos.

También se debe observar cuál es la clase diamétrica mas afectada, por razones de recuperación y manejo silvicultural del área. Según Crome *et al.* (1992), las clases diamétricas menores son los que sufren los mayores porcentajes de pérdidas accidentales.

2.4.2 Evaluaciones cuantitativas

Los cuadros estadísticos de esperanza de vida son un formato conveniente para describir la mortalidad proyectada de una población, siendo posible calcular cuánto se espera que vivan los organismos de una misma edad. El método es más aplicado a la vida humana, porque es un índice de la mortalidad de una población por edades, es decir, una estructura de edades bajo el supuesto de que la población es estable (Krebs 1985). La dificultad en los bosques tropicales para determinar la edad de los individuos complica la aplicabilidad del método.

Se han elaborado modelos matemáticos para probar ciertas hipótesis acerca de lo que ocurre cuando dos especies comparten un mismo hábitat. Uno de los modelos son las llamadas ecuaciones de Lotka-Volterra, para situaciones no predatorias que entrañan la competencia por alimento o espacio, donde la competencia se describe basada en la curva logística. Su aplicabilidad resulta limitada, porque se pierden aspectos importantes del

reclutamiento y la mortalidad que se funden en una constante (Krebs 1985, Finegan 1997a).

Otro método para monitorear y examinar los cambios en los patrones de mortalidad con la edad o un periodo, lo constituye el uso de las tabla de vida, las cuales permiten, de manera realista, entender la población actual de las especies de interés y predecir la población futura. (Begon *et al.* 1986). Las curvas de supervivencia que se producen de dicha tabla pueden ser representadas por gráficas semilogarítmicas, que normalmente presentan un ajuste aceptable a modelos exponenciales negativos. En la clasificación de curvas de supervivencia se reconocen tres clases: curva convexa, recta semilogarítmica y curva cóncava. Los cohortes de plántulas de árboles forestales pueden ser representados en una curva tipo III, donde la tasa de mortalidad juvenil es alta y a una curva tipo II cuando las plantas se consideran establecidas (Krebs 1985, Begon *et al.* 1986, Barbour *et al.* 1987).

Las curvas de supervivencia pueden ajustarse bien a determinadas etapas del ciclo de vida de una especie, pero raras veces al ciclo de vida entero (Finegan 1997). Cualquier estudio ecológico que incluya información sobre fecundidad (nacimiento) constituye una efectiva forma de organizar los datos demográficos para entender, monitorear y examinar los patrones cambiantes de mortalidad con la edad o periodos de tiempo (Krebs 1985).

Al proceso de mortalidad natural dentro de una población coetánea, si su causa fundamental es la competencia, se le denomina "autoraleo", representada por una curva de biomasa promedio por planta respecto a la densidad. La generalidad de la pendiente se la conoce con el nombre de ley de la potencia de -1.5 significando una estrecha relación entre mortalidad y densidad (Begon *et al.* 1986).

En general, se observa que en estudios sobre la dinámica de bosques intervenidos o no, al referirse a estudios del comportamiento del número de individuos presentes en una población (brinzales, latizales y fustales), se analizan resultados de tasas de mortalidad y reclutamiento comparando resultados de parcelas testigos con las tratadas, con el propósito de determinar cómo las perturbaciones antropogénicas o de eventos naturales influenciaron en la abundancia de individuos (Pinelo 1997, Beek y Saenz 1992, Durrieu 1994, Swaine *et al.* 1987, Lieberman *et al.* 1985, de Graaf 1986, Sheil *et al.* 1995).

El modelo de simulación para el manejo de los bosques tropicales naturales SIRENA II, desarrollado por Alder (1997), se determinan tasas anuales de mortalidad por grupos de

especies, sin embargo, también utiliza una función lineal aplicada al área basal, que condiciona la mortalidad de los grupos de especies individuales y a la del rodal.

Diversos autores han determinado ecuaciones para estimar la tasa de mortalidad natural de una población. A continuación se presentan algunos ejemplos.

- ❖ Ecuación algebraica (Primack *et al.* 1985):

$$N_1 = N_0 (1-m)^t \quad (1)$$

Donde:

N_0 y N_1 : = número de la población al principio y al final de la medición

t = intervalo de tiempo t .

Desarrollando la ecuación 1 se tiene la ecuación (2):

$$m = 1 - (1 - (N_0 - N_1)/N_0)^{1/t} \quad (2)$$

- ❖ Ecuación logarítmica (Hall y Bawa 1993):

$$M (\%) = 100 \{ \ln [N / (N - m)] / t \} \quad (3)$$

Donde:

M = Tasa de mortalidad anual (%)

\ln = Logaritmo natural

N = Número de árboles registrados en la primera medición

m = Número de individuos muertos registrados entre la primera y última medición.

t = Intervalo de tiempo entre la primera y última medición, expresado en años.

- ❖ Ecuación logarítmica de Lieberman y Lieberman (1987)

$$dN/dt = - \lambda N \quad (4)$$

de donde se tiene que:

$$M (\%) = 100 (\log_e N_i - \log_e N_f) / t. \quad (5)$$

Donde:

N_i = número inicial de árboles

N_f = número final de árboles (sin incluir reclutas)

t = tiempo.

Sheil *et al.* (1995) y Sheil y May (1996), recomiendan que se utilice la ecuación (2), para estudios de ecología de plantas, cuando las tasas de mortalidad no sean altas.

El tiempo de vida media, o tiempo necesario para que muera un 50% de los individuos del cohorte presentes en un momento determinado, a partir del cual se pueden hacer proyecciones de la longevidad potencial de los árboles, parte de la ecuación 6 (Lieberman y Lieberman 1987):

$$\text{Log}_e N_t = \text{log}_e N_0 - m \times t \quad (6)$$

Donde:

N_0 = número inicial de individuos

N_t = número de supervivientes después de un tiempo t

m = tasa de mortalidad, poniendo $N_t = N_0/2$

t = tiempo

3 MATERIALES Y METODOS

3.1 Descripción de sitios

3.1.1 Sitio Clave Los Laureles de Corinto

La Finca Los Laureles de Corinto forma parte de la Red Neotropical de Sitios de Investigación Forestal a Largo Plazo, de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN) del CATIE. En esta área se realizan investigaciones relacionadas con alternativas de manejo forestal, además de utilizarse con fines de enseñanza y capacitación (Louman 1998).

Se encuentra ubicada en el distrito Guápiles, cantón Pococí, provincia de Limón, Costa Rica, al pie de la vertiente norteña de la Cordillera Volcánica Central. Geográficamente, se localiza entre las coordenadas 10° 13' Latitud Norte y 83° 53' Longitud Oeste, aproximadamente a unos 12 km de la ciudad de Guápiles.

De acuerdo a la clasificación de Holdridge (1982), la zona de estudio pertenece al bosque muy húmedo tropical (bmh-T). La precipitación y temperatura promedios se encuentran en 4 000 mm y 23 °C respectivamente, no se presenta déficit de humedad en ninguna época del año (Sabogal *et al.* 1991, CATIE 1996).

La topografía varía de plana a accidentada, con pendientes que oscilan entre 0 a 40° (próximo a 90%), donde las pendientes mayores a 30° se presentan solo en laderas cortas. La altitud fluctúa entre 235 y 345 msnm. Los suelos son de origen volcánico (Inceptisoles), ácidos (pH 5.2 y 5.4), con altos niveles de aluminio y bajo niveles de fósforo (1-3 ppm.). De acuerdo a la metodología del Centro Científico Tropical, el área de bosque primario en estudio pertenece a la clase VIII de producción forestal intensiva (Sabogal *et al.* 1991, CATIE 1996).

Antes del aprovechamiento mejorado, el bosque se encontraba aun en estado primario puesto que no fue explotado comercialmente, aunque en áreas reducidas de la finca fueron extraídos algunos árboles de manú (*Minquartia guianensis*) para uso local.

Según B. Finegan (comunicación personal) y como se demostrará posteriormente, este bosque se encuentra dominado por *Pentaclethra macroleoba* en asociación con *Micropholis crotonoides*. En sitios de pie de monte aparece *Carapa guianensis*, como otra especie

importante. Debido a ello, este bosque se denominará en adelante **Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis***.

3.1.2 Sitio Clave Guabito

El área de investigación se encuentra en una finca privada de producción agrícola forestal, en la cual CATIE inició actividades de investigación a principios de la década del noventa. Se encuentra ubicado en Panamá, en la provincia nor-occidental de Bocas del Toro, a una altitud por debajo de los 30 msnm. Geográficamente, se localiza entre las coordenadas 9° 29' Latitud Norte y 82° 40' Longitud Oeste, próximo a 5 km de la población fronteriza Guabito. Esta región mantiene los últimos bosques remanentes de la región productiva de Panamá que ha sido convertido para la producción bananera y pecuaria principalmente, de allí resalta la importancia de estudios en dicha región. (Kapp *et al.* 1991).

La finca posee una superficie de 85 hectáreas, de las cuales alrededor de 31 ha corresponden al bosque para manejo forestal y 9 ha son de bosque intervenido. El bosque destinado al manejo forestal cumple funciones de producción forestal, investigación y demostración.

El clima es húmedo tropical con precipitaciones cercanas a 2 500 mm y una temperatura promedio de 26-27 °C. De acuerdo al estudio realizado por Kremkau (1991), los suelos en la finca presentan un mal drenaje y son poco apropiados para agricultura mecanizada.

La topografía es casi plana en el lugar del estudio y, debido a las lluvias frecuentes y problemas de drenaje, los terrenos se mantienen inundados considerables periodos de tiempo en la región, lo que ha permitido en el bosque la ocupación parcialmente dominante de *Raphia taedigera* (Palmae), característica que lo distingue de otros bosques inundables de la vertiente atlántica de América Central. Sin embargo, la dominancia por *Carapa guianensis*, *Pterocarpus officinalis* y *Pentaclethra macroloba* es típica para sitios pantanosos de esta región, desde el este de Panamá hasta el norte de Nicaragua (Webb y Peralta 1998), por lo que el sitio se denominará en adelante **Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra***.

3.2 Diseño del experimento

3.2.1 Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*

El área experimental fue implementada a partir de 1985, en un área de bosque primario no explotado (aunque con extracciones en la parte baja del área de árboles de *Minquartia guianensis*. Durante el año 1988, 1989 y 1990 se instalaron las nueve parcelas permanentes de medición (PPM). En el año 1991 se elaboró el plan de manejo del área, donde se definieron los objetivos del aprovechamiento comercial y el tratamiento silvicultural.

El aprovechamiento se realizó el año 1992 e incluyó seis parcelas permanentes, dejando tres como control. En el año 1996 se ejecutó un tratamiento silvicultural en tres de las parcelas aprovechadas. Como actividad previa a la aplicación del tratamiento, se ejecutó un muestro diagnóstico, de remanencia y silvicultural, que determinó la prescripción de un tratamiento de saneamiento (entresaca), el cual incluyó una liberación dirigida (Sabogal *et al.* 1991, Quirós 1998b, Louman 1998).

Cada parcela permanente fue instalada siguiendo las recomendaciones de Alder y Synnott (1992), de manera que cada una de ellas comprende un área de 3.24 ha (180 x 180 m), que incluye un área efectiva de medición de 1 ha (100 x 100) y un área de amortiguamiento de 40 m de ancho. En el Anexo 1 se muestra un plano del sitio.

La descripción de los tratamientos se presenta a continuación:

- ❖ Control (parcelas 2, 7 y 8): en estas parcelas no se realizó actividad alguna de aprovechamiento ni de tratamiento silvicultural, manteniendo el bosque sus condiciones naturales (no ingresan al análisis estadístico).
- ❖ Aprovechamiento (parcelas 5, 6 y 9): en 1992 se realizó un aprovechamiento de madera rolliza, técnicamente planificado (aprovechamiento mejorado), mediante censo comercial, mapeo de árboles, corta dirigida, arrastre con tractor de orugas y con "wincheo", reduciendo daños a la vegetación remanente y al suelo (Carrera 1993). Se extrajeron 6 árboles ha⁻¹ de especies comerciales en promedio, con un volumen promedio de 19,0 m³ha⁻¹ (CATIE 1994).
- ❖ Aprovechamiento y tratamiento silvícola (parcelas 1, 3 y 4): en 1992 se realizó un aprovechamiento similar al anterior y en 1996 se aplicó un tratamiento

denominado "entresaca de saneamiento y liberación". El saneamiento consistió en eliminar todos los individuos con deformaciones y/o malas condiciones fitosanitarias que competían con árboles de futura cosecha, principalmente árboles dominantes y codominantes. El tratamiento se concentró en los individuos de *Pentaclethra macroloba* con diámetro ≥ 50 cm y de dichas características. La liberación consistió en la eliminación, por anillamiento y perforación con motosierra, de individuos de especies no comerciales de todas las clases diamétricas a partir de 10 cm de dap y de otros individuos de la especie *Pentaclethra macroloba* entre 10 y 40 cm de dap (Quirós 1998b).

3.2.2 Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*

El año 1989, el Proyecto CATIE/GTZ seleccionó la Finca del Sr. Juventino Sánchez para llevar a cabo un experimento de manejo sostenido de bosquetes dentro de la economía de una finca. Se realizó un preinventario forestal en el año 1990 para conocer la composición florística del bosque y determinar el área mínima de parcelas del inventario. Según los criterios de las condiciones del propietario y de los resultados del preinventario, se establecieron ocho parcelas de inventario, de 80 x 80 m, contiguas cada dos, con una zona de amortiguamiento de 25 m de ancho, las que posteriormente quedarían como parcelas permanentes de medición. En el Anexo 2 se muestra un plano del sitio.

Al haberse encontrado diferencias en las varianzas de la población de especies más abundantes bosque (Kapp *et al.* 1991, Kremkau 1991), el diseño que se siguió para el establecimiento de las parcelas fue el de bloques completos al azar, donde las parcelas en cada bloque fueron distribuidas al azar. Este diseño fue cambiando paulatinamente por las restricciones en mano de obra para ejecutar las actividades planificadas como por el tamaño del bosque (Kapp *et al.* 1991, Kremkau 1991).

El inventario y planificación del aprovechamiento en 1991 determinó un ciclo de corta de 30 años, con un aprovechamiento anual de una superficie de 1,04 ha. Se planificó ejecutar el aprovechamiento en una parcela y mantener como control a la parcela adyacente; sin embargo, de acuerdo a las necesidades del propietario, en 1992 se realizó el aprovechamiento en dos parcelas control (ver plano del sitio en el anexo 2).

Siguiendo los criterios para el establecimiento de un diseño de bloques completos al azar, Gómez y Gómez (1984) y Martínez (1988), recomiendan que cada uno de ellos contenga

todos los tratamientos en estudio y que en caso de detectarse una gradiente, los bloques se dispongan perpendicularmente a dicha gradiente. En este sentido, el aprovechamiento de 1991 debió haberse efectuado en todos los bloques y estos deberían estar ubicados de manera perpendicular a la gradiente de vegetación encontrada, lo cual no es el caso en este bosque.

Por otra parte, es posible que el tamaño de las parcelas no fuera el adecuado. Diversos autores (Alder y Synnott 1992, CATIE, en prensa), recomienda la instalación de parcelas con áreas efectivas de medición de 100 x 100 y zonas amortiguadoras independientes, para caracterizar la variabilidad de los diferentes parámetros del rodal, absorber la variabilidad debida a los claros y reducir el efecto de borde). Si bien otros autores también recomiendan superficies menores como de 50 x 50 m (Hutchinson 1993), es evidente que la influencia de la caída de árboles de gran tamaño es significativa en el área de estudio, tanto por el tamaño de la superficie afectada como por el efecto directo e indirecto sobre la parcela adyacente.

Bajo estas consideraciones, para el presente estudio se evaluarán seis de las ocho parcelas instaladas, considerando el diseño como completamente aleatorizado, con dos tratamientos y tres repeticiones por tratamiento. Se analizarán los registros bajo criterios que asuman los diferentes periodos de intervención, así como tomando en cuenta la gradiente de humedad existente. Finalmente, los resultados permitirán tomar una decisión definitiva al respecto.

A continuación, se presenta una descripción de los tratamientos en este bosque.

- ❖ Control (parcelas E,G y H): área sin actividad de aprovechamiento, el bosque se mantiene en sus condiciones naturales.
- ❖ Aprovechamiento (parcelas A, B y C): aprovechamiento de madera rolliza, durante los años 1991 y 1992, con aserrío de árboles en el sitio y extracción del producto por cable. Se realizó un inventario forestal y el corte de lianas tres meses antes del aprovechamiento. El daño al suelo fue mínimo y se evaluó el daño a la masa remanente (Kremkau 1991).

La parcela "D" fue excluida del análisis porque era la única parcela con un tratamiento de liberación y sin replicación. La parcela "F" fue excluida debido a que fue aprovechada tres

años después de la primera parcela y no podría ser incluida en el análisis de 1990-93. Sin embargo, estas parcelas fueron utilizadas para dar información general del sitio.

3.3 Variables de respuesta

La metodología de campo empleada fue común para ambos sitios de investigación, excepto en lo que respecta a la clasificación de drenaje aplicable para el sitio de tierra inundable y de pendientes y posición para el sitio de suelos bien drenados. Con el fin de alcanzar los objetivos planteados, el estudio abarcó dos períodos de observación, el estudio a mediano plazo que consideró los registros de una base de datos de 10 años y el estudio a corto plazo o intensivo, en el que se realizaron observaciones de campo mensuales, durante un año, para profundizar en el análisis de causas o factores influyentes en la mortalidad.

La fuente principal de datos de registros históricos en cada una de las parcelas proviene del proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (en adelante llamado SBN), así como la de los registros de campo de los árboles muertos y de reclutamiento en el presente año.

En primera instancia se evaluó la composición florística de cada tratamiento por sitio de investigación, partiendo del número de árboles y área basal de la población por periodos y según su valor comercial.

Se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI), con base en la fórmula empleada por Curtis y McIntosh (1950), con el propósito de identificar las 10 especies más abundantes por tratamientos y hacer las comparaciones con otras poblaciones:

$$\text{IVI especie} = \text{A}\% + \text{D}\% + \text{F}\% \quad (7)$$

donde:

A% = Abundancia relativa de la especie, calculada como $A/N \times 100$, en donde:

A = Número de individuos de la especie

N = Número total de individuos

D% = Dominancia relativa de la especie, calculada como $D/G \times 100$, en donde:

D = Suma de áreas basales de todos los individuos de la especie

G = Suma de áreas basales de todos los individuos

F% = Frecuencia relativa de la especie, calculada como $F/S \times 100$, en donde:

F = Número de subparcelas donde ocurre la especie/ número total de subparcelas

S = Suma de las frecuencias absolutas de todas las especies

Los registros históricos de individuos muertos a partir de 1988 de la base de datos del Proyecto SBN, fueron tabulados a fin de producir la información básica de la cual se derivaron los análisis. La estructura básica para el manejo de información de árboles muertos incluyó: parcela, subparcela, número de árbol, dap (mm), año de medición, exposición de la copa, forma de la copa, presencia de lianas en el fuste y/o la copa, forma de fuste (calidad del fuste), daños por aprovechamiento y/o tratamiento, condición del individuo, reclutas vivos, reclutas muertos y población inicial.

Mediante parámetros de estadística descriptiva, se realizó un análisis inicial del área basal y el número total de individuos por tratamientos y durante todo el periodo de evaluación. Las comparaciones entre tratamientos y el tiempo fueron realizadas principalmente con estadística paramétrica, siempre que la distribución de los datos fueran normales. El diseño completamente aleatorizado permitió realizar análisis de varianzas y medias con la Prueba de Tukey, a un 95% de confiabilidad.

Para monitorear y examinar los cambios en los patrones de mortalidad en un período, se usaron las tablas de vida, gráficas de curvas de supervivencia e índices de mortalidad y reclutamiento por parcelas, a fin de comprender la dinámica de la población actual y predecir la población futura. Se siguieron las recomendaciones de Begon *et al.* (1986) y Barbour *et al.* (1987) para realizar las comparaciones entre parcelas y tratamientos.

El análisis del patrón de dinámica de una población en el tiempo se realizó mediante la representación acumulativa de la población actual presente (N_t) y los flujos de ganancias (reclutas) o pérdidas (muertos naturales) acumulativas a partir del primer periodo de observación y de la población base (Harper 1977). Para determinar el patrón de la dinámica de la población en el tiempo se siguió la propuesta de Finegan y Guillén (Finegan 1997ba) donde se establecen tres categorías poblacionales: poblaciones decadentes (reclutas < mortalidad), poblaciones estáticas (reclutas = mortalidad) y poblaciones crecientes (reclutas > mortalidad).

Para identificar las causas probables de mortalidad en el estudio a corto plazo se confeccionó preliminarmente una clasificación basada en la condición del individuo muerto al ser evaluado (Synnott 1979, Brokaw 1990, Franklin *et al.* 1987, Putz y Milton 1990, MAG/MIRENEM 1991, Alder y Synnott 1992, Vanclay 1994, Finegan y Camacho 1999) la que se presenta en resultados. Para la recopilación de la información en campo se utilizó el diagrama de la Figura 1.

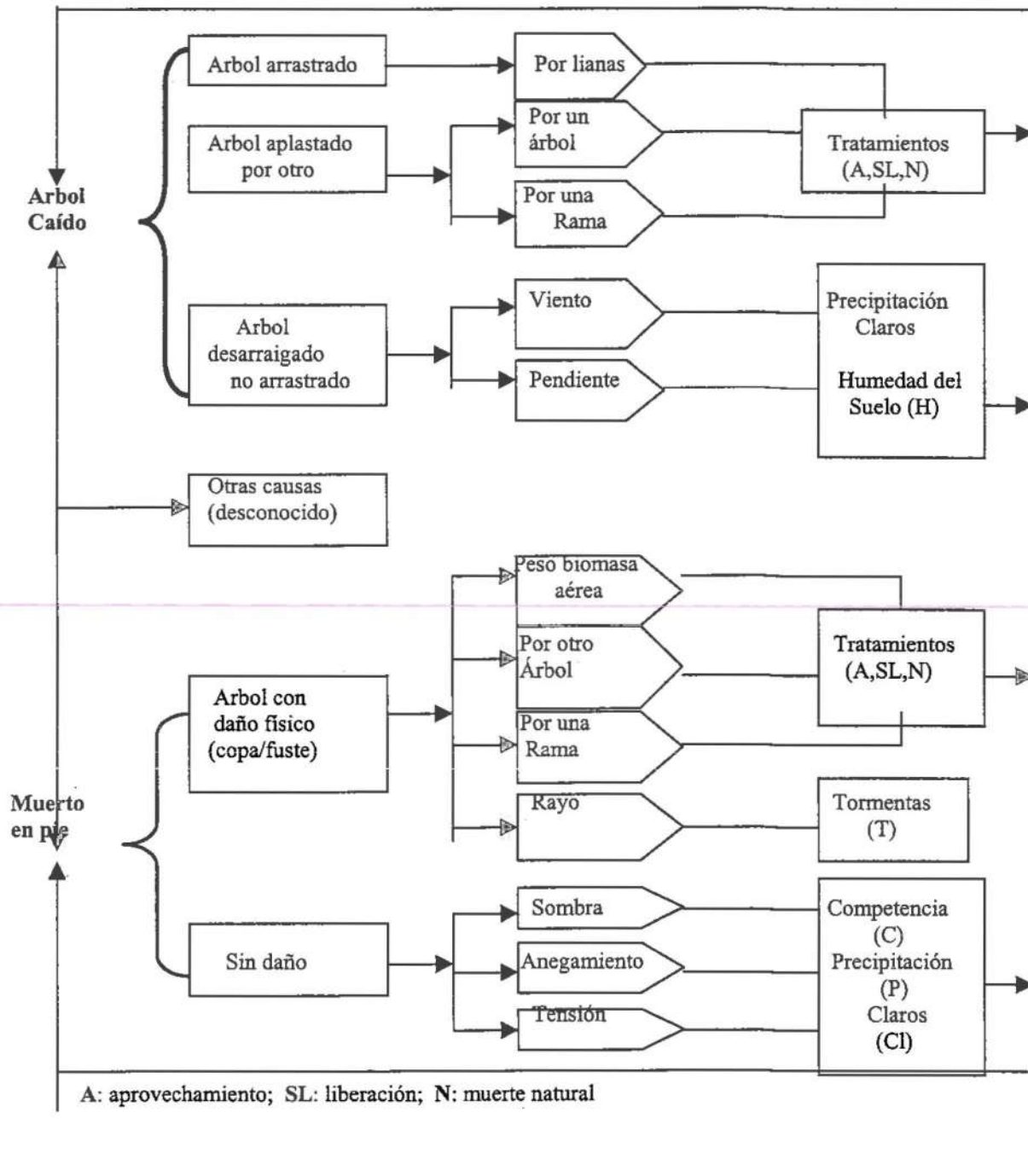
Condición deIndividuos muertosCausas/factores

Figura 1. Categorías de la condición de individuos muertos y selección de posibles causas/factores relacionados, en bosques húmedos tropicales manejados.

El estudio de las tasas de mortalidad natural se basó en las poblaciones iniciales ($dap \geq 10$ cm), y excluyó a los árboles dañados por el aprovechamiento, árboles aprovechados y liberados, árboles con daños por el aprovechamiento y/o liberación y árboles reclutas dentro de los períodos de evaluación.

Los cálculos de las tasas de mortalidad de 1990 a 1993, para el Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, se realizaron sin tomar en cuenta la parcela 6 del tratamiento "aprovechado", la cual se incluye nuevamente a partir del año 1993.

Las fórmulas para el cálculo de la tasa de mortalidad natural corresponden al modelo algebraico de la ecuación (2) y al logarítmico de la ecuación (5).

❖ Ecuación algebraica (Primack *et al.* 1985)

$$m = 1 - (1 - (N_i - N_f) / N_i)^{1/t} \quad (2)$$

❖ Ecuación logarítmica (Lieberman y Lieberman 1987)

$$M (\%) = 100 (\log_e N_i - \log_e N_f) / t. \quad (5)$$

donde:

N_i = población al inicio de la evaluación

N_f = Población al final de la evaluación (deducida de la mortalidad natural)

t = tiempo

M y m = tasa de mortalidad

Los períodos de evaluación se determinaron a intervalos constantes en el tiempo, incorporando grandes sucesos de intervención al bosque, como la ejecución del aprovechamientos y de los tratamientos y períodos sin intervención. Se analizaron períodos de 3 años, tomando en cuenta que la mortalidad no es independiente del tiempo (Sheil y May 1996). La comparación entre tratamientos y períodos de observación se realizó mediante análisis de varianza y pruebas de Tuckey por medio del procedimiento PROC GLM, del programa SAS Institute Inc (1990), acompañadas de pruebas de normalidad para los datos con el PROC UNIVARIATE PLOT NORMAL

Para el análisis de la pendiente como un factor ligado a la mortalidad, se levantó información del porcentaje de pendiente en el terreno, con un clinómetro y brújula, en cada una de las 25 subparcelas por parcela. Con el programa SURFER 6.04 se elaboró un mapa

topográfico del relieve de cada subparcela, y con dicha información se creó un algoritmo para el programa Delphi 6.03, con el que se estimó la pendiente promedio por subparcela.

La posición de la colina fue clasificada como *cima*, *ladera* y *bajo*. Se consideró como cima hasta los 20 m de la parte superior de la colina, bajo hasta los 20 m en la parte baja de la colina y como ladera la posición central o parte media (Delgado *et al.* en prep.).

CUADRO 1. Valores asignados a pendiente y sus definiciones

Valor	Clase	Definición
4	> 60%	Muy Fuerte
3	40 - 60 %	Fuerte
2	20 - 40%	Moderado
1	0 - 20 %	Leve

Fuente: Adaptado de MAG/MIRRENEM (1991)

Se analizó la relación de individuos muertos desraizados de los dos últimos periodos de evaluación con las variables de posición, pendiente y exposición de la ladera. Los análisis se realizaron mediante los procedimientos PROC STEPWISE, PROC GLM y PROC UNIVARIATE PLOT NORMAL del programa SAS, del SAS Institute Inc (1990), y se determinó la variable más significativa en la dirección de caída del árbol.

En la clasificación del drenaje (bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*) se observó y adecuó la metodología propuesta para la determinación de la capacidad de uso de las tierras de Costa Rica (MAG/MIRENEM 1991), al análisis del drenaje en un suelo con cobertura forestal, donde se tiene:

- a) *Drenaje moderadamente lento*: el agua se elimina del suelo con cierta lentitud, de modo que el perfil permanece saturado (humedad excesiva) durante periodos cortos pero apreciables. El nivel freático se encuentra > a 30 cm de profundidad y con moteos después de 30 cm (0 - 30 % inundado).
- b) *Drenaje lento*: el agua se elimina del suelo con lentitud suficiente para mantenerlo saturado durante periodos muy apreciables de tiempo, saturado de 2 a 4 meses al año.

El nivel freático está entre próximo a la superficie y con moteos a menos de 30 cm (30 - 60% inundado).

- c) *Drenaje muy lento*: el agua se elimina tan lento que el suelo permanece saturado por largos períodos de tiempo, de 4 a 6 meses al año. Nivel freático próximo a la superficie y siempre con moteos, usualmente superficiales. (> 60 % inundado)

Para identificar la asociación de las respectivas clasificaciones de los atributos del árbol y variables del sitio con la mortalidad natural, fueron aplicadas pruebas de independencia como la prueba de "Likelihood Ratio" o prueba G^2 , ejecutada por medio del procedimiento PROC FREQ del programa SAS, del SAS Institute Inc (1990).

Se realizó una clasificación de las especies basada en algún grado de perturbación influyente en su mortalidad. Para probar la diferencia de grupos de árboles muertos por perturbación y sin perturbación se consideró las variables incremento diamétrico y diámetro a las que se aplicó un Análisis de Discriminantes y un Análisis Canónico Discriminantes (Procedimientos PROC DISCRIM MANOVA CROSSVALIDATE y PROC CANDISC DISTANCE ANOVA, del programa SAS, del SAS Institute Inc (1990).

Se practicó un análisis de correspondencia múltiple a las variables o atributos que mostraban cierta asociación con la mortalidad e identificadas anteriormente con la prueba de independencia: prueba G^2 . El análisis de correspondencia es un procedimiento gráfico desarrollado para representar asociaciones y relaciones entre las categorías de las distintas variables en una tabla de frecuencias múltiple representada por una tabla bi-dimensional (SAS/STAT 1990, Cajo y Braak 1986). Para el efecto se utilizó el procedimiento PROC CORRESP TAB del programa SAS, del SAS Institute Inc (1990).

4 RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Dinámica y estructura de la poblacional de árboles

4.1.1 Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*

4.1.1.1 Descripción general de la vegetación

Para el estudio se describió la vegetación con el último registro efectuado por la Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN). Para el año 1998, el área bajo manejo forestal y control contaba con un total de 3 995 árboles vivos con $dap \geq 10$ cm, con 249 especies conocidas de 133 géneros y pertenecientes a 57 familias. Estos valores correspondían a un promedio de 103 especies ha^{-1} , en 436 individuos ha^{-1} , con $26.7 m^2 ha^{-1}$ de área basal. El área basal resultó ligeramente menor en comparación al promedio de $30.1 m^2 ha^{-1}$ del bosque primario de La Selva (Lieberman *et al.* 1990), esto debido probablemente a intervenciones históricas del sitio. Respecto al bosque de la Finca La Tirimbina, distante unos 30 km del sitio de estudio, presentó un área basal mayor y un menor número de especies ($21.3 m^2 ha^{-1}$ de área basal y 171 especies ha^{-1} , según Camacho y Finegan 1997). El número de árboles se podría considerar menor a los citados por algunos autores en bosques tropicales, aunque el número de especies es aceptable en comparación al encontrado en bosques típicos húmedos tropicales (Lamprecht 1990).

Según el Cuadro 2, las dos especies comunes que tienen un mayor área basal en los tratamientos "liberado" y "aprovechado" fueron *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae), con un promedio de 44% del total del área basal y *Carapa guianensis* (Meliaceae) con 3.9%. La primera especie presentó un área basal mayor a la encontrada en bosques de la zona norte de Costa Rica (Camacho y Finegan 1997, Webb y Peralta 1998). La segunda especie no se encontraba presente entre las diez más comunes del bosque La Tirimbina, sin embargo su área basal fue menor y también al de un bosque tropical de pantano de la zona atlántica de tierras bajas (Webb y Peralta 1998). El área basal total fue menor (21%) que el tratamiento "control". Las diez especies más comunes representaron alrededor del 60% del área basal total del bosque intervenido. El resto de las especies comprenden el 40% del área basal. En el tratamiento "control", *Pentaclethra macroloba* posee un área basal de 44.7% seguida por *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae) con 4.1% y su total es mayor al de los otros tratamientos.

CUADRO 2. Índice de valor de importancia por tratamientos (dap \geq 10 cm), evaluación de 1998. Bosque *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

Nombre científico	N/ha	G/ha	G(%)	IVI(%)
Liberado				
<i>Pentaclethra maculosa</i>	78.3	8.56	37.1	28
<i>Carapa guianensis</i>	13.7	1.24	5.4	4
<i>Iriartea deltoidea</i>	24.0	0.59	2.5	4
<i>Faramea parvibractea</i>	16.7	0.22	1.0	3
<i>Quararibea parvifolia</i>	15.7	0.25	1.1	2
<i>Socratea exorrhiza</i>	14.3	0.23	1.0	2
<i>Miquartia guianensis</i>	7.3	0.51	2.2	2
<i>Pouteria campechiana</i>	4.7	0.64	2.8	2
<i>Protium panamense</i>	9.7	0.30	1.3	2
<i>Tapirira guianensis</i>	3.0	0.67	2.9	2
10 especies principales	187.3	13.20	57.2	52
Otras 161 especies	212.0	9.88	42.8	48
Total especies	399	23.07	100	100
Aprovechado				
<i>Pentaclethra maculosa</i>	116.0	12.55	50.7	39
<i>Iriartea deltoidea</i>	22.0	0.52	2.1	4
<i>Socratea exorrhiza</i>	20.3	0.33	1.3	3
<i>Protium pittieri</i>	15.7	0.50	2.0	3
<i>Carapa guianensis</i>	9.7	0.63	2.5	2
<i>Cecropia insignis</i>	16.0	0.22	0.9	2
<i>Quararibea parvifolia</i>	14.7	0.20	0.8	2
<i>Colubrina spinosa</i>	13.7	0.24	1.0	2
<i>Brosimum guianense</i>	9.7	0.31	1.3	2
<i>Micropholis crotonoides</i>	2.7	0.66	2.7	2
10 especies principales	240.3	16.14	65.2	60
Otras 140 especies	194.3	8.61	34.8	40
Total especies	435	24.75	100	100
Control				
<i>Pentaclethra maculosa</i>	131.3	13.47	44.7	36
<i>Socratea exorrhiza</i>	28.0	0.42	1.4	4
<i>Maranthes panamensis</i>	10.0	1.02	3.4	3
<i>Iriartea deltoidea</i>	19.3	0.40	1.3	3
<i>Protium pittieri</i>	17.7	0.47	1.5	3
<i>Brosimum guianense</i>	14.7	0.63	2.1	3
<i>Tapirira guianensis</i>	4.0	1.25	4.1	2
<i>Micropholis crotonoides</i>	4.3	0.98	3.2	2
<i>Virola sebifera</i>	10.0	0.44	1.5	2
<i>Brosimum lactescens</i>	6.0	0.67	2.2	2
10 especies principales	245.3	19.74	65.5	59
Otras 162 especies	226.0	10.42	34.5	41
Total	471	30.16	100	100

N/ha: Abundancia absoluta, G/ha : dominancia absoluta, G(%): dominancia relativa

4.1.1.2 Abundancia y área basal

La dinámica de la abundancia y del área basal han sido analizadas para diferentes años: durante el aprovechamiento en 1992 para ambos tratamientos, post aprovechamiento y el tratamiento silvicultural en 1996 (no se incluye 1999 por falta de información).

A los datos de área basal del Cuadro 3 (excepto el tratamiento "control") se aplicó un ANDEVA y se encontró que existe al menos un efecto del tiempo ($P < 0.0035$) en el comportamiento de este parámetro pero no de los tratamientos ($P < 0.5022$). La prueba de Tukey indicó que existen diferencias significativas entre los años 1990 y 1993, así como entre el año 1990 y el año 1998.

CUADRO 3. Promedios (1.0 ha) de número de árboles y área basal por hectárea (con intervalo de confianza), para cuatro años de medición. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

Tratamientos	Periodos de intervención y no-intervención			
	1990	1993	1996	1998
Tratamiento "liberado"				
N total	457 (± 214)	408 (± 51)	412 (± 28)	399 (± 12)
N comercial	186	158	158	139
G total	28.0 (± 3.2)	25.4 (± 3.3)	26.3 (± 3.5)	23.1 (± 1.7)
G comercial	18.2	16.6	16.8	13.7
Tratamiento "aprovechado"				
N total	417 ()*	404 (± 73)	421 (± 64)	435 (± 81)
N comercial	145	162	157	159
G total	25,7 () *	23.9 (± 1.3)	24.5 (± 0.2)	24.7 (± 0.4)
G comercial	12.5	15.6	15.7	15.5
Tratamiento "control"				
N total	471 (± 24)	469 (± 109)	474 (± 100)	471 (± 96)
N comercial	181	179	180	180
G total	27.7 (± 1.8)	29.0 (± 1.9)	30.2 (± 1.4)	30.1 (± 1.6)
G comercial	15.9	16.7	17.5	17.8

* No incluye valores de IC porque son resultados promedios de dos parcelas

La causa para la primer diferencia se debe al aprovechamiento realizado el año 1992, el cual reduce el área basal anterior del tratamiento "liberado" en 9.7% y del tratamiento "aprovechado" en 11.1%. También se debe considerar que el impacto del aprovechamiento provocó daños en la vegetación remanente y el área basal en un 2.8% y 2.2% en dichos tratamientos, respectivamente. La diferencia entre los años 1990 y 1998 se presentó en el tratamiento "liberado", puesto que allí se produjo el tratamiento de liberación (anillamiento) en 1996, reduciendo el área basal en 5.7% en el año 1997 y 11.2% el año 1998 (Cuadro 3). Para interpretar estas diferencias se elaboró la Fig. 2, la cual presenta las áreas basales por parcelas desde los años iniciales de establecimiento.

En la Fig. 2 se observa que entre las primeras evaluaciones en 1988, las áreas basales se encontraban en general en un proceso de lento crecimiento y que a partir del año del aprovechamiento en 1992, el crecimiento fue menor y negativo para luego empezar a recuperarse a los dos años siguientes. En otras palabras, antes del tratamiento de "liberación", el bosque se encontraba en proceso de crecimiento y recuperación (cicatrización) del impacto producido por el aprovechamiento, y es por ello que no se encuentran diferencias significativas entre el año 1990 y 1996. Los datos sugieren que la aplicación del tratamiento silvicultural fue realizada en el momento oportuno, es decir cuando las diferencias de crecimiento en el área basal ya no eran significativas, probablemente debido a que la competencia se estaba reiniciando.

Esto concuerda con la planeación y recomendación de algunos autores (de Graaf 1986, Jonkers 1987, Quirós y Finegan 1994), en el sentido de realizar la aplicación de tratamientos silviculturales en bosques tropicales cada tres, cuatro, ocho y hasta 16 años incluso, dependiendo del tipo de bosque y sistema silvicultural, cuando se trata especialmente de asegurar el establecimiento de la regeneración e inducir un mayor crecimiento.

Se determinó que la reducción del área basal debido al aprovechamiento no fue homogénea en todas las parcelas (Fig. 2) y esto es evidente en la parcela 3 del tratamiento "liberado", donde se extrajo un 200% más que en las parcelas restantes. En la parcela 9 del tratamiento "aprovechado" solo se extrajo un árbol y sin embargo, tuvo una mayor reducción de área basal con relación al resto de parcelas de este tratamiento, probablemente por algún disturbio natural (vientos tipo ciclón se presentan aisladamente en el área).

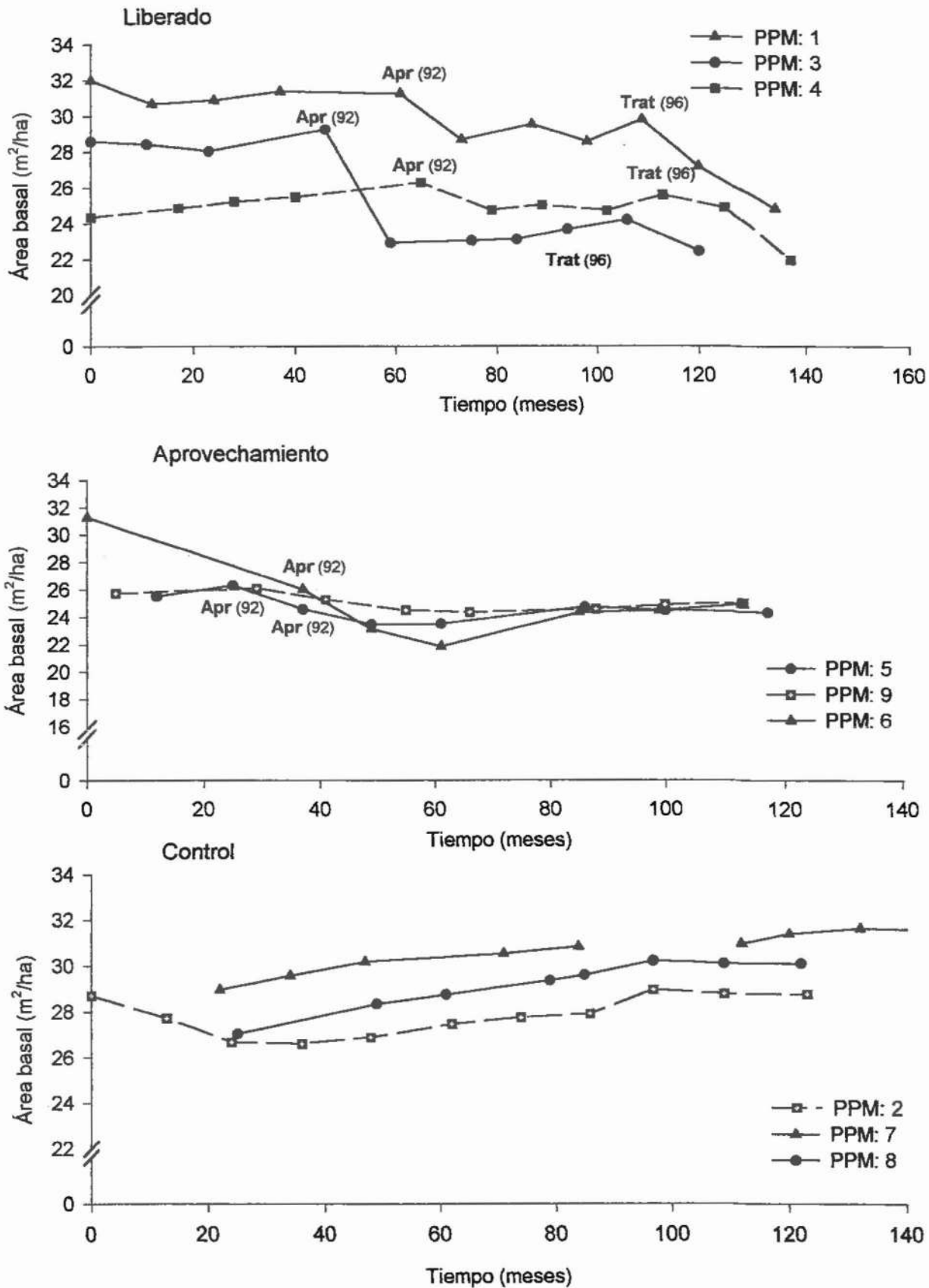


Figura 2. Dinámica histórica del área basal por parcelas y tratamientos. Apr () = año del aprovechamiento; Trat () = año del tratamiento. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

En general, en el tratamiento "control" se observó que el área basal estuvo en aumento en todo el periodo, aun cuando en la parcela 2 se apreció una reducción en el periodo inicial, debido a la muerte de algunos árboles de grandes diámetros, en los años 1989 y 1990, probablemente debido a algún fenómeno natural localizado en el área. Esta tendencia se observó también en las parcelas 1, 3 y 6, lo que sugiere que el área basal en bosques naturales no siempre es estable y se encuentran variaciones aún en períodos largos y en áreas pequeñas (Lieberman *et al.* 1985 y 1990). Finalmente, la Fig. 2 muestra que el comportamiento del tratamiento "liberado" fue más irregular por el efecto del tratamiento y que para 1998 el área basal se encontraba aun más reducida que después del aprovechamiento, por lo que posiblemente se espere que la recuperación del bosque no sea tan inmediata como la ocurrida después del aprovechamiento.

En resumen, se puede suponer que en el tratamiento "liberado" existe una tendencia del área basal de continuar decreciendo, mientras que en el tratamiento "aprovechado" la tendencia es a mantenerse constante o con un reducido incremento. Se aprecia que el área basal reducida en ambos tratamientos fue menor respecto al 35% sugerida por Dawkins (1958) para bosques tropicales.

Siguiendo las recomendaciones de Jonkers y Hendrison (1987), es importante continuar con este monitoreo en el tiempo, para determinar cuando el crecimiento del área basal está siendo afectado por la competencia, momento en el cual se deberá planificar una nueva intervención silvicultural.

En cuanto al número de árboles presentes en los diferentes periodos de evaluación, un ANDEVA practicado a la variable número de árboles ($dap \geq 10$ cm) por parcelas y en los diferentes periodos, no demostró efectos ni de los tratamientos ni los periodos de observación. Sin embargo, como se aprecia en el Cuadro 3, el número de árboles se redujo en el tratamiento "liberado", hasta en un 12.7% de 1990 a 1998. En el tratamiento "aprovechado", el número de individuos fue aumentando luego de que disminuyó el impacto del aprovechamiento (1996), llegando a incrementarse hasta en un 4.1% de 1990 a 1998. Finalmente, el tratamiento "control" tuvo algunas variaciones entre los periodos, sin embargo hacia el año 1998 y 1999 mostró el mismo número de individuos que en 1990. Se hace notar que un estudio en el área evaluó los cambios en el bosque en 1993 y reportó para entonces un mayor número de individuos comerciales que el actual (Carrera 1993).

Probablemente esto se debió porque el tratamiento de liberación incluyó la eliminación de la especie comercial dominante (*Pentaclethra macroloba*).

4.1.2 Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*

4.1.2.1 Descripción general de la vegetación

El número total de registros de individuos considerados en los análisis, en el periodo 1990 a 1999, fue de 1742 árboles con $dap \geq 10$ cm (sin excluir parcelas D y F), los cuales estaban representados por 68 especies conocidas que correspondían a 49 géneros y 28 familias (no se incluyen especies de la familia Palmae). Se considera que el estrato arbóreo de este bosque es más abierto y pobre en especies que el de otros bosques tropicales (Kremkau 1991), debido a que el régimen de agua en el suelo lo mantiene temporalmente inundado, siendo este un factor influyente en la vegetación (Lieberman *et al.* 1990). El efecto de un drenaje pobre sobre la densidad poblacional y la riqueza de especies fue también encontrada en un estudio en La Selva (Lieberman *et al.* 1985).

El Cuadro 4 muestra que en el tratamiento "aprovechado" se presentó un promedio de 225 árboles ha^{-1} y que las especies dominantes fueron *Pentaclethra macroloba* y *Carapa guianensis*, las cuales conformaron el 37% y 30% del área basal total, respectivamente. Resalta que las 10 especies más comunes comprendieron en conjunto, el 94% del área basal total.

Las parcelas del tratamiento "control" mostraron un promedio mayor de árboles con 242 árboles ha^{-1} donde la especie dominante fue *Carapa guianensis*, seguida por *Pterocarpus officinalis*, que corresponden al 47.5% y 20% del área basal total; de igual manera las 10 especies más comunes comprenden el 91% del área basal. Este tratamiento, presentó un área basal total mayor en un 19% que el tratamiento "aprovechamiento".

CUADRO 4. Índice de valor de importancia por tratamientos ($dap \geq 10$ cm dap), evaluación de 1996. Bosque *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Nombre científico	N/ha	G/ha	G(%)	% IVI
Aprovechado				
<i>Pentaclethra maculosa</i>	85	5.2	37.6	37.7
<i>Carapa guianensis</i>	51	4.2	30.0	26.4
<i>Pterocarpus officinalis</i>	30	1.8	12.8	13.1
<i>Cecropia obtusifolia</i>	11	0.3	2.0	3.5
<i>Luehea seemannii</i>	4	0.6	4.1	3.0
<i>Symphonia globulifera</i>	3	0.4	2.9	2.1
<i>Tabebuia rosea</i>	4	0.3	2.0	2.0
<i>Sterculia costaricana</i>	3	0.2	1.2	1.2
<i>Inga goldmanii</i>	4	0.1	0.4	1.0
<i>Hampea platanifolia</i>	2	0.1	0.9	0.8
10 especies principales	196	13.0	93.9	90.7
Otras 23 especies	28	0.8	6.1	9.3
Total especies	225	13.9	100.0	100.0
Control				
<i>Carapa guianensis</i>	85	8.2	47.5	40.4
<i>Pterocarpus officinalis</i>	41	3.5	20.0	18.1
<i>Pentaclethra maculosa</i>	25	1.5	8.7	9.2
<i>Tabebuia rosea</i>	12	0.9	5.1	4.9
<i>Luehea seemannii</i>	7	0.5	2.7	2.7
<i>Inga goldmanii</i>	9	0.2	1.2	2.4
<i>Symphonia globulifera</i>	5	0.5	3.0	2.4
<i>Genipa americana</i>	8	0.2	1.4	2.3
<i>Grias cauliflora</i>	7	0.1	0.8	1.8
<i>Hernandia didymantha</i>	5	0.1	0.4	1.1
10 especies principales	204	15.7	90.9	85.4
Otras 40 especies	52	1.6	9.1	14.6
Total especies	256	17.2	100	100

N/ha: Abundancia absoluta, G/ha : dominancia absoluta, G(%): dominancia relativa

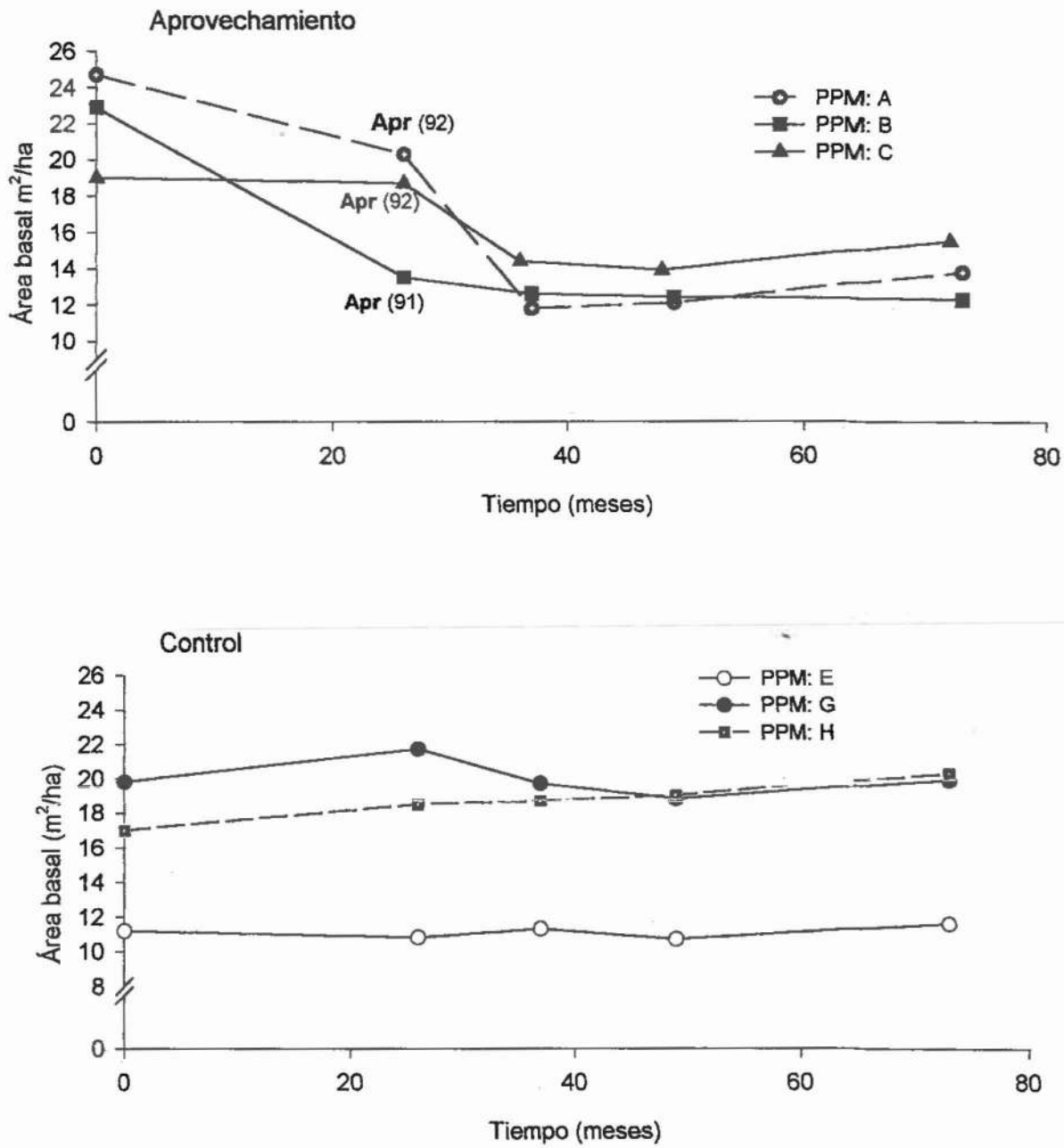


Figura 3. Dinámica histórica del área basal por parcelas y tratamientos. Apr () = año del aprovechamiento. Bosque de Carapa, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Las diferencias en una mayor o menor abundancia de las especies *Carapa guianensis* y *Pentaclethra macroloba* entre los tratamientos se deben probablemente a una gradiente de humedad presente en el sitio, porque las parcelas "control" se encuentran en un área que permanece mayormente inundada respecto a las demás, esto debido al microrelieve y no a las características de los suelos. Es de anotar que un estudio de suelos anterior (Campos 1990) no encontró diferencias significativas en las características físico químicas a tres profundidades del suelo.

4.1.2.2 Abundancia y área basal

En el Cuadro 5 se presenta la dinámica del número de árboles y área basal en el bosque bajo estudio, en diferentes años de intervenciones silviculturales.

En general, en el Cuadro 5 se aprecia que el número total de árboles no fue muy variable a través de los años, aunque sí el área basal. Luego de la intervención silvicultural hubo una reducción de la población del tratamiento "aprovechado", a partir del año 1996 se observó un crecimiento hasta lograr en 1999 alcanzar y superar su población inicial. En el caso de la población de árboles comerciales el crecimiento fue mayor, lográndose hasta el año 1996 casi alcanzar su población original, lo que sugiere una respuesta de los individuos de clase comercial a las intervenciones practicadas. Para las parcelas del tratamiento control, la dinámica fue diferente, y en general fue creciente en todos los períodos.

En cuanto al área basal, se observó una reducción del 41% del área original para el período 1993 en el tratamiento "aprovechado", así como un ligero incremento del 19% para el año 1996, lo cual hace pensar que el área basal se recuperó más lentamente que la población de individuos. Probablemente, esta reducción se debió al aprovechamiento realizado en el año 1992, a la muerte de árboles dañados por dicha actividad y a la reducida por mortalidad natural. Durante los años 1991 y 1992, se extrajo 10.5 m^2 en 0.64 ha , correspondientes a 30 árboles aprovechados y se eliminaron 1.5 m^2 en 0.64 ha , debido a un total de 22 árboles dañados por el aprovechamiento.

En la Fig. 3 se aprecian las reducciones drásticas del área basal del año 1992 en las parcelas A y C, siendo menor en la esta última debido a una extracción menor, la cual inició su recuperación luego del aprovechamiento, a partir del año 1994.

↓
0-6/8

CUADRO 5. Promedios (1.92 ha) de número de árboles y área basal por hectárea (con intervalo de confianza), para cuatro años de medición. Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Tratamientos	Periodos de intervención y no-intervención			
	1990	1993	1996	1999
Aprovechamiento (A-B-C)				
N total	227 (± 34)	202 (± 54)	225 (± 61)	265 (± 32)
N comercial	177 (± 30)	162 (± 45)	176 (± 41)	
G total	22.0 (± 3.0)	13.0 (± 2.0)	15.5 (± 2.0)	
G comercial	19.4 (± 2.6)	11.0 (± 1.8)	11.8 (± 1.2)	
Control (E - G - H)				
N total	227 (± 78)	252 (± 93)	247 (± 91)	272 (± 89)
N comercial	169 (± 49)	180 (± 56)	216 (± 107)	
G total	16.0 (± 5.0)	16.5 (± 5.2)	17.2 (± 5.6)	
G comercial	13.5 (± 3.6)	14.0 (± 4.0)	14.4 (± 4.3)	

A los datos del área basal del Cuadro 5 se aplicó un ANDEVA, para cuantificar el efecto de los tratamientos y el tiempo sobre los valores observados. Los resultados señalan que al 95% de confianza no existieron diferencias significativas entre los tratamientos, o a través de los años del estudio (1990 a 1996). Se sugiere que el reducido número de repeticiones en los tratamientos podría estar aumentando el grado de desviación de los resultados y reduciendo la eficacia de la prueba estadística.

4.2 Patrones de la dinámica de árboles

4.2.1 Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*

4.2.1.1 Supervivencia

En la Fig. 4 se presentan las de curvas de supervivencia. En el tratamiento "liberado" se aprecia que las poblaciones iniciales decrecieron un 22.3% durante los 11 años de evaluación. Hasta el año 1992, se manifestó un decrecimiento casi constante en la curva, que como se señaló anteriormente, se debió al aprovechamiento.

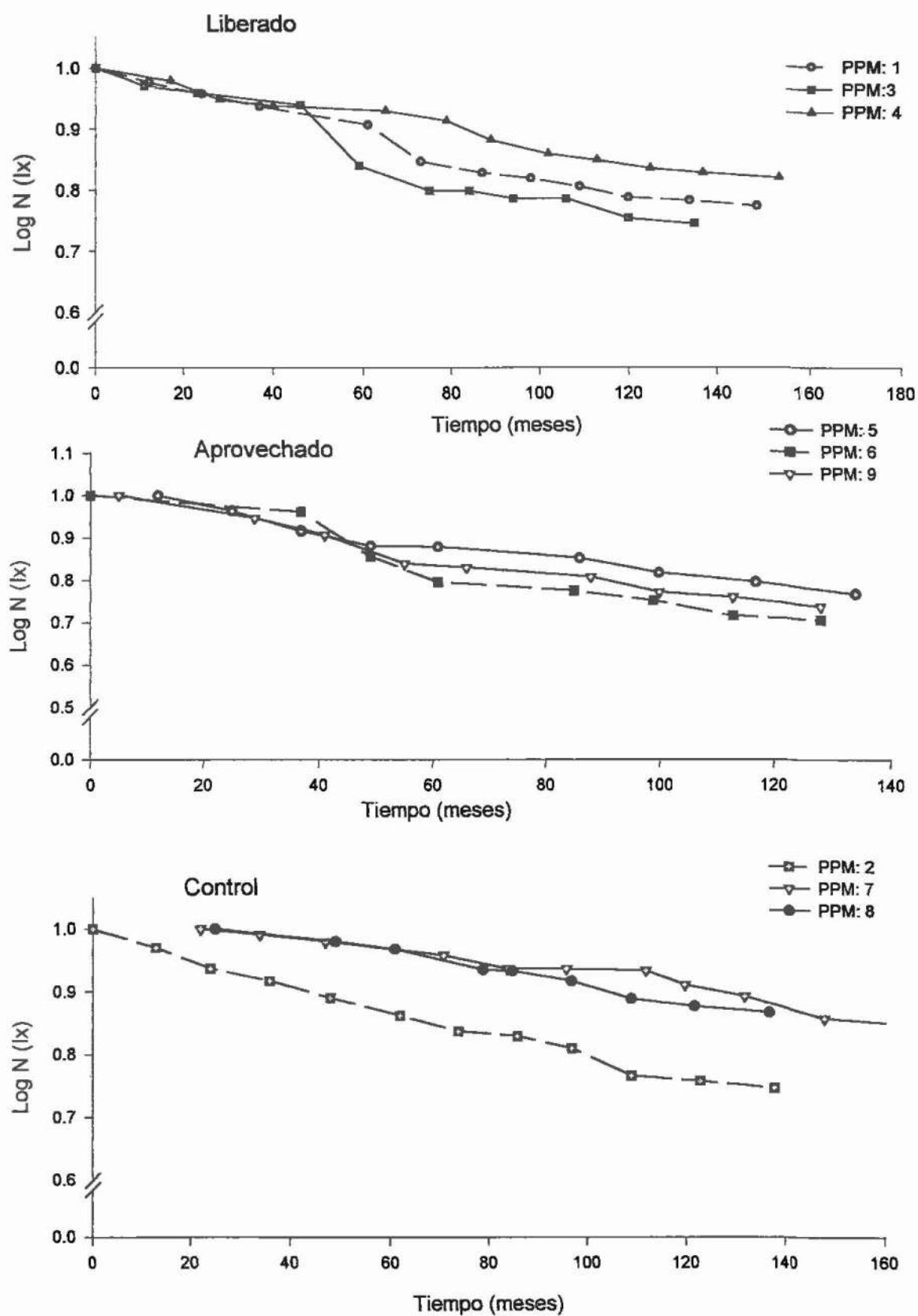


Figura 4. Curvas de supervivencia de la población inicial por tratamientos, periodo 1988 - 1999. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

Sin embargo luego del tratamiento silvicultural en 1996, no se apreciaron cambios pronunciados en la pendiente de la línea gráfica, debido a que no se presentó un incremento de la mortalidad natural luego del tratamiento. Sin embargo, la población final no fue similar a la inicial.

Al respecto un estudio intensivo se viene llevando a cabo en los bosques de Corinto, a fin de evaluar los efectos de la desvitalización de árboles sin aplicación de arboricidas (Quirós D., comunicación personal) indicó que una última evaluación de la vegetación remanente encontró que menos del 1% fue afectada por daños del tratamiento de liberación, probablemente debido a que los árboles desvitalizados fueron muriendo gradualmente y a que los cambios al nivel de microambiente no fueron drásticos.

Siguiendo con la Fig. 4, el tratamiento "aprovechado" mostró un comportamiento y tendencia similar al tratamiento "liberado", para 11 años de evaluación. Sin embargo, se presentó una disminución del 26% de su población inicial, que fue mayor inmediatamente después del año del aprovechamiento (1993). Si se observa el Cuadro 5 del acápite 4.1.2.2 su población total es mayor que el tratamiento "liberado", es decir hubo un saldo positivo entre la regeneración y mortalidad. El Anexo 3 muestra que a partir de 1994, la regeneración fue mayor que la mortalidad, al menos en dos parcelas.

Finalmente la curva de supervivencia del tratamiento "control" (periodo 1998 a 1999), tiene una tendencia a decrecer constantemente en el tiempo, su población inicial se redujo al fin del periodo de observación en un 17.7%, es decir en menor proporción a los otros tratamientos. Las curvas de los índices de mortalidad (q_x) y reclutamiento (f_x) del Anexo 3 muestran cierto equilibrio entre la mortalidad y el reclutamiento. Si se observa el Cuadro 3 se aprecia que la población total es similar a la inicial. Resultados similares se reportan para estudios en otros bosques naturales de la zona (Lieberman y Lieberman 1987).

De acuerdo a la clasificación de los tipos de curvas de supervivencia (Deevey 1947 citado por Barbour *et al.* 1987, Begon *et al.* 1996), en los tratamientos "liberado" y "aprovechado" se presenta una curva de tendencia tipo II, de manera general.

En el tratamiento "control", se observó una mortalidad o decrecimiento de la población casi constante en el tiempo por lo que se asemejaría a una curva de tipo II. Pero también se tuvieron variaciones cortas de dichas tendencias con un cambio acentuado de la pendiente en un corto tiempo en las parcelas 7 y 2, esto originado por una alta mortalidad natural

durante los años 1995 y 1996 respectivamente, lo que podría indicar la influencia de algún fenómeno natural localizado (quizás fuertes vientos). Se aprecia nuevamente la variabilidad de la mortalidad en un bosque natural y que de acuerdo al tiempo, lugar y eventos naturales, podrían esperarse diferentes tipos de curvas de supervivencia. Según Begon *et al* (1986), en la práctica, muchas especies observadas a lo largo de su ciclo de vida no exponen un único tipo de curva. De acuerdo a los resultados, se podría agregar que también en bosques tropicales manejados, las poblaciones pueden presentar más de un tipo de curva influenciados por la intervención humana.

4.2.1.2 Dinámica de árboles

Se analizó la dinámica de la población de árboles en estudio mediante la representación acumulativa de la población actual y sus flujos de ganancias (reclutas) o pérdidas (mortalidad) de los individuos ($dap \geq 10$ cm) a partir del primer periodo de observación (Harper 1977). El propósito fue determinar el grado de recuperación de la población frente a las intervenciones, ocurridas en 11 años. Así mismo, se pretendió identificar el patrón de la dinámica de la población en el tiempo, con base en la propuesta de Finegan y Guillen (Finegan 1997b) para la clasificación de patrones generales de dinámica poblacional aplicado en bosques secundarios muy húmedos de Costa Rica. La Fig. 5 muestra la dinámica de las poblaciones actuales, del reclutamiento y mortalidad natural para cada una de las parcelas, en función a la ganancia o pérdida de individuos por periodos.

En las parcelas del tratamiento "liberado", la curva de la población actual hasta antes del aprovechamiento se encontraba estable, al igual que la de mortalidad y con ligeros incrementos en el reclutamiento. Sin embargo, posterior al aprovechamiento (1992), la población decreció hasta antes de la aplicación del tratamiento (1996); así como también se incrementó notoriamente la mortalidad y el reclutamiento en dicho periodo. Durante los últimos 4 años de evaluación (1996 a 1999), la población se recuperó porque la mortalidad fue menor y el reclutamiento mayor. La población promedio inicial de 456 árboles ha^{-1} alcanzó al final del periodo una población mayor (3.7%) de 473 árboles ha^{-1} . Es decir, la población logró un estado creciente, aunque luego del aprovechamiento haya sido decadente, debido al alto reclutamiento promovido por las intervenciones silviculturales.

El tratamiento "aprovechado", presentaba una población inicial con comportamiento variado, estable y creciente, que luego del aprovechamiento (1992) fue decreciente, aunque recuperó su crecimiento con una pendiente más pronunciada que el tratamiento "liberado".

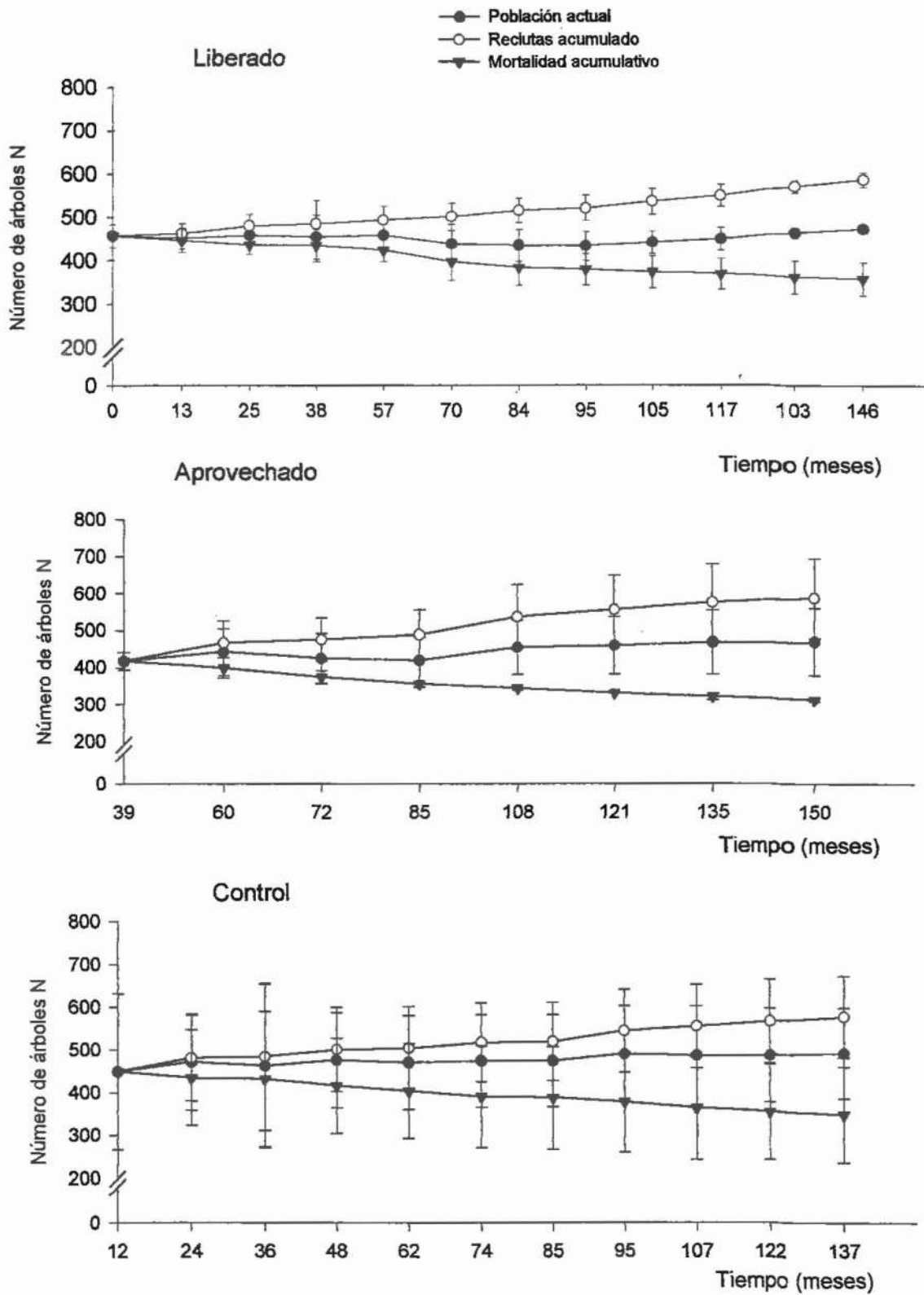


Figura 5. Dinámica promedio y sus intervalos de confianza de la población actual presente respecto a la ganancia o pérdida de individuos en el año 1988 a 1999. Bosque *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

La población decreció siguiendo la pendiente de la mortalidad, puesto que esta fue mayor al reclutamiento, particularmente en 1993. A partir de ese año, se incrementó el reclutamiento y la curva de la población actual mostró una recuperación y crecimiento. La población inicial de 417 árboles ha^{-1} en 1990, fue alcanzada y superada con una población actual de 435 árboles ha^{-1} , en 1998.

El tratamiento "control", en general muestra una población estática durante los primeros años, donde la mortalidad y el reclutamiento fueron similares. A partir de los años 1995 a 1996, se tiene un ligero incremento debido a un mayor reclutamiento. Si no tuvieron intervención alguna estos bosques significaría que es la respuesta a algún disturbio natural anterior o a la propia dinámica interna del rodal. En otras palabras, este bosque presentó una población estática hasta mitad del periodo de evaluación y creciente en los últimos años. La población promedio inicial de 460 árboles ha^{-1} , al fin del periodo incrementó un 6.9%, llegando a 492 árboles ha^{-1} . Este comportamiento es propio de bosques naturales sin intervención, tal como el reportado en La Selva para el periodo 1969-1985 (Lieberman *et al.* 1990). En el Anexo 10 se presentan las gráficas de la dinámica de la población para cada una de las parcelas.

Se aprecia de acuerdo a los resultados de los tratamientos "liberado" y "aprovechado" que las operaciones del manejo forestal, sea el aprovechamiento o el tratamiento silvicultural, no presentaron diferencias en el número de individuos de las poblaciones actuales (1999) y que las mismas se incrementaron respecto a la población inicial porque se fomentó un mayor crecimiento en la masa residual del bosque. Lo anterior se demuestra con el aumento constante del reclutamiento, donde el patrón del comportamiento de la dinámica en general fue creciente después de las intervenciones silviculturales, acorde a los objetivos del manejo forestal. Diversos autores (Jonkers y Hendrison 1987, Primack *et al.* 1985, Webb y Peralta 1998, Finegan y Camacho 1999) están de acuerdo en que las condiciones de los bosques parecen cambiar luego de las intervenciones, aumentando su productividad y tasa de crecimiento.

4.2.2 Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*

4.2.2.1 Supervivencia

La Fig. 6 muestra que en general, las poblaciones supervivientes de las parcelas decrecen en el tiempo. Sin embargo, las parcelas control se mantienen más constantes, mostrando

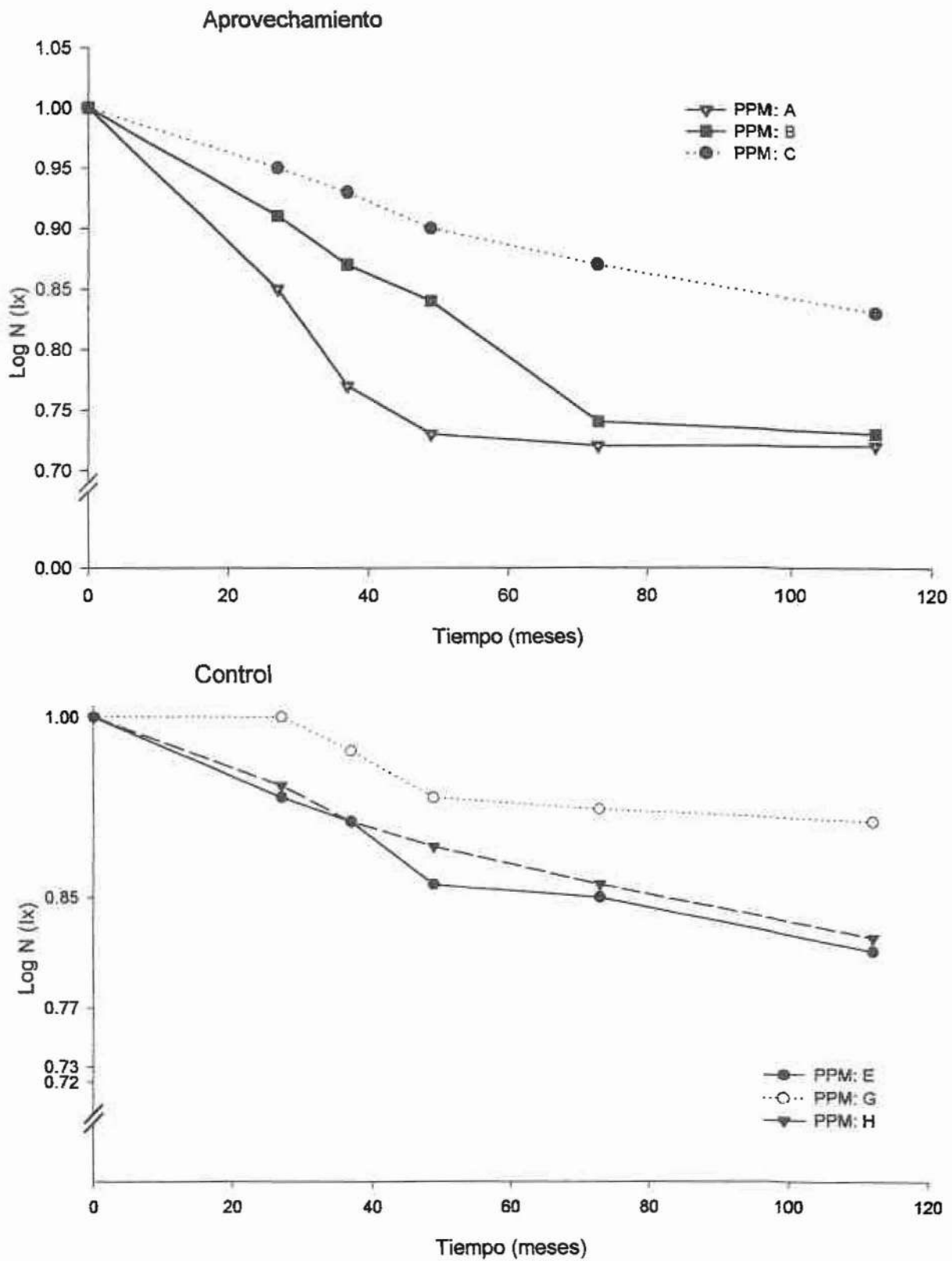


Figura 6. Curvas de supervivencia de la población inicial por tratamientos, periodo 1990 - 1999. Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

una menor declinación respecto a las demás, debido a que no fueron intervenidas y tienen una menor tasa de mortalidad natural (como se demostrará mas adelante).

En el tratamiento "aprovechado", la población inicial hasta 1999 se redujo en un 29%; considerando su mortalidad natural, el tratamiento "control" mostró una reducción menor, con un 15.3%. Esto demuestra que la mortalidad natural en el tratamiento "aprovechado" se incrementó ligeramente respecto al tratamiento "control", probablemente por la influencia de la intervención. Si se considera a la mortalidad natural como una medida del efecto de la intervención antropogénica, podría asumirse que el aprovechamiento provocó disturbios en la masa forestal remanente e indujo a una mayor mortalidad natural.

Se observó además que la población del tratamiento "aprovechado" tendió a recuperar la tasa de mortalidad inicial luego de alguna perturbación. De acuerdo a lo observado en la Fig. 6, y si se compara con la pendiente del tratamiento "control", esta recuperación se dio alrededor de los 72 meses posteriores a la intervención.

En general, las curvas de supervivencia del tratamiento "aprovechado" mostraron un incremento en la mortalidad inicial y cierta estabilidad o mortalidad constante durante los últimos años; y como el tratamiento "control" mostró una tasa de mortalidad constante, se consideró que ambos están representados por una clase de curva del tipo II.

4.2.2.2 Dinámica de árboles

La Fig. 7 muestra que en el tratamiento "aprovechado" se presentó una población inicial estática (curva central), donde el número de árboles muertos y reclutas se encontraba al parecer equilibrada; sin embargo, luego de las actividades de aprovechamiento (1991 y 1992) ésta empezó a mostrarse creciente para continuar así hasta los últimos años estudiados.

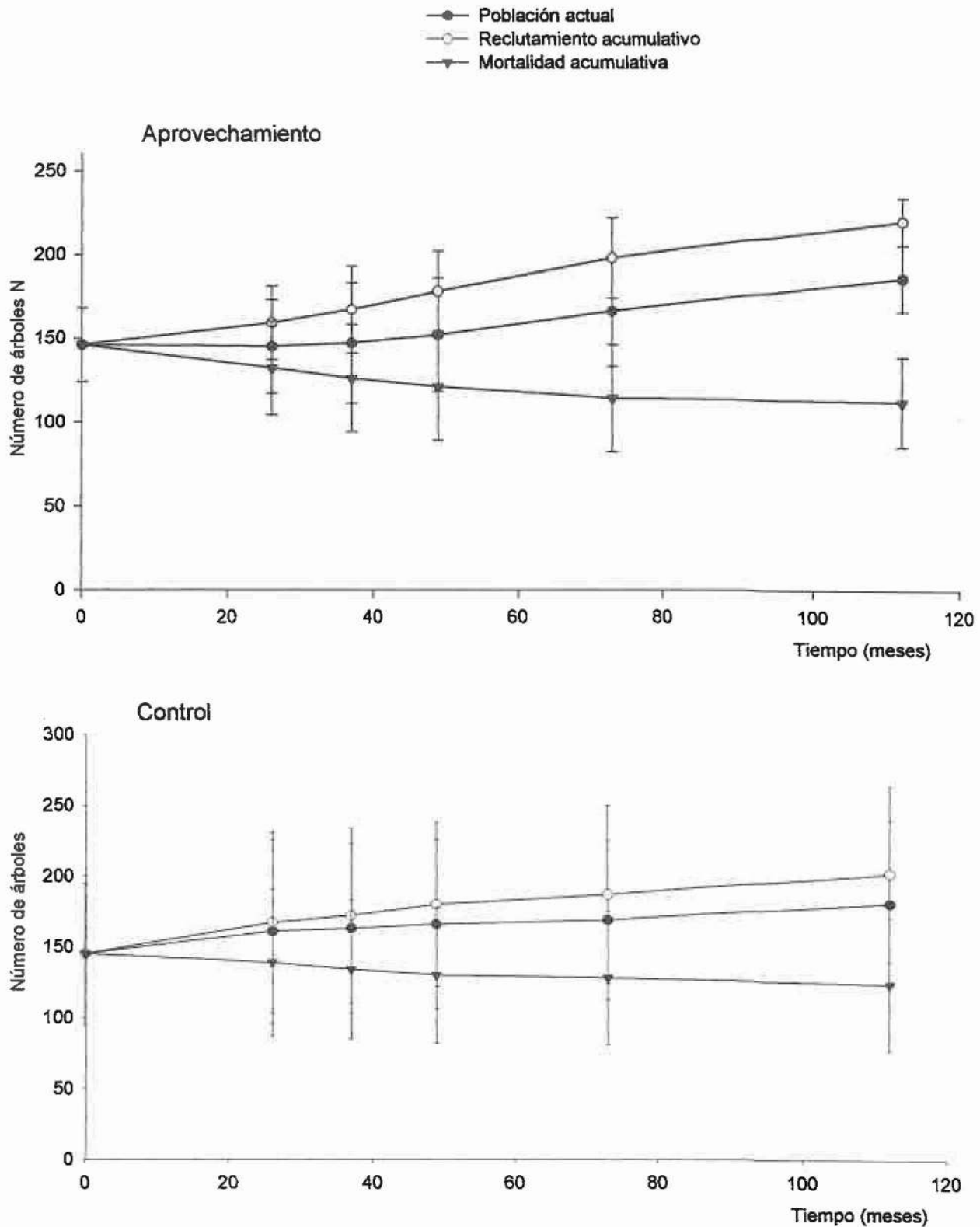


Figura 7. Dinámica promedio y sus intervalos de confianza de la población actual presente respecto a la ganancia o pérdida de individuos en el año 1990 a 1999. Bosque Carapa, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Inicialmente, la población aumentó de manera considerable en el tratamiento "control, debido a que la mortalidad inicial fue menor para dicho periodo y la población aumentó en proporción al reclutamiento. En resumen la tendencia de la población en el bosque bajo estudio fue creciente para el periodo de observación porque el reclutamiento aumentó mientras la mortalidad disminuía.

La tendencia del crecimiento de la población actual en el tratamiento "control" (Fig. 7), indica que al parecer el bosque estudiado se encontraba en recuperación de intervenciones anteriores o de disturbios causados por ciclones naturales tropicales comunes en la zona (Kapp *et al.* 1991). En el Anexo 4 se muestran las curvas de la población, reclutamiento y mortalidad acumulativa por parcelas, donde se demuestra que la relación del reclutamiento asociado a una baja mortalidad presentó un patrón de dinámica creciente, estado al que debería imitar cualquier intervención al bosque, si se pretende asegurar una población residual óptima para futuras cosechas. La evaluación de la dinámica de la población de árboles por medio de estas herramientas ha sido llevada a cabo también en otros bosques con y sin manejo (Lieberman *et al.* 1990, Finegan 1997b).

4.3 Tasas de mortalidad natural

Para probar la hipótesis nula de que la mortalidad natural de árboles ($dap \geq 10$ cm) que fueron sometidos al aprovechamiento forestal y tratamiento silvicultural no difieren entre sí y a través del tiempo, fueron estimadas las tasas de mortalidad natural según dos métodos comunes en su uso, el modelo logarítmico (Lieberman y Lieberman 1987) y algebraico (Primack *et al.* 1985), durante periodos de sucesos de intervención y no-intervención silvicultural.

4.3.1 Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*

El número de árboles muertos de 1990 a 1999, en términos absolutos, fue de 1 032 árboles ($dap \geq 10$ cm), correspondientes a los muertos por causas naturales, al aprovechamiento, a los daños por aprovechamiento y a los daños por la liberación (no incluye la parcela 6 de 1990). Según los valores del Cuadro 6, se tiene que los mayores porcentajes de árboles muertos se debieron a causas naturales (75.9%) seguido por daños por aprovechamiento (11.1%) y daños por tratamiento silvicultural 8.6%. El área basal reducida a causa de muertos naturales fue de un 58.7%, por la extracción de árboles de un 20.6% y por el tratamiento de un 16.9%.

CUADRO 6. Número total de árboles muertos y su área basal según causas para 9 ha, de 1990 a 1999. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica

Causa	N	%N	G (m ²)	%G
Muerto natural	783	75.9	45.20	58.7
Aprovechado	38	3.4	25.80	20.6
Daño/aprovecham.	115	11.1	2.90	3.6
Liberado	89	8.6	13.00	16.9
Daño/liberación	7	0.7	0.08	0.1
Total	1 032	100	86.98	100

Las tasas de mortalidad natural según los dos métodos citados, se calcularon para cada una de las parcelas entre periodos de intervención al bosque: 1990 a 1993 (aprovechamiento), 1993 a 1996 (post aprovechamiento) y 1996 a 1999 (intervención silvicultural en el tratamiento "liberado" y sin intervención en los restantes). Además, como se mencionó en el acápite 3.3, los cálculos de 1990 del tratamiento "aprovechado", se realizaron sin tomar en cuenta la parcela 6, la cual se incluyó nuevamente a partir de 1993.

El Cuadro 7 muestra que las tasas de mortalidad entre los dos métodos empleados (Primack 1985 y Lieberman 1987) difieren levemente a un nivel de centésimas, por lo que considerar cualquiera de ellos para el análisis produciría el mismo resultado. Sheil *et al.* (1995) explican que las diferencias entre los dos modelos son significativas solo cuando las tasas de mortalidad son muy altas. Para fines ilustrativos se presentó en la Figura 8A las tasas de mortalidad según modelo de Primack (1985) y en la Figura 8B, se incluye el modelo de Lieberman y Lieberman (1987).

Un análisis de varianza y la correspondiente prueba de Tukey no encontró diferencias significativas entre los tratamientos y los periodos de observación ($P_{\text{Tratamiento}} > 0.098$ y $P_{\text{Periodo}} > 0.091$ respectivamente).

Aunque no se encuentren diferencias estadísticamente significativas, es importante hacer un análisis ecológico a la variación de las tasas de mortalidad entre tratamientos, porque probablemente la robustez de la prueba estadística se vio afectada por el bajo número de repeticiones por tratamiento

CUADRO 7. Tasas de mortalidad natural para tres periodos de evaluación y el periodo total (con intervalos de confianza), con base en un método algebraico "m" (Primack, 1985) y otro logarítmico "M" (Lieberman y Lieberman 1987). Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

	N _i	Tasas de mortalidad	
		m	M
1990 a 1993			
Aprovechado *	458 (25)	2.93 (1.8)	2.98 (1.8)
Liberado	417 (24)	3.61 (0.8)	3.68 (0.8)
Control	472 (112)	1.75 (0.8)	1.76 (0.8)
1993 a 1996			
Aprovechado	415 (53)	2.04 (0.5)	2.06 (0.5)
Liberado	404 (73)	2.45 (1.30)	2.49(1.3)
Control	470 (109)	1.48 (0.6)	1.50 (0.62)
1996 1999			
Aprovechado	423 (33)	1.09 (0.2)	1.09 (0.2)
Liberado	421 (64)	2.20 (0.6)	2.23 (0.6)
Control	491 (113)	1.66 (0.3)	1.68 (0.3)
1990-1999			
Aprovechado *	458 (25)	2.00 (0.6)	2.02 (0.6)
Liberado	417 (24)	2.97 (0.5)	3.01 (0.5)
Control	472 (112)	1.76 (0.4)	1.77 (0.5)

N_i: Población inicial de arboles vivos

* No incluye parcela 6, por instalación en fecha diferente.

En el Cuadro 7 y Fig. 8 se observan diferencias entre los promedios de la tasa de mortalidad de los tratamientos, principalmente entre los años 1990 a 1993. Se sugiere que el aprovechamiento y el tratamiento silvicultural influyeron en la mortalidad natural con un incremento en ésta. Tal como señalan Vanclay (1994) y Primack *et al.* (1985); el aprovechamiento puede causar una muerte indirecta por medio del cambio de la estructura de la población (apertura de claros).

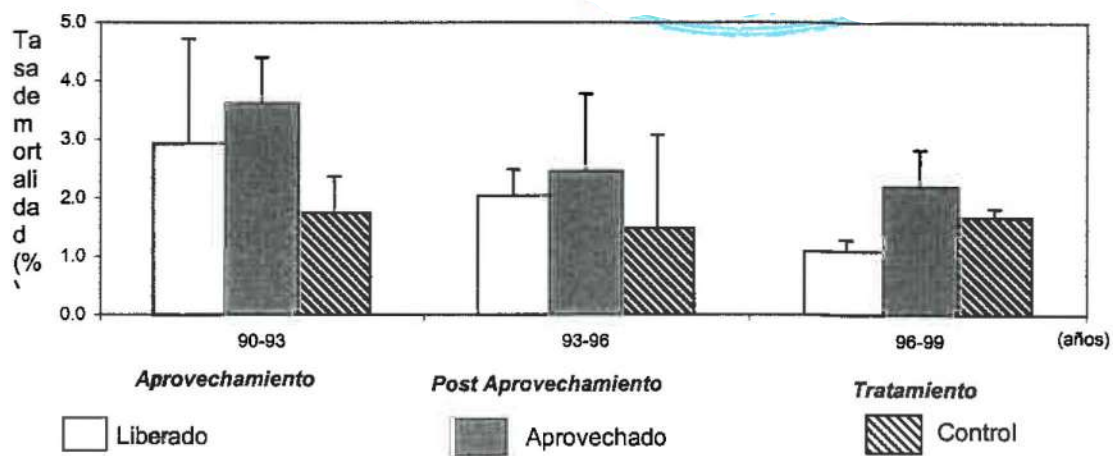


Fig. 8a. Tasa anual de mortalidad natural para tres periodos del manejo forestal (según modelo de Primack 1985). Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis* Costa Rica

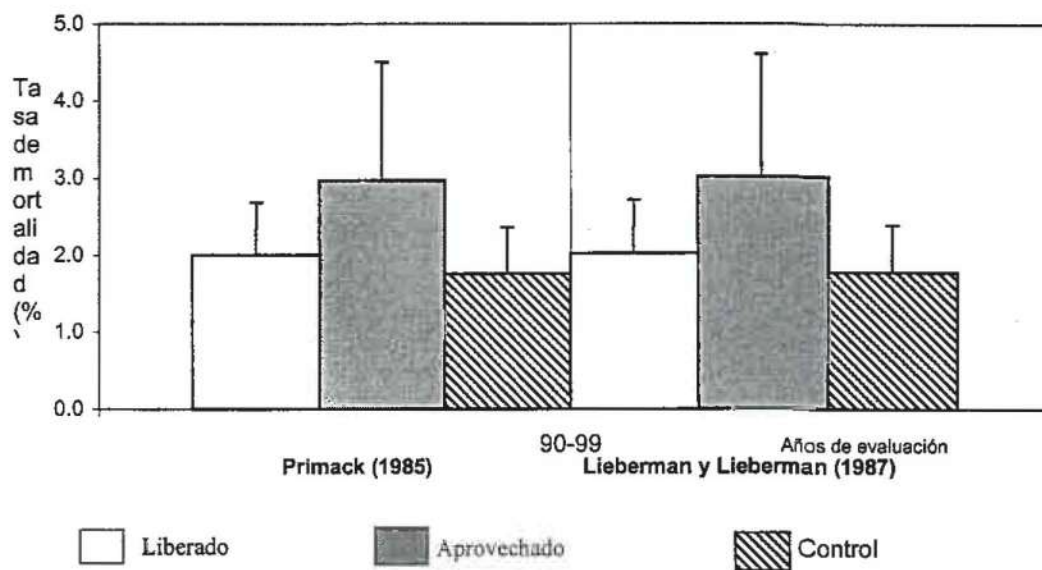


Figura 8b. Tasa anual de mortalidad natural para un periodo de 9.5 años de estudio, según dos métodos de estimación y sus intervalos de confianza. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

Para algunos autores (Finegan 1997a, Krebs 1985) los factores del ambiente biótico y físico influyen también en la mortalidad, y se deben tomar en cuenta e identificar otros factores que por efecto de la intervención generen alguna variabilidad en los datos. En el caso particular de estos resultados, se consideró a la pendiente del terreno como un factor físico que podría estar influyendo en la dinámica de la población.

En el Anexo 9 se presentan los valores obtenidos para la pendiente promedio (expresada en porcentaje) por subparcelas en cada una de las parcelas y sus promedios. Una prueba de Kruskal-Wallis encontró diferencias significativas ($P= 0.005$; $N=225$), entre los tratamientos, la que puede ser una de las razones también de la variabilidad de la mortalidad. En el acápite 4.4.1.2 se presentan los resultados del análisis de la asociación de la mortalidad con la pendiente y la posición de los árboles en la colina.

Por su parte, Hartshorn (1980) señala que la apertura o brechas en el dosel producida por la caída de un árbol parece tener efectos adversos sobre los árboles circundantes produciendo su caída unos meses o inclusive un año después, la que podría deberse al ingreso de corrientes de viento desacostumbrada o debilitamiento de los sistemas de raíces. En algunos suelos de la zona Atlántica de Costa Rica, los sistemas radiculares de los árboles son superficiales por problemas de toxicidad de aluminio y los hace más susceptible de ser volteados por el viento (Finegan 1997b).

En cuanto a las tasas de mortalidad durante 1993 a 1996, luego de pasar el impacto del aprovechamiento (hasta el cuarto año), disminuyeron considerablemente en función al tiempo. Esta situación es muy particular para cada tipo de bosque, porque estará asociada al grado de disturbio ecológico causada por su intervención, así como a los factores del ambiente biótico y físico (Primack *et al.* 1985, Begon *et al.* 1986). Por ejemplo, un bosque de similares características y propósitos de manejo semejantes al del estudio, ubicado a en la zona norte de Costa Rica (Finca La Tirimbina), tuvo un comportamiento diferente: aun después de cuatro años de realizado un tratamiento silvicultural permanecía con una tasa de mortalidad ligeramente mayor que la inicial (Finegan y Camacho 1998).

Por su parte, Pinelo (1997) en un bosque semicaducifolio del Petén, Guatemala reportó que después de 3 años del tratamiento, la tasa de mortalidad de las parcelas tratadas era menor que la de las parcelas testigo.

Como se aprecia en el Cuadro 7 y en la Fig. 8, las tasas de mortalidad natural para todo el periodo en estudio (1990 a 1999), de los tratamientos "liberado" y "aprovechado"

resultaron ser ligeramente mayores que las del tratamiento "control", debido probablemente a las actividades de aprovechamiento y tratamiento practicadas.

Es de anotar que las tasas de mortalidad natural de los tres tratamientos ("liberado", "aprovechado" y "control"), se encuentran dentro de los rangos aceptables para bosques tropicales primarios intervenidos (Alder 1995, Phillips y Gentry 1994, Putz y Milton 1990, Peralta y Hartshorn 1987, Lieberman *et al.* 1990).

Aunque en la literatura no se reporta cuánto tiempo se requiere para que las tasas de mortalidad natural en bosques intervenidos alcancen nuevamente los niveles del bosque primario, para las condiciones del bosque estudiado se puede sugerir que en el tiempo aproximado de una década ya sería posible encontrar tasas de mortalidad natural similares a las del rodal sin intervención.

4.3.2 Bosque de Carapa, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*

La población inicial en el año 1990 era de 871 árboles ($dap \geq 10$ cm), de la cual murió un 25% hasta el año 1999 (218 individuos). Esta población de individuos muertos conformaba un área basal total de 30.1 m².

Del cuadro 8 se observa que la mayor proporción de árboles muertos corresponde a la de los muertos por causas naturales (un 76.1%), seguido por los árboles aprovechados (13.8%) y dañados (10.1%). El área basal fue mayor en muertos naturales con 60.2%, árboles aprovechados 34.8% y con daños por aprovechamiento 5%.

CUADRO 8. Número total de árboles muertos en y su área basal, según causas para 3.84 ha, de 1990 a 1999. Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Causa	N	%N	G	%G
Muerto natural	166	76.1	18.1	60.2
Aprovechado	30	13.8	10.5	34.8
Daño/aprovecham.	22	10.1	1.5	5.0
Total	218	100	30.1	100

El Cuadro 9 resume la información de los resultados en función al tiempo, la cual incluye la población inicial tomada para cada periodo de evaluación. La amplitud y variabilidad de los intervalos de confianza se debió posiblemente al bajo número de repeticiones y al tamaño pequeño de las mismas (80 x 80 m). Se presentaron también los resultados de evaluación durante 1990 a 1999.

CUADRO 9. Tasas de mortalidad anual para tres periodos de evaluación y general (con intervalo de confianza), con base en un método algebraico "m" (Primack, 1985) y otro logarítmico "M" (Lieberman y Lieberman 1987). Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá

	N_i	m	M
1990 a 1993			
Aprovechado	145 (± 22)	4.8 (± 3.3)	4.9 (± 3.5)
Control	145 (± 50)	2.3 (± 1.3)	2.4 (± 1.4)
1993 a 1996			
Aprovechado	130 (± 33)	3.3 (± 1.9)	3.4 (± 1.9)
Control	163 (± 60)	1.7 (± 0.4)	1.7 (± 0.4)
1996 a 1999			
Aprovechado	149 (± 29)	0.7 (± 0.9)	0.8 (± 0.9)
Control	170 (± 59)	1.0 (± 0.9)	1.0 (± 0.9)
1990 a 1999			
Aprovechado	145 (± 30)	3.1 (± 1.0)	3.2 (± 1.0)
Control	145 (± 50)	1.9 (± 0.9)	1.9 (± 0.9)

N_i : Población inicial de árboles vivos.

Los resultados del ANDEVA confirmaron la variabilidad de las tasas de mortalidad en el tiempo del experimento, al mostrar diferencias significativas entre el periodo 1996-99 y los otros periodos ($P=0.0530$). Entre tratamientos no se encuentran diferencias significativas ($P=0.107$). En el Cuadro 9 y Fig. 9 se presentan los promedios de tasas de mortalidad de los tratamientos.

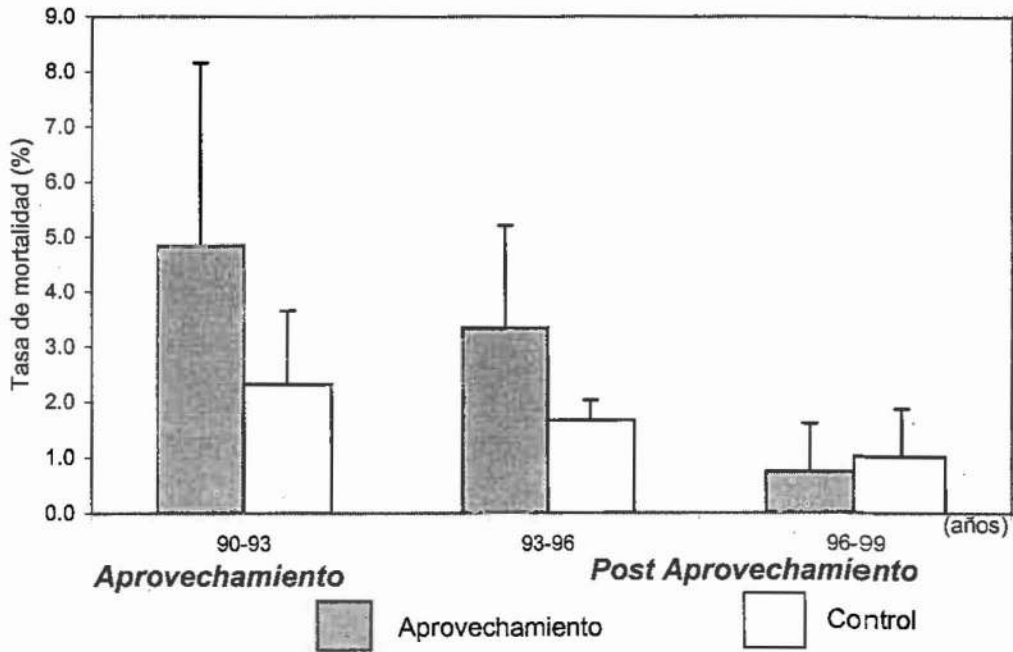


Fig. 9a. Tasa anual de mortalidad natural para tres periodos de evaluación (según modelo de Primack, 1985). Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

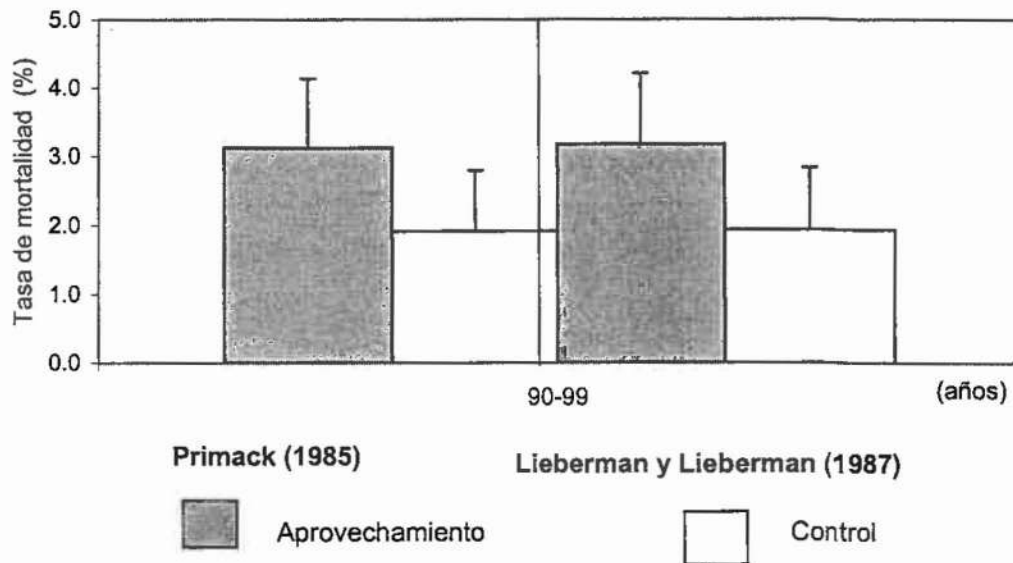


Figura 9b. Tasa anual de mortalidad natural para un periodo de 9.03 años de estudio, según dos métodos de estimación y sus intervalos de confianza. Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Se aprecia en el Cuadro 9 que el tratamiento "aprovechado" tuvo una mayor tasa de mortalidad natural promedio durante el primer periodo (1990-1993) en relación al "control", para luego decrecer y alcanzar una tasa menor al final del periodo (1996-1999).

Esta diferencia entre las tasas de mortalidad al primer periodo se debe a las intensidades y épocas del aprovechamiento. En el año 1991 se produjo un terremoto en el lugar de estudio, el cual pudo haber influenciado este resultado. El comportamiento de las tasas de mortalidad en el tratamiento "control" fue el esperado para bosques naturales, siendo ligeramente mayores durante 1990 a 1993. Se comprende así que cualquier intervención en el manejo forestal, aprovechamiento y/o tratamiento puede producir una respuesta en las tasas de mortalidad debido al impacto en la población remanente.

Se observó además que las tasas promedios de mortalidad se encuentran dentro de un rango aceptable de mortalidad natural en un bosque manejado, siendo que se han reportado tanto para bosques bajo manejo que estas deben mantenerse en el orden de 1 a 5%, rango en el cual se encuentra el bosque de estudio (Alder 1995, Phillips y Gentry 1994).

4.4 Asociación entre mortalidad natural y atributos del árbol o variables de sitio

4.4.1 Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*

4.4.1.1 Atributos del árbol

Las tasas de mortalidad según clases y atributos del árbol y variables del sitio, se pueden apreciar en la Fig. 10. Resultados de la prueba de independencia (prueba G) demostraron que la distribución de los árboles muertos por causas naturales en el tratamiento "control" fue dependiente o muestra asociación con las categorías de presencia de lianas ($P < 0.05$; $N = 235$) (Fig. 10A). Esto es de esperarse en bosques que no han sido sometidos al aprovechamiento forestal donde por efecto de la competencia por luz, las lianas alcanzan el dosel de los árboles.

Los tratamientos "liberado" y "aprovechado" no parecen tener una mortalidad asociada con las clases de presencia de lianas. En el tratamiento "aprovechado" se presentó asociación entre la proporción de árboles muertos con el atributo exposición a la luz (Fig. 10C). Inmediatamente después del aprovechamiento, Carrera (1993) demostró que el aprovechamiento mejoró la iluminación de los árboles remanentes y parece probable que la competencia por luz ha sido reiniciada en el tratamiento "aprovechado". Esta situación no

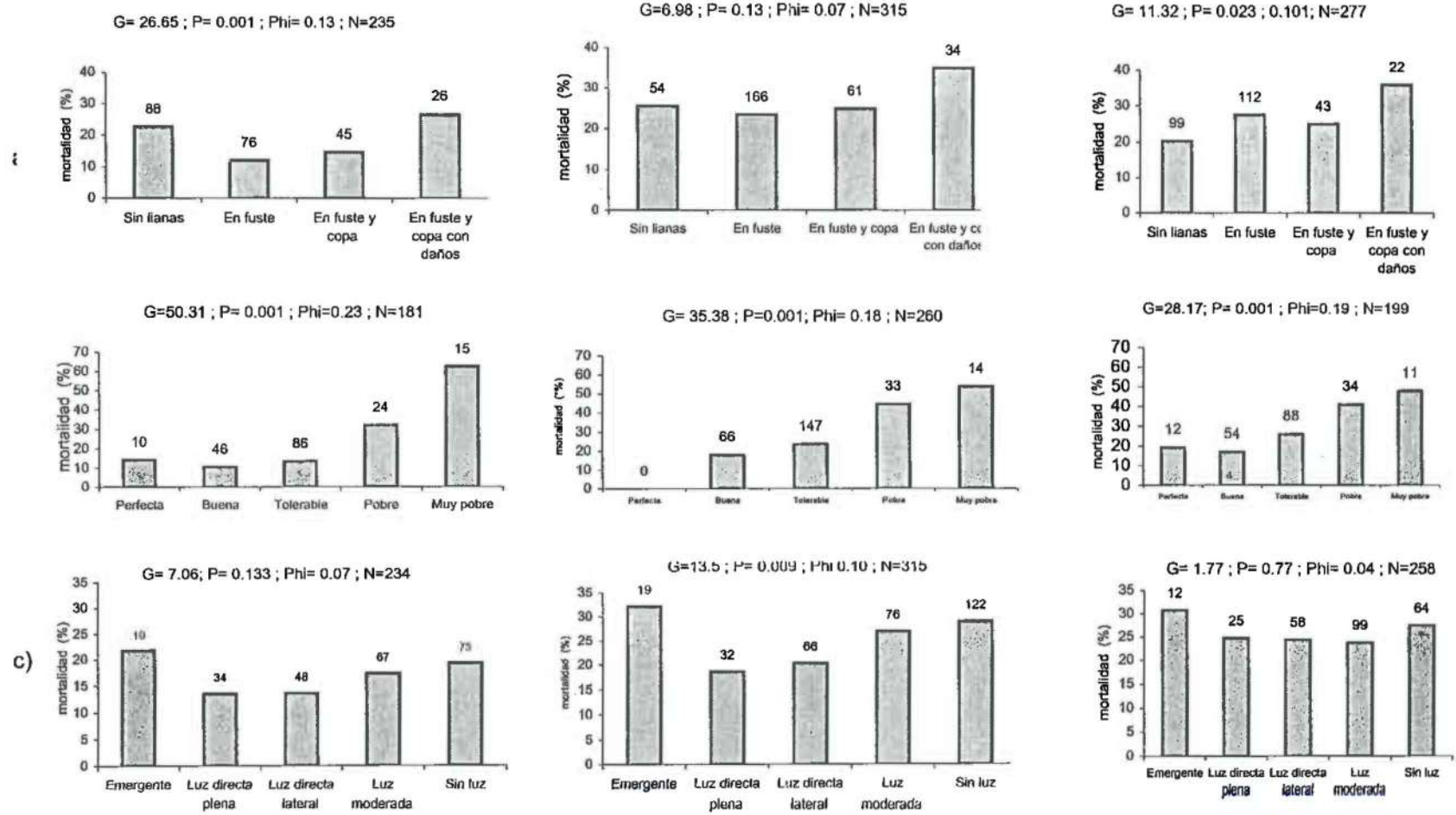
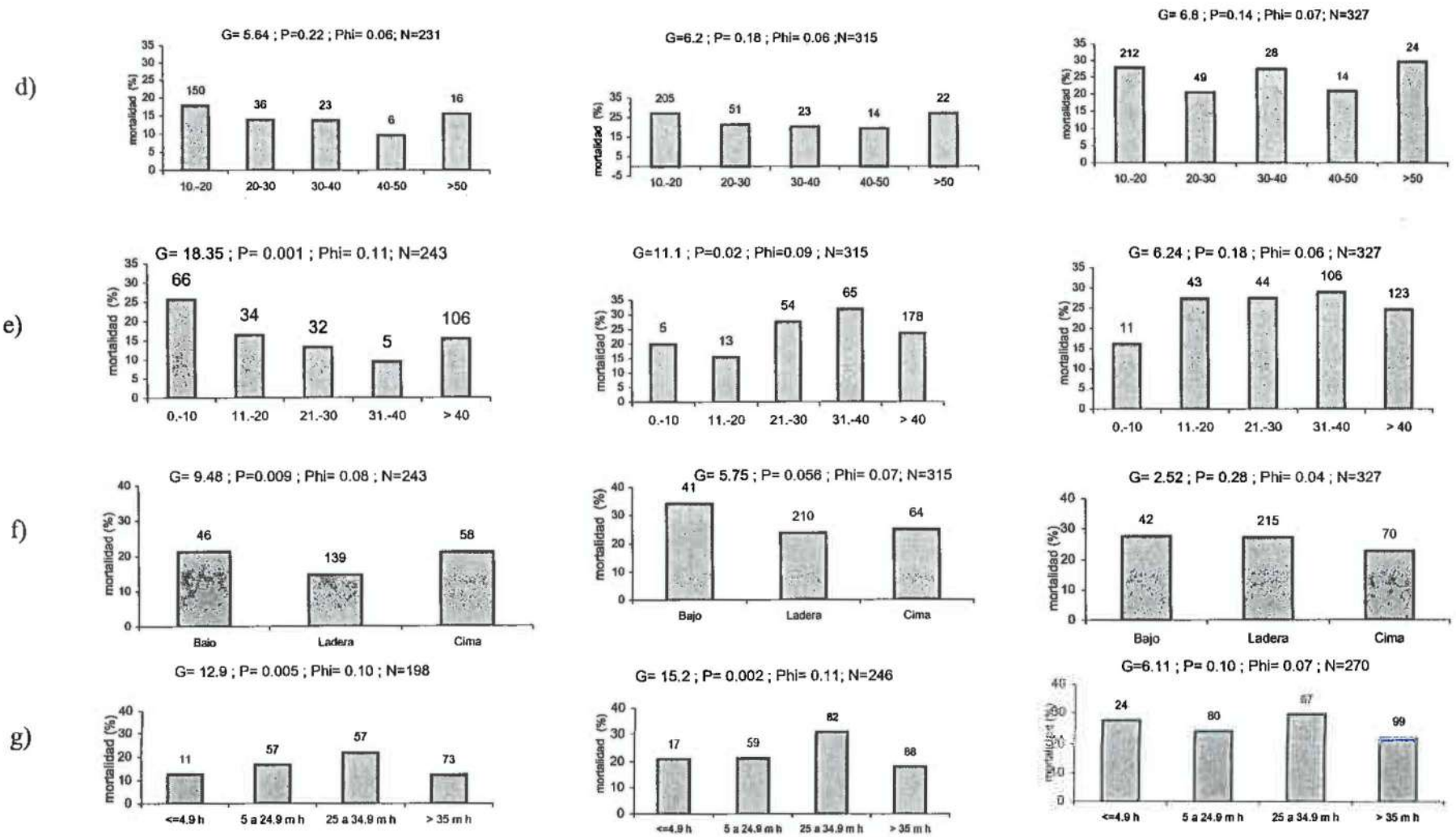


Figura 10. Relación de las proporciones de árboles muertos respecto a los vivos por tratamientos según atributos del árbol y del sitio. Bosque *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

a) Lianas, b) Forma de copa, c) Exposición a la Luz

(Valores absolutos del número de árboles muertos sobre las barras)

continuación Figura 10.



d) Clases diamétricas,

e) Clases de pendientes,

f) Posición en ladera,

g) Estrato arbóreo

(Valores absolutos del número de árboles muertos sobre las barras)

se presentó en el tratamiento "liberado", debido a que hace pocos años se practicó una liberación (en el año 1996).

Se observaron tendencias en asociar la mortalidad de los árboles a la clasificación de forma de copa ($P < 0.05$ $N = 190$), para los tres tratamientos (Fig. 10B), lo cual es difícil de explicar porque no es probable que son árboles de bajo vigor y talves está asociado a la muerte de árboles por alguna perturbación.

Los resultados encuentran que la proporción de árboles muertos fue independiente de las clases diamétricas (Fig. 10D). Aunque es evidente que un mayor número absoluto de individuos de clases menores desaparecieron durante el periodo de estudio, la gran proporción de individuos vivos en estas clases menores influyen en dicho resultado.

La tratamientos "aprovechado" y "control" presentaron asociación entre la mortalidad y las clases de estratos arbóreos ($P < 0.005$ y $P < 0.002$; $N = 198$ y 246 , respectivamente), y el mayor porcentaje de muertes se encuentra en los estratos superiores del bosque (Fig. 10G).

Algunos estudios revelan que en el bosque primario tropical no se han encontrado asociación entre la mortalidad natural y algunas variables del árbol, como las clases diamétricas y el incremento diamétrico, aunque sí entre la mortalidad y la exposición a la luz y la forma de la copa (Finegan y Camacho 1999, Lieberman *et al.* 1990, Oliver y Larson 1990).

4.4.1.2 Variables del sitio

Según se aprecia en la Fig. 10E, se han encontrado asociaciones en las proporciones de árboles muertos con las clases menores de las pendientes, para los tratamientos "control" y "aprovechado" ($P < 0.001$ y $P < 0.02$; $N = 243$ y 315 , respectivamente), sin embargo los valores absolutos indican que un mayor número de individuos murieron en clases de pendientes altas. Un estudio sobre evaluación del efecto del sitio en Finca El Cerro, en Costa Rica (Herrera 1996), incluye el grado de pendiente para explicar la variabilidad en la productividad de especies forestales, lo que sugiere cierta influencia de esta variable ambiental sobre la dinámica de la vegetación arbórea.

Los resultados de la Fig. 10F demostraron ciertas asociaciones en la mortalidad según la posición del individuo en la ladera, para el tratamiento "control". Para futuras

evaluaciones, una modificación en la clasificación será necesaria, asumiendo una mayor probabilidad de muerte en la posición de ladera que en la cima.

Para identificar la influencia de las variables pendiente, exposición y posición en la ladera sobre los árboles desraizados de los dos últimos años de evaluación (1998-99), se seleccionó la (s) variables independientes mediante una prueba de regresión múltiple. Se determinó que la dirección de caída de los árboles en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis* fue influenciada significativamente por la variable exposición ($P=0.0001$; $R^2=0.26$), es decir los arboles tienden a caer cuesta abajo. La función de regresión es la siguiente:

$$(\text{Angulo de caída del árbol}) \bar{\gamma} = 75.38 + 0.6946 (\text{expos})$$

Los resultados sugieren considerar en el apeo o corte de árboles la inercia e influencia por la exposición de la ladera, porque parece probable que un árbol tiende a deslizarse en el sentido de la pendiente y también según la exposición de la ladera en que se encuentre (Tanner 1996).

4.4.2 Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*

4.4.2.1 Atributos del árbol

En la Fig. 11 se tienen los resultados de la prueba de independencia (prueba G) y la proporción de individuos muertos según clases de los atributos del árbol. Se observó que la mortalidad fue independiente de las categorías de exposición de copa (Fig. 11C), probablemente esto se debe a que es un bosque con cierta dominancia de *Raphia taedigera* (una palma de la cual no se tienen registros), la cual produce una ligera competencia por luz y mantiene un estrato arbóreo más abierto (Kremkau 1991).

La proporción de individuos muertos, mostró cierta asociación con las clases diamétricas y presencia de lianas, siendo este último resultado similar al encontrado en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*. Según se observa a la Fig. 11B al parecer una mayor proporción de individuos fueron muertos en clases mayores, sin embargo el número absolutos de individuos muertos en dichas clases es menor. En cuanto a la proporción de individuos muertos según clases de lianas, existe cierta asociación en el tratamiento "aprovechado" y "control".

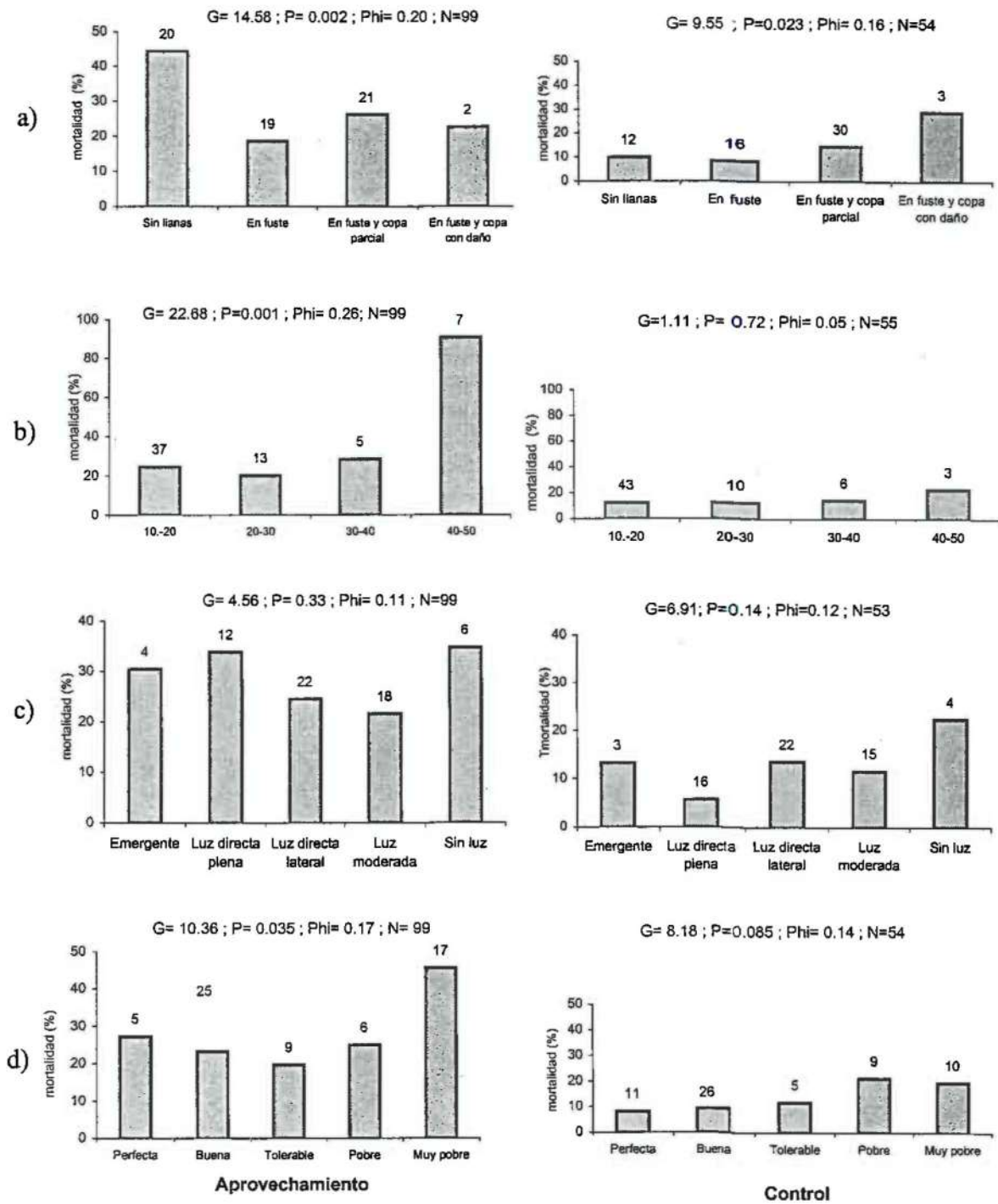


Figura 11. Relación de las proporciones de árboles muertos respecto a los vivos por tratamientos según atributos del árbol. Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

a) Lianas, b) Clases diamétricas, c) Exposición de copa, d) Forma de la copa

4.4.2.2 Variables del sitio

Para cada una de las parcelas en estudio se determinó la clase de drenaje presente debido a que el bosque en general es anegable y hay variaciones obvias del régimen hídrico del sustrato en la microtopografía. Esta gradiente de humedad ya fue detectada en estudios anteriores (Kremkau 1991).

En el Anexo 5 se presenta los resultados de 16 transeptos en cada parcela, en los que se muestreó el grado de cobertura de dos especies típicas de zonas bajas y húmedas (*Cyclanthus bipartitus* y *Dieffenbachia spp.*), así como del porcentaje de inundación. Mediante la prueba de Kruskal-Wallis se comprueba que existen diferencias significativas entre los tratamientos ($P= 0.0001$; $N=112$) con la variable porcentaje de inundación y el porcentaje de cobertura de la especie *Cyclanthus bipartitus* (lirio), lo que sugiere tomar en consideración una gradiente ambiental para las parcelas estudiadas. La clasificación final de acuerdo al promedio e intervalo de confianza del porcentaje de inundación o escurrimiento superficial se presenta en el Cuadro 10.

CUADRO 10. Categorías de drenaje por parcela en el bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Parcela	Media % (Intervalo de confianza)	Categorías de drenaje
A	5.0 (± 4.2)	Moderadamente lento
B	1.9 (± 1.5)	Moderadamente lento
C	59.2 (± 10.8)	Lento
D	53.9 (± 9.1)	Lento
E	73.8 (± 8.8)	Muy lento
F	76 (± 7.0)	Muy lento
G	77.5 (± 9.2)	Muy lento
H	96.7 (± 9.2)	Muy lento

Categorías de drenaje: Moderadamente lento = 0-30%; Lento = 30-60%, Muy lento = > 60%

4.5 Estudio intensivo de los factores determinantes en la mortalidad

Las causas, consecuencias y variabilidad de la mortalidad de árboles han sido motivo de preocupación en su estudio, porque puede ser el resultado de una interacción compleja a consecuencia de una contribución de causas acumulativas en el tiempo y de varios factores. En bosques tropicales mixtos, la mortalidad puede variar considerablemente tanto en el tiempo, como en el espacio; y en las poblaciones puede producir alteraciones en su estructura y biomasa, al liberar recursos o crear nuevos recursos (Franklin *et al.* 1987, Vanclay 1994, Finegan y Camacho 1999). Su evaluación se dificulta más aun porque a menudo es evaluada en pequeñas áreas o muestras (Swaine *et al.* 1987, Franklin *et al.* 1987).

4.5.1 Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*

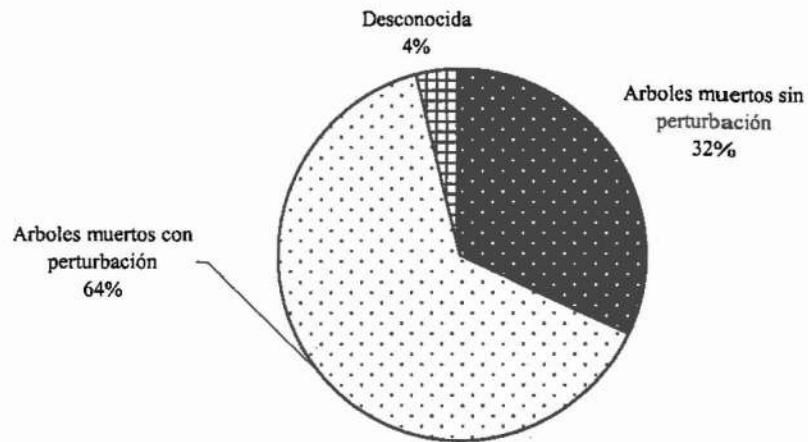
4.5.1.1 Condiciones y categorías de árboles muertos

La Fig. 12A muestra que de un total de 156 individuos muertos registrados de 1998 a 1999, la proporción de árboles muertos por efecto de alguna perturbación independiente del vigor del individuo fue de 64% y fue mayor que la de los muertos sin perturbación (32%), la cual se asume asociada con la competencia y el bajo vigor. Para el 4% de los individuos muertos restantes no fue posible identificar la causa, esto principalmente en árboles muertos durante el año 1998 y algunos que no fueron encontrados.

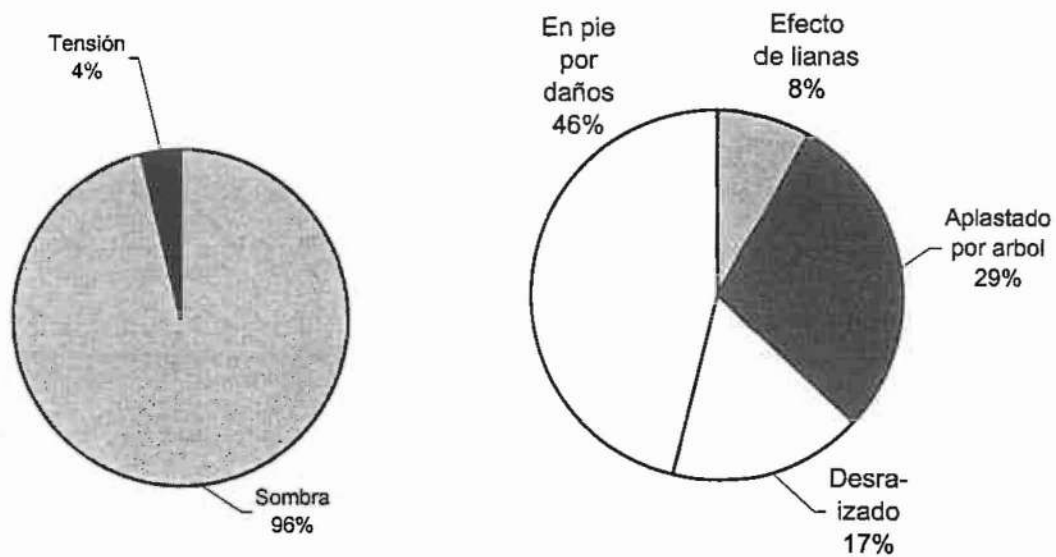
La Fig. 12B presenta la proporción de árboles muertos en un segundo nivel jerárquico de árboles muertos sin perturbación y con perturbación. Se consideró a los árboles muertos sin perturbación como aquellos que murieron de pie y sin daños visibles (atribuible a competencia o efecto de claro). Los árboles muertos con perturbación fueron aquellos muertos aplastados por un árbol/rama, efecto de lianas (derriba un fuste o produce daños en la copa), en pie por daño físico (daños al fuste o raíz y también por fenómenos naturales como rayos), desraizado por efecto de viento o pendiente.

En la categoría de árboles muertos sin perturbación, el 96% fue por efecto de sombra y el 4% debido a tensión. La categoría de muertos por perturbación mostró más individuos muertos en pie por daños físicos (46%), provocada por la caída de otro árbol o rama, seguido en importancia por la de aplastado por otro árbol o rama (29%), siendo en menor proporción por efecto de desraizamiento y por lianas (Fig. 12B).

a) Primer Nivel



b) Segundo Nivel



Arboles muertos sin perturbación

Muertos con perturbación

Figura 12. Categorías de la mortalidad de árboles en función a la perturbación. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

La Fig. 13 presenta la relación de los árboles muertos clasificados según el tratamiento y se observó que los mayores porcentajes de árboles muertos correspondían a muertos en pie sin daño en el tratamiento "aprovechado", muerto en pie por daño con proporciones similares en los dos tratamientos y el de muertos aplastados (ligeramente mayor en el tratamiento "control").

Las categorías de individuos muertos, también fue reportada por otros estudios en un bosque primario de Guyana Francesa (Durrieu 1994) se dividió la mortalidad en árboles muertos en pie y derrumbados. Otro estudio al igual clasificó los árboles muertos como desarraigado, muerto en pie y quebrado a nivel del suelo (Brokaw 1990, Putz y Milton 1990, Peralta y Hartshorn 1987)

4.5.1.2 Mortalidad natural de árboles por perturbación y sin perturbación

Bajo el supuesto de que es posible diferenciar las causas de mortalidad de los árboles ($dap \geq 10$ cm) como se presentó en el acápite 4.5.1.1, se realizó un análisis comparativo de los incrementos diamétricos y el tamaño (dap) de los árboles en las dos categorías. En la Fig. 14 se observa una diferencia en las categorías, sin embargo, existen ciertos traslapes en los árboles de menor diámetro y de menor incremento muertos en ambas categorías. Los grupos fueron validados con un análisis de discriminantes y Canónico Discriminante, asignando previamente un 50% de probabilidad de clasificación a cada grupo.

CUADRO 11. Resultados del análisis de Discriminantes y Canónico Discriminante para validación de dos grupos de árboles muertos. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica

Variabes	Sin perturbación	Con perturbación
N	45	77
Media Incremento (mm)	1.8	3.2
Media diámetro (cm)	185.2	272.5
Probabilidad de Clasificación %	77.8	51.9
Tasa de error	0.35	
Peso asignado	45	77
Análisis Univariado Pr > F	0.0354	0.0013
Correlación Canónica W. Lambda	0.0028	

a) Liberado: (N = 54)

b) Aprovechado: (N = 44)

c) Control: (N = 58)

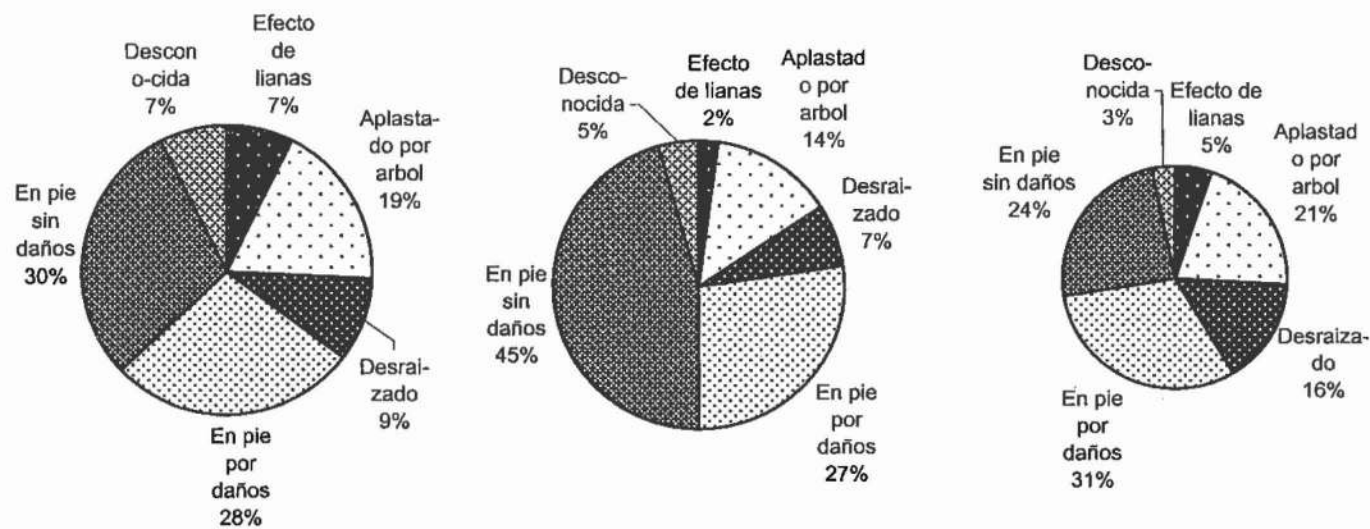


Figura 13. Mortalidad asociada a sus causas/factores por tratamientos, resultados de dos años de evaluación y registro. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

Según el Cuadro 11 y para una probabilidad de clasificación previa asignada del 50% a los dos grupos, los resultados validaron que son diferentes los promedios simultáneos de incremento y dap en las dos categorías determinadas previamente, lo que demuestra que las dos categorías difieren no solo en la perturbación como causa directa o no de la muerte, sino que también a otras características importantes como el tamaño y el vigor.

La Fig. 14 indica que árboles grandes ($dap \geq 30$ cm) o pequeños pero con una alta tasa de crecimiento, tienen como principal amenaza la perturbación debida a que ya se escaparon de los efectos de la competencia. Se sugiere que los árboles suprimidos de rápido crecimiento posiblemente mueren aplastados o arrastrados por otros árboles mayores, que concuerda con lo reportado por Lieberman *et al.* (1985) y Franklin *et al.* (1987). Los árboles clasificados como muertos sin perturbación fueron pequeños y mostraron una baja tasa de crecimiento. Aquellos árboles de mayor tamaño ($dap \geq 30$ cm) que murieron sin perturbación y presentaron un crecimiento reducido, probablemente se debió a su senescencia.

Los estudios de la mortalidad de árboles en bosques tropicales señalan que existen tendencias o que son mayores las tasas de mortalidad entre árboles de bajo vigor o de crecimiento lento (Swaine *et al.* 1987, Primack *et al.* 1985, Lieberman *et al.* 1985). Sin embargo, estos resultados sugieren que es necesario profundizar en la clasificación de individuos muertos naturales, por efecto o no de una perturbación, y al igual que para otros tipos bosques, desarrollar modelos predictivos de la mortalidad de árboles. Se debe considerar que aunque una alta proporción de individuos muere con tasas reducidas de incremento diamétrico, una proporción significativa muere independientemente de su vigor, a causa de perturbaciones, probablemente influenciada por las operaciones de manejo o perturbaciones naturales.

4.5.1.3 La asociación con atributos y variables

Los resultados de las pruebas de independencia (prueba G) Acápite 4.4 de determinación de categorías de muertes permitieron identificar, en una primera aproximación tentativa, las variables que podrían estar asociadas a la mortalidad natural de árboles en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, asimismo se toman en cuenta los resultados de otros estudios en bosques tropicales (Camacho y Finegan, 1997, Primack *et al.* 1985, Vanclay 1994).

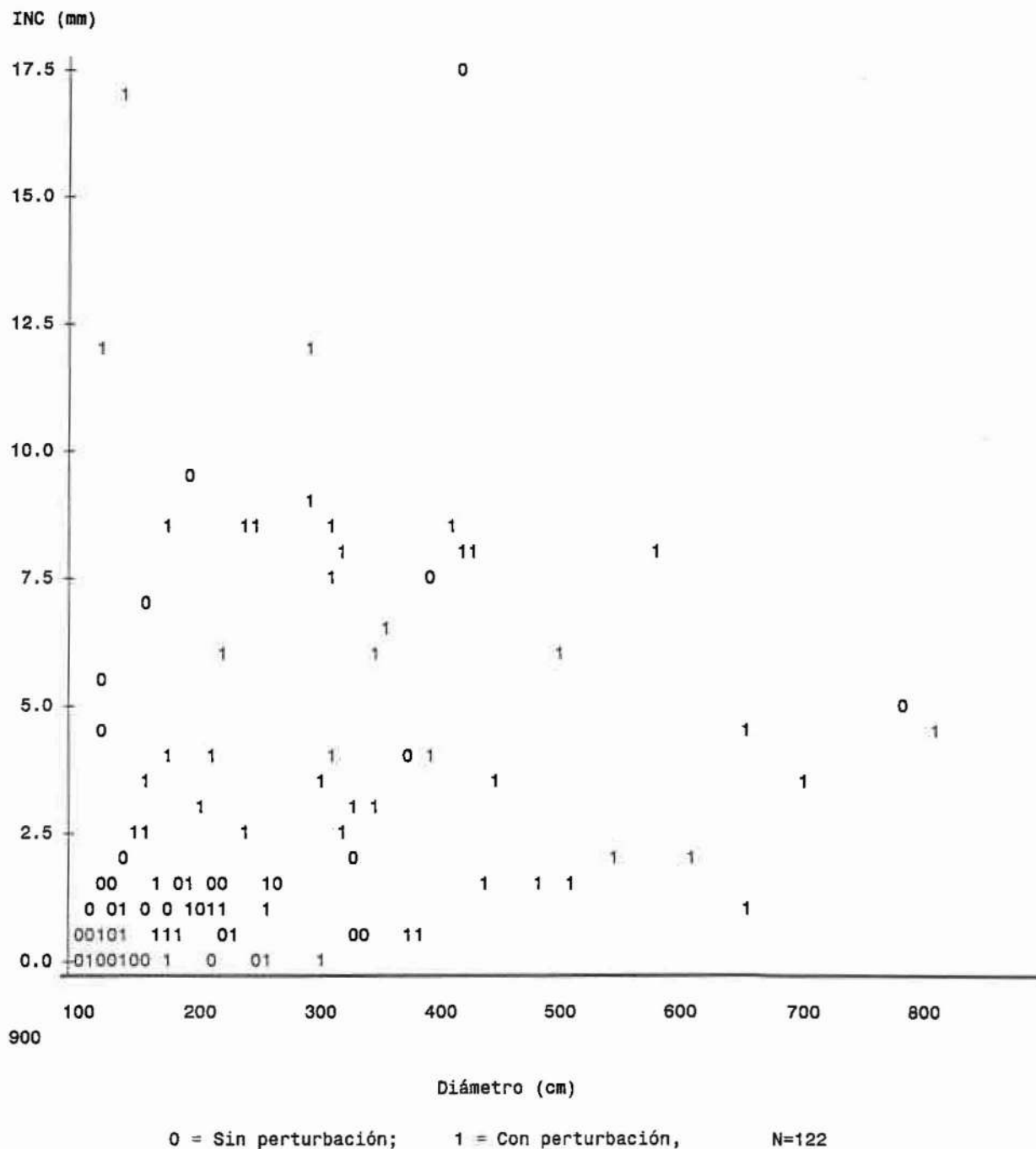


Figura 14. Distribución de árboles muertos perturbados y no perturbados (se excluye *palmas*), en función de las variables incremento diamétrico y diámetro, durante 1998-99. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

Con base en este análisis se tienen las siguientes variables:

- a) Variable de competencia: exposición a la luz y forma de copa,
- b) Variables de sitio: pendiente o posición en la ladera, y
- c) tratamientos

4.5.1.4 Análisis de correspondencia múltiple

El análisis de correspondencia es un procedimiento gráfico para representar asociaciones y relaciones entre las categorías de las distintas variables, donde el plano producido por el análisis de correspondencia contiene dos juegos de puntos: uno correspondientes a filas y otro a las columnas, ambos con similares perfiles (distribución). La posición de los puntos en el plano refleja la asociación. Este procedimiento es utilizado ampliamente por investigadores para encontrar diferencias en composición de especies bajo diferentes variables ambientales o unidades de vegetación (Cajo y Braak 1986, Spitzer *et al.* 1997).

En el Anexo 7 se presenta la descomposición de los valores de X^2 y de inercia, con los porcentajes de las principales inercias encontradas o las de mayor peso para las relaciones dimensionales, entre los niveles de las distintas variables. Se aprecia que las dos variables de mayor peso no fueron superiores al 50%, lo que indica que las relaciones no son muy fuertes entre sí. Sin embargo, fue posible bajo consideraciones ecológicas encontrar alguna explicación a los resultados de dicho análisis.

La Fig. 15 presenta el análisis correspondiente de las variables elegidas en torno a los tratamientos implementados y su interpretación conduce a las siguientes consideraciones de asociación y relación de la muerte de árboles respecto a variables y niveles.

Se aprecia que la muerte de individuos de clases diamétricas mayores a 50 cm, con forma de copa completa y plena iluminación, no estaría asociada a ningún tratamiento en particular, pudiendo probablemente atribuirse a una muerte por senescencia (Krebs 1985). Así mismo, es posible observar que los tratamientos de intervención tienen ciertos niveles en común asociadas a la mortalidad y el tratamiento "control" asociaciones específicas.

En el tratamiento "control", los árboles al morir tendían a presentar copas con pocas ramas, iluminación nula (sin luz) y esto ocurrió en asocio a una posición de ladera baja; asimismo, se sugiere que murieron individuos preferentemente de clases diamétricas bajas (dap entre 10 y 30 cm), los cuales mostraron copas mal formadas y presentaron iluminación baja.

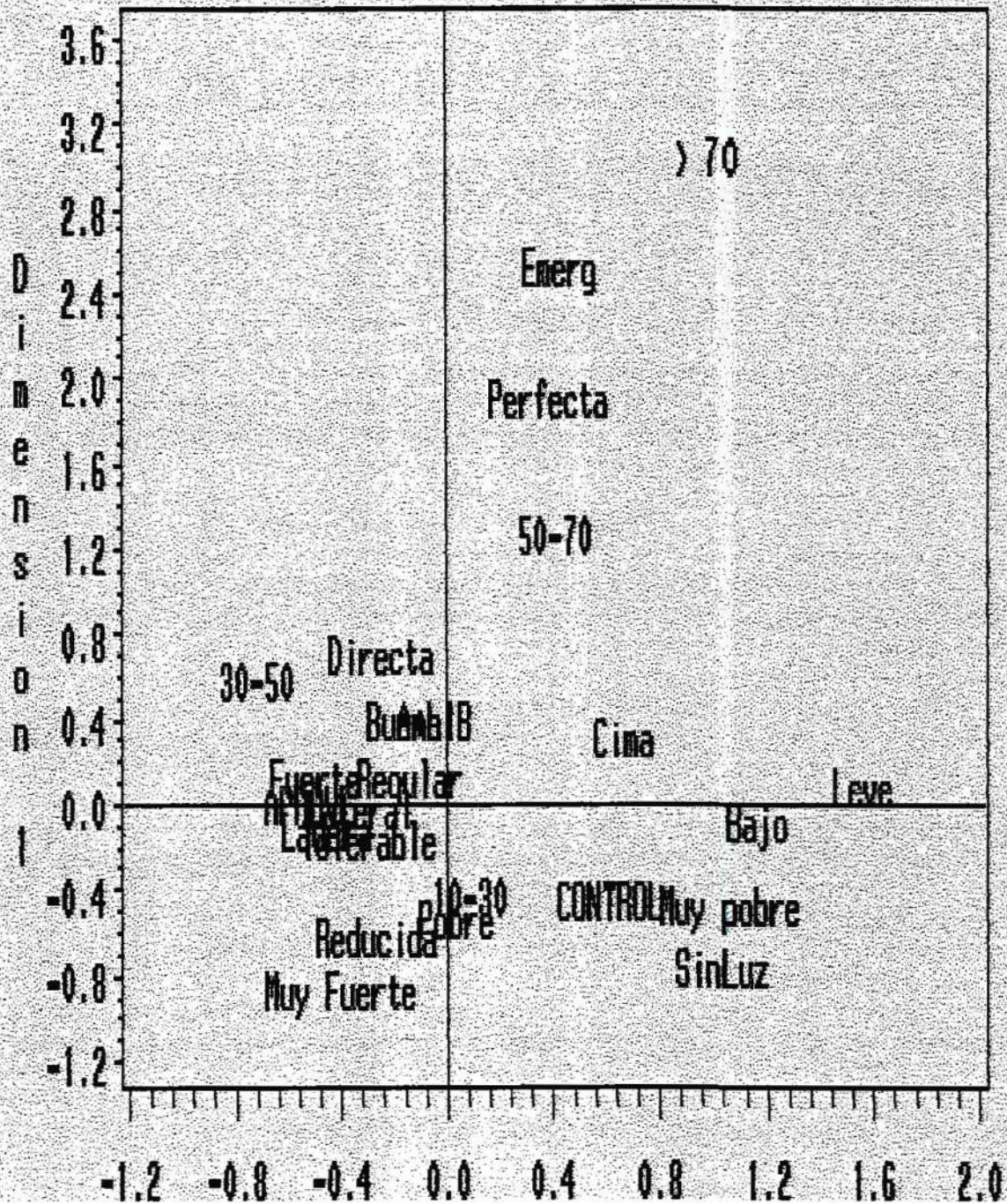


Figura 15. Análisis de correspondencia múltiple. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

Individuos que mueren en pendientes muy fuertes estaban asociados a cierto grado de iluminación baja, sin relación a algún tratamiento. Estos resultados son coincidentes con la clasificación de individuos muertos en pie sin daños.

Árboles muertos en pendientes leves y en posición de cima tendieron a no presentar asociación alguna con otra variable ni menos con algún tratamiento, aunque árboles muertos en pendientes leves pudieran encontrarse en cierto grado asociados a una clase de posición de ladera bajo.

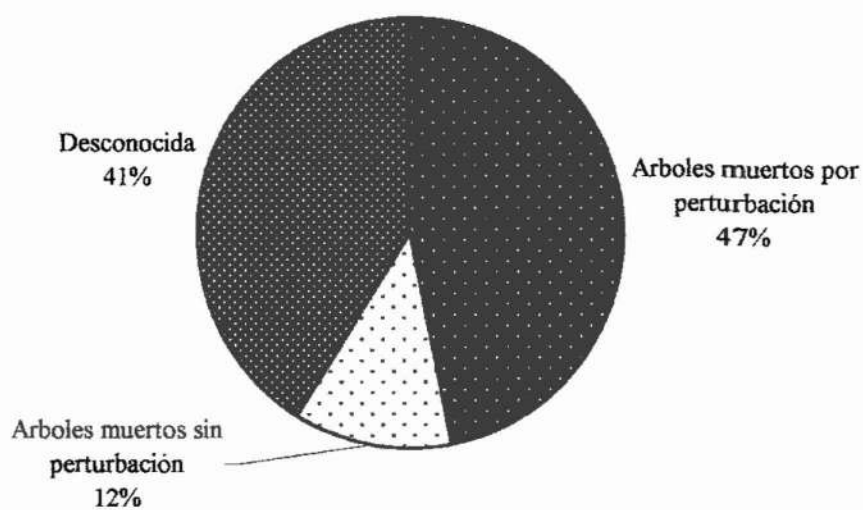
En el tratamiento "aprovechado", se observó una tendencia a asociar la mortalidad con árboles que presentaron iluminación parcial, con copas de medio círculo, ubicados en posición de ladera y en pendientes fuerte y moderada. El tratamiento "liberado", tendió a estar fuertemente asociado con individuos muertos de copa irregular y en menor grado con árboles de iluminación vertical y de clases diamétricas entre 30 a 50 cm, y parece presentar cierto grado de asociación con las pendientes fuerte y moderada.

4.5.2 Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*

4.5.2.1 Condiciones y categorías de árboles muertos

El estudio de las causas de mortalidad de 109 árboles muertos en los períodos 1994 a 1996 y 1996 a 1999, permitió en el corto plazo categorizar la condición y causa probable de su muerte. En la Fig. 16A se muestra la relación de los árboles muertos en función a una clasificación por el efecto de perturbación referida a las seis parcelas en estudio. Se encontraron 47% de los árboles muertos por efecto de alguna perturbación, 12% sin perturbación y 41% se desconoce su causa debido a la desintegración de los árboles..

La Fig. 16B, asociada a un segundo nivel de clasificación, muestra que del total de árboles muertos sin perturbación, el 66% se produjo por el efecto de sombreamiento y el 34% por tensión. En cuanto a los árboles muertos con perturbación, sobresale el mayor porcentaje de muertes por desraizamiento (66%), aplastados por árboles caídos naturalmente (13%) y a consecuencia del peso de la biomasa de lianas (6%). Según J. Sánchez S. (comunicación personal), propietario de la finca, el desraizamiento de los árboles podría ser causado por los vientos ciclónicos del lugar. El autor confirmó en 1999 este suceso, al observar en la parcela "F" a tres individuos desraizados juntos, como consecuencia de dichos fenómenos.



b) Segundo Nivel

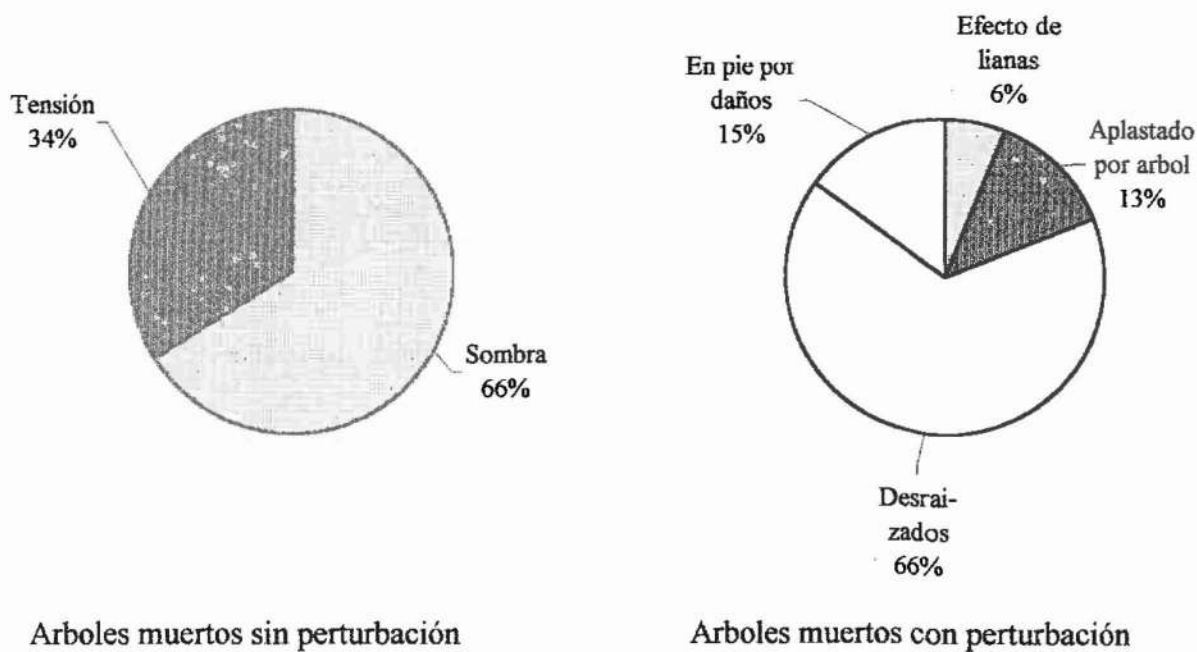


Figura 16 Categorías de la mortalidad de árboles en función a la perturbación. Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Las condiciones ambientales como vientos o ciclones asociados al alto grado de humedad del sustrato (inundación temporal) probablemente son los más influyentes. Kremkau (1991, Kapp *et al.* (1991) reportaron que el dosel de este bosque se encontraba abierto, determinó en la isla de Barro Colorado, que la frecuencia de la caída de árboles estuvo influenciada por las lluvias fuertes y vientos

En las Figs. 17A y 17B se presentan las proporciones de árboles muertos por tratamientos. En el tratamiento "control" se aprecia que el mayor porcentaje de mortalidad fue debida al desraizamiento (61%), en pie por daños (13%) y aplastados (13%). Como se mencionó, las parcelas en este tratamiento fueron clasificadas en el Cuadro 10 con una categoría de drenaje muy lento y esta es posiblemente otra de las causas influyentes en el desraizado.

En el tratamiento "aprovechado", la muerte de árboles en pie sin daño es considerablemente más alta que en el tratamiento "control" (32%), probablemente la categoría de drenaje en las que se encuentran influya en la densidad de la población de *Raphia taedigera* y la competencia sea mayor entre los árboles. El estudio de Kremkau (1991), señala que en las partes mas bajas se presenta una napa freática alta con inundaciones y parcialmente dominada por *Raphia taedigera*.

Los resultados de los sitios estudiados (Figs. 12A y 16A) indican que la mortalidad por efecto de una perturbación fue mayor por árboles desraizados en el bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra* (66%) y que la proporción de árboles muertos en pie con daño físico fue mayor en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis* (46%); así mismo, que árboles muertos sin perturbación por efecto de la sombra (competencia) fue mayor en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis* (96%). Estos resultados parecen mostrar relación con las características particulares de los sitios.

4.5.2.2 Mortalidad natural de árboles por perturbación y sin perturbación

Estudios de modelos de crecimiento y rendimiento simulan la mortalidad con base en la muerte de árboles según un vigor bajo (crecimiento lento de los individuos antes de morir). Sin embargo, según se observa en la Fig. 16^a, es posible que una alta proporción de individuos muera por efecto de alguna perturbación.

a) Aprovechamiento: (N = 44)

b) Control: (N = 32)

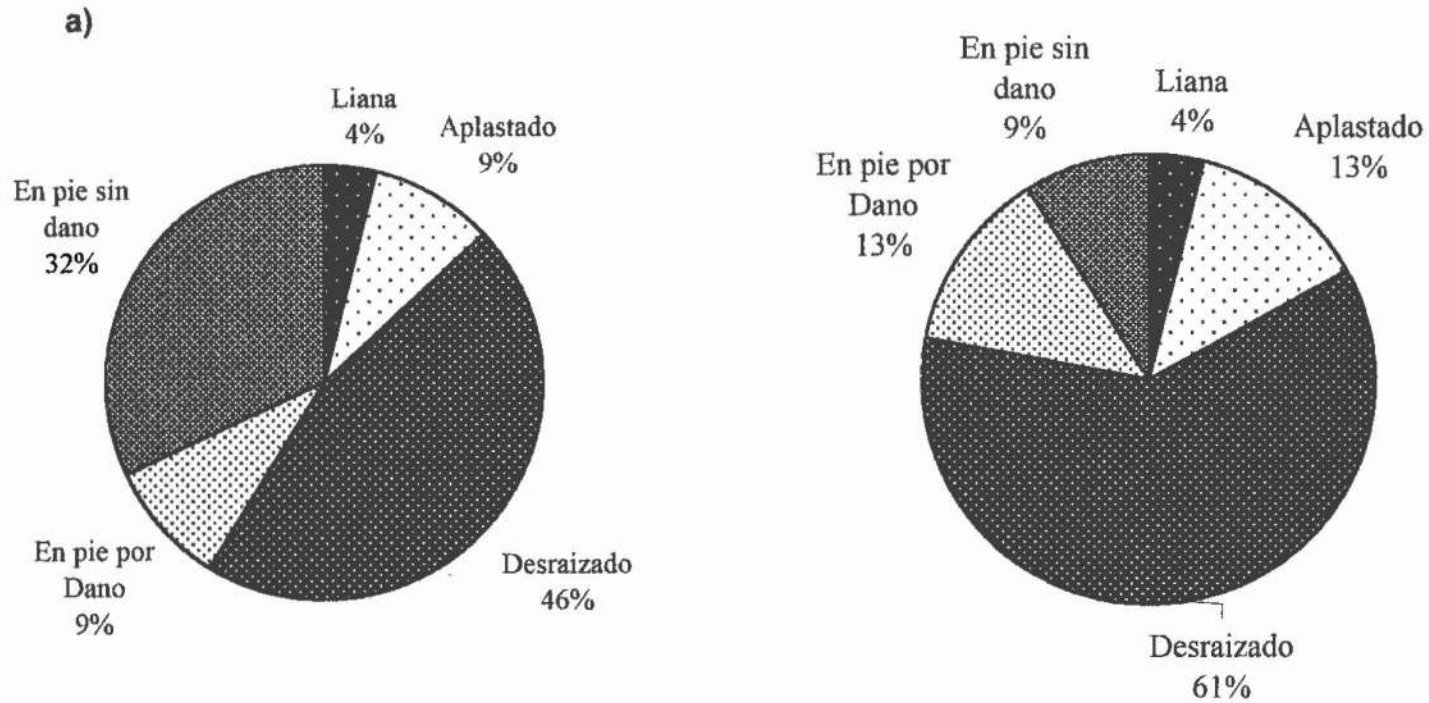


Figura 17. Mortalidad asociada a sus causas/factores por tratamientos resultado, de dos periodos de evaluación y registro (1994-96 y 1996-99). Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

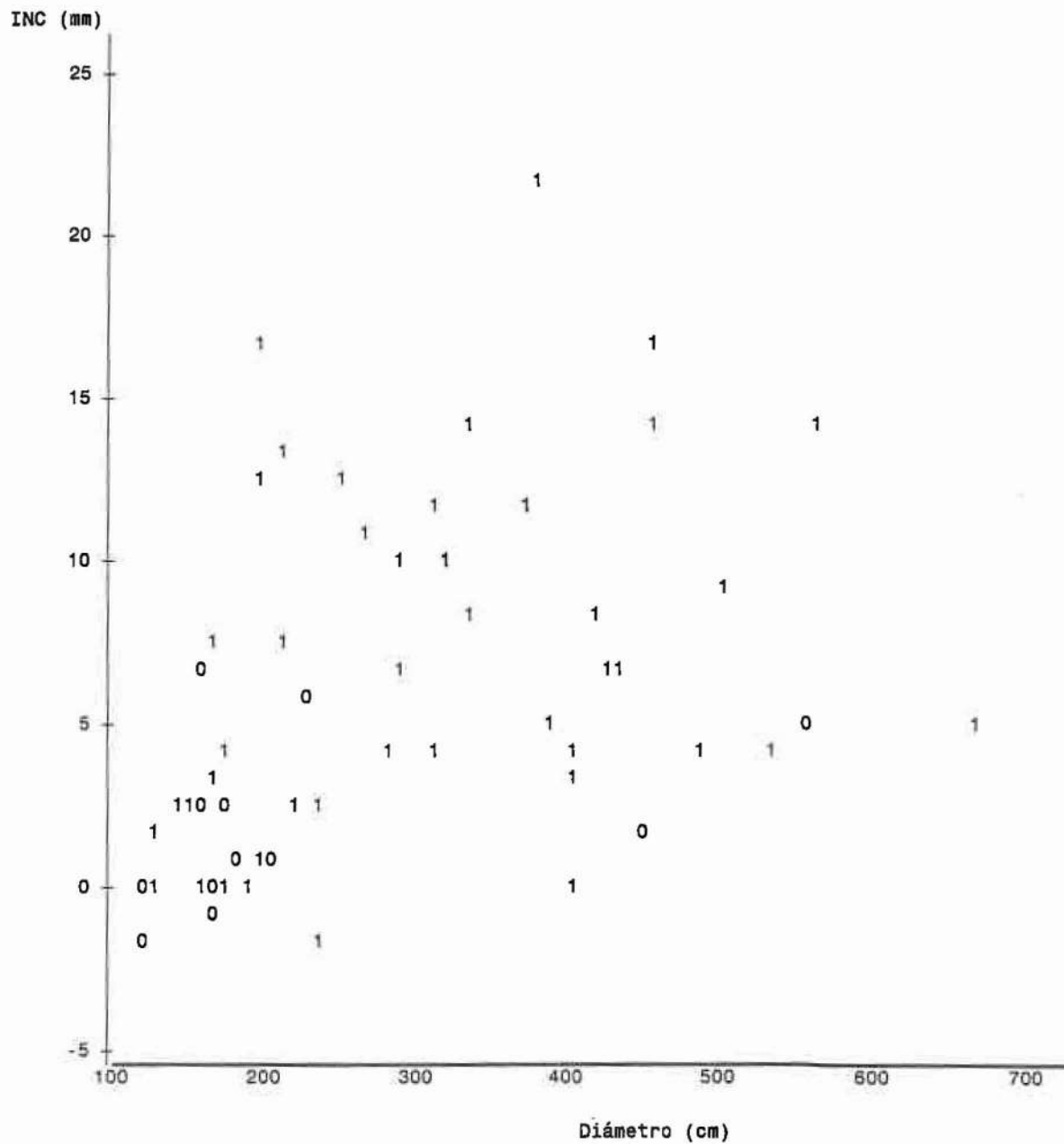
Al igual que en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis* y tomando en cuenta el número de árboles muertos en dos grandes grupos clasificados previamente (muertos con perturbación y sin perturbación de la Fig. 16), se procedió a validar estadísticamente dicha agrupación asignando una probabilidad de clasificación previa del 50% a cada variable.

Los resultados del Cuadro 12 indican que los promedios simultáneos del incremento diamétrico y clase de diámetro fueron diferentes en los árboles muertos clasificados previamente como árboles muertos con perturbación y sin perturbación. Esto debido a que la probabilidad de clasificación es cierta en un 66.7% en árboles sin perturbación y de 67.4% en el grupo de árboles muertos con perturbación, lo cual confirmó que las tasas de mortalidad natural de árboles pueden verse incrementada por la muerte de árboles debida a alguna perturbación.

CUADRO 12. Resultados del análisis de Discriminantes y Canónico Discriminante para validación de dos grupos de árboles muertos. Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

VARIABLES	SIN PERTURBACIÓN	CON PERTURBACIÓN
N	12	46
Media Incremento (mm)	1.9	6.8
Media diámetro (cm)	204.4	282.2
Probabilidad de Clasificación %	66.7	67.4
Tasa de error	0.33	
Peso asignado	12	46
Análisis Univariado Pr > F	0.0044	0.0793
Correlación Canónica W. Lambda	0.0131	

Los individuos grandes ($dap \geq 25$ cm) que murieron sin perturbación probablemente deben su muerte a la senescencia (Fig. 18). Estudios sobre dinámicas de poblaciones encuentran que las tasas de mortalidad natural son marcadamente altas en árboles que no presentan crecimiento diamétrico o que son negativos (Swaine *et al.* 1987, citado por Swaine *et al.* 1987, Camacho y Finegan 1997), y que la muerte de los árboles esta asociada a algún disturbio o proceso y consecuentemente con relación a su vigor (Franklin *et al.* 1987).



0 = Sin perturbación, 1 = Con perturbación, N=46

Figura 18. Distribución de árboles muertos perturbados y no perturbados, en función de las variables incremento diamétrico y diámetro, durante 1994-99. Bosque de Carapa, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Esto parece demostrar que una clasificación de causas de mortalidad no puede ser independiente de su asociación con el vigor de los individuos bajo estudio y probablemente lo adecuado sea considerar los dos grandes grupos señalados en estudios sobre de modelos de crecimiento y rendimiento, cuando se trate de modelar la mortalidad natural de árboles en bosques sometidos al manejo forestal.

En general los resultados son similares en cuanto a una clasificación de árboles muertos perturbados y sin perturbar, basados en el incremento y tamaño de los árboles muertos en los dos bosques estudiados (Cuadro 11 y 12), siendo la categoría mejor clasificada la de muertos sin perturbación, con 77.8% de probabilidad para una tasa de error de 0.35.

En este sentido, el presente trabajo presenta una dicotomía en el grupo de árboles muertos, porque en ambos bosques hubo un grupo de árboles que murieron por un vigor bajo, como se ha descrito, y cuya muerte no estuvo asociada con la perturbación. Durante los dos años evaluados, este grupo fue proporcionalmente más pequeño que otro grupo de árboles cuya muerte fue causada por algún tipo de perturbación, los cuales tendían a presentar diámetros mayores ($dap \geq 25$ o 30 cm) que los del primer grupo, o si eran pequeños al morir, tendían a ser de crecimiento más rápido que los del otro grupo. También se pudo apreciar que árboles pequeños y de rápido crecimiento murieron presumiblemente aplastados (Figs. 14 y 18).

4.5.2.3 La asociación con atributos y variables

Los resultados anteriores respecto a los atributos del árbol, la variable del sitio y categorías de mortalidad, permitieron de manera preliminar, asociar las variables analizadas con la mortalidad de árboles en el bosque estudiado. Siendo las siguientes las que pasarían a un análisis posterior:

- a) atributos del árbol: exposición a la luz, forma de copa y clases diamétricas, y
- b) variable de sitio: categorías de drenaje.

4.5.2.4 Análisis de correspondencia múltiple

Para un total de 200 individuos muertos se identificó sus atributos, diámetros, año de muerte, parcela, tratamiento y categoría de drenaje, a los cuales se aplicó el procedimiento CORRESP de SAS. En el Anexo 6 se presenta la descomposición de los valores de X^2 y de inercia para las variables y niveles de mayor peso en sus relaciones dimensionales.

Nuevamente se observa al igual que en las pruebas de *G* aplicadas a los atributos del árbol, que las relaciones no son muy fuertes.

En la Fig. 19 se tiene el diagrama del análisis de correspondencias entre las variables y sus categorías, en una parcela de dos dimensiones. Al igual que en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, la categoría de dap > a 50 cm está asociada al parecer exclusivamente con la clase de exposición a la luz emergente y a la forma de la copa perfecta. Es así, que la muerte del árbol fue presumiblemente independiente de los tratamientos aplicados y quizás fuese producto de la senectud de los individuos (Franklin *et al.* 1987).

El tratamiento "aprovechado" parece estar asociado con la categoría de drenaje moderado, y el tratamiento "control" exclusivamente con la categoría de drenaje muy lento. Esto parece sugerir la relación de un gradiente de humedad en los tratamientos. No obstante, se tiene que considerar que la clasificación de drenaje fue realizada a nivel de parcelas y no de los individuos, lo que se presume influye en la asociación.

Independientemente de los tratamientos, se observó que la muerte de árboles de diámetro menores (dap ente 10 y 20 cm), probablemente estuvo asociada con una forma de copa pobre, de iluminación lateral y regular (es decir, moderada). Sobre el plano del eje 0 de las dos dimensiones (Fig. 19), el peso asignado a las variables fue menor, y por consiguiente, se sugiere que existió una débil asociación entre árboles muertos con clases diamétricas entre 30 a 50 cm y forma de copa buena e iluminación directa. Individuos con forma de copa tolerable, presentaron una débil asociación con individuos de clases diamétricas de 20 a 30 cm.

En general los atributos del árbol y sus categorías no presentaron asociaciones fuertes de causa/efecto con los tratamientos implementados en los bosques estudiados, que permitan continuar en un análisis más riguroso de las relaciones conjuntas entre los atributos del árbol y las variables del sitio.

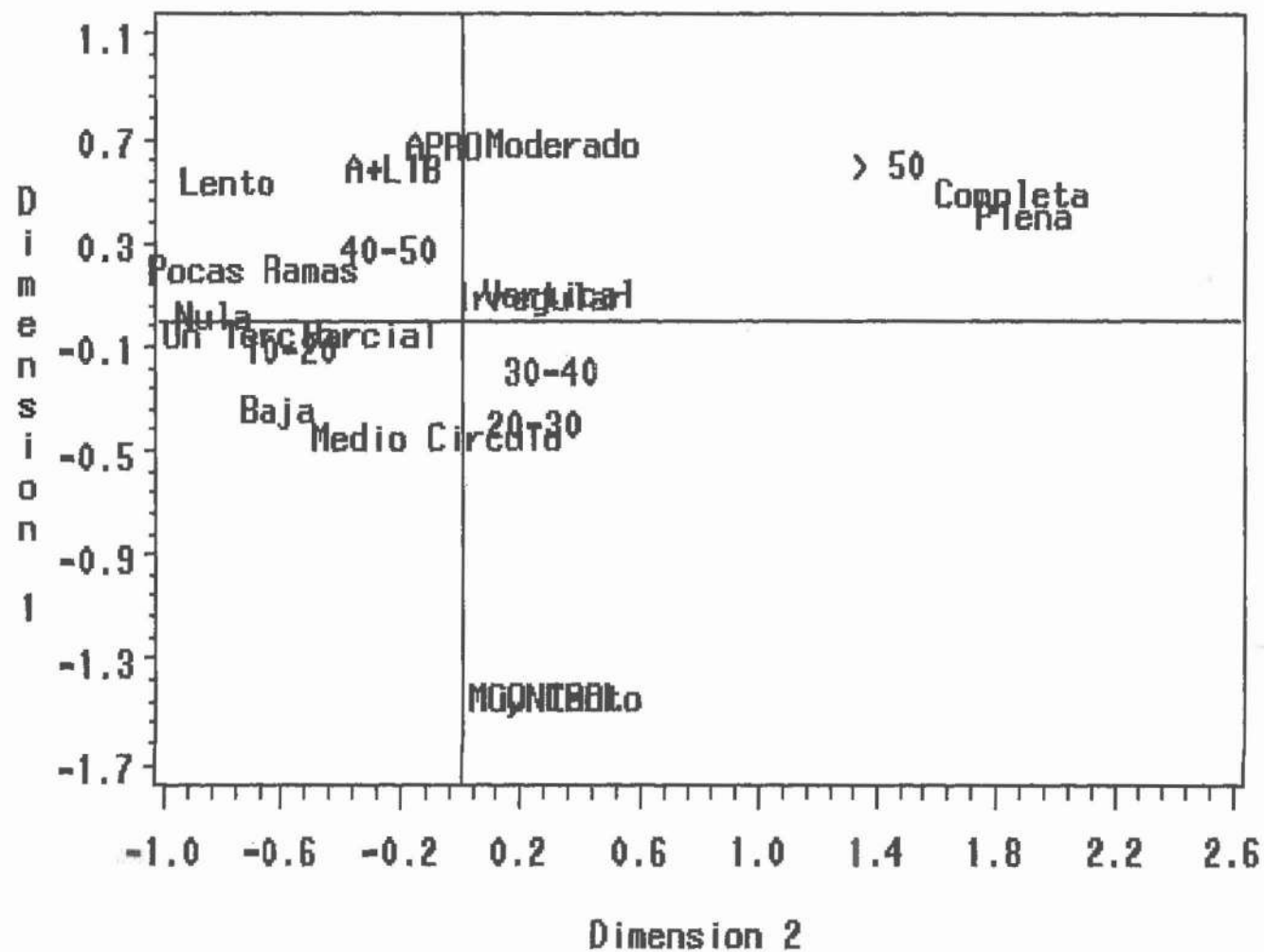


Figura 19. Análisis de correspondencia múltiple. Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

CONCLUSIONES

Los bosques estudiados recuperan su población inicial de árboles luego de los tratamientos silviculturales alrededor del sexto año post intervención, probablemente por la influencia del crecimiento de la masa forestal remanente que promueve el ingreso de un mayor número de reclutas a la primer clase diamétrica ($dap \geq 10$ cm), así como a la reducción de la tasa de mortalidad post aprovechamiento.

El conocimiento del área basal es fundamental para planificar futuras intervenciones. Los bosques estudiados muestran cambios significativos en su área basal derivados del aprovechamiento y tratamiento y se encuentran aun en una etapa de recuperación dentro de un rango permisible de área basal óptima. Al ser lenta la recuperación de su área basal, se sugiere continuar con evaluaciones a largo plazo para monitorear su evolución.

La tasa de mortalidad natural es una variable importante en el monitoreo del impacto de la intervención en los bosques estudiados, por cuanto esta se incrementó significativamente en el tiempo (durante y después del aprovechamiento), estabilizándose en el último periodo de observación, es decir aproximadamente a los siete años post intervención. Se encontró que las tasas de mortalidad natural no difieren significativamente entre los tratamientos aplicados durante 1990-93, 1993-96 y 1996-99 en los dos bosques estudiados.

Las tasas de mortalidad más altas encontradas en los dos bosques de estudio fueron de 3.6% en el bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis* y 4.8% en el bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, durante 1990-93. Estas resultaron aceptables dentro de un rango de mortalidad permisible para bosques tropicales maduros intervenidos.

Los resultados sugieren prestar mayor atención a las interacciones organismo-ambiente físico cuando se estimen tasas de mortalidad, debido a que las condiciones del sitio (pendientes, gradientes de humedad, exposición) pueden estar asociadas a la variación natural de la mortalidad y enmascarar los efectos de una intervención antropogénica.

El análisis de correspondencia múltiple, puede constituirse en una herramienta útil para investigaciones orientadas a identificar asociaciones o relaciones entre múltiples niveles de variables asociadas a la mortalidad, sin embargo requiere de pruebas más exhaustivas para identificar previamente variables asociadas a la mortalidad.

Con base en el estudio intensivo realizado, se encontró que la mortalidad de árboles podría estar asociada con la perturbación y que existe un grupo de árboles que muere debido a un vigor bajo y otro, que puede ser mayor, donde la muerte está asociada a algún grado de perturbación. Este resultado sugiere que modelos de crecimiento y rendimiento no deberían simular la mortalidad principalmente con base en un vigor bajo, sino que deben contemplar altas proporciones de árboles que mueren a causa de la perturbación y que pueden ser de grandes dimensiones y de crecimiento rápido.

BIBLIOGRAFIA.

- ALDER, D. 1995. Growth modelling for mixed tropical forests. Oxford Forestry Institute, Tropical Forestry Papers N° 30. University of Oxford. 231 p.
- ALDER, D. 1997. El modelo de simulación para el manejo de los bosques tropicales naturales. Colección Técnica Manejo de Bosque Natural N° 9. Proyecto de manejo Integrado del Bosque Natural (DFID, CODEFORSA-MINAE-ITCR). C. Quesada, Costa Rica. 58p.
- ALDER, D.; SYNNOT, T.J. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forests. Oxford Forestry Institute. Tropical forestry paper 25. 124 p.
- BARBOUR, M.; BURK H.J.; PITTS, W.D.. 1987. Terrestrial Plant Ecology. Menlo Park, California 623 p.
- BAUR, G.N.1968. The ecological basis of rainforest management. Sydney, Australia. 499p.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. Londres. 876 p.
- BEEK AUS DER, R.; SAENZ G. 1992. Manejo forestal basado en la regeneración natural del bosque: estudio de caso de los robledales de altura de la cordillera de Talamanca
- BROKAW, N.V.L. 1990. Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. *In* Ecología de un Bosque Tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Leigh, E.G; Rand, A.R.; Windsor, D.M. (ed) Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, República de Panamá p. 163-172
- BRUENIG, E. F. 1996. Conservation and management of tropical rainforests. An integrated approach to sustainability. University of Hamburg. Germany. 338 p.
- CAJO J. F., BRAAK, T 1986. Canonical correspondence analysis a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67 (5) 1167-1179.

- 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. Unidad de Bosques Naturales, CATIE, Serie Técnica. Informe Técnico N° 295. Turrialba, Costa Rica. 54 p.
- CAMPOS, W. 1990. Análisis de suelo en bosquetes: informe de trabajo. Turrialba, C.R., CATIE 4 p. Sin publicar.
- CARRERA, F. G. 1993. Rendimientos y costos de las operaciones iniciales de manejo en un bosque primario de la Zona Atlántica de Costa Rica. Tesis. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza Turrialba, Costa Rica. 91p.
- CATIE, 1994. Área de demostración e investigación "Los laureles de Corinto". Unidad de Manejo de Bosques Naturales. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. s/n.
- CATIE, 1998. (borrador). Guía para el establecimiento y medición de parcelas permanentes de muestreo en bosques tropicales tropicales. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Unidad de Manejo de Bosques Naturales. Costa Rica. 30 p.
- CATIE. 1996. Silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales. Curso intensivo internacional. Volumen 2. Serie Material Educativo N° 34. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 73 p.
- CFV, 1998. Estándares para la certificación del manejo forestal para productos maderables en tierras bajas de Bolivia. (borrador final del Comité de Estándares). Consejo Boliviano para la certificación Forestal Voluntaria. Santa cruz, Bolivia. 17p.
- 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.
- CLARKE, G.L. 1958. Elementos de ecología. Ediciones Omega. Barcelona, España. 615 p.

- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. 1993. Modelos de crecimiento y producción en árboles tropicales: datos de grandes parcelas. *In* V reunión internacional silvicultura y desarrollo sostenible en América Latina. (1993, Palmira, Colombia) Actas. Palmira, Colombia. 14-20 p.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* (65) 4: 419-439.
- CROME F.H.; MOORE L.A.; RICHARDS G.C. 1992. A study of logging damage in upland rainforest in North Queensland. *Forest Ecology and Management* 49:1-29.
- CURTIS, J.F.; McINTOSH, R.P. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434 - 450.
- DAWKINS, H.C. 1958. The management of the natural tropical high forest with special reference to Uganda Imperial Forestry Institute, University of Oxford. 155 p.
- DE GRAFF, N.R. 1986. A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forests in Suriname Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 250p.
- DELGADO, D.; FINEGAN, B.; ZAMORA, N.; MEIR, 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. Unidad de Bosques Naturales, CATIE, Serie Técnica. Informe Técnico N° 298. Turrialba, Costa Rica. 43 p.
- DELGADO, L.D.; FINEGAN, B.; ZAMORA, N. (en prep.). Impactos del manejo para producción de madera sobre la comunidad de palmas de un bosque húmedo neotropical s/n.
- DEL VALLE, A.J.I. 1996. Silvicultura en los bosques de guandal del pacífico Sur Colombiano. *In* Experiencias prácticas y prioridades de investigación en silvicultura de bosques naturales en América Tropical (1997, Pucallpa, Perú). Actas. Turrialba, Costa Rica. p. 113-124.

- DONOZO, Z. C. 1981. *Ecología Forestal: el bosque y su medio ambiente*. Universidad Austral de Chile. Chile. 369 p.
- DURRIEU, L.D.M. 1994. Mortalité des arbres en forêt primaire de Guyane Française. *Bois et Forêts des Tropiques*. 94 (239) 43-57.
- DYKSTRA, D.P.; HEINRICH, R. 1992. Sustaining tropical forests through environmentally sound harvesting practices. *Unasylva* FAO. (43) :169 p.9-15.
- CHAZDON, R. 1987 Aspectos importantes para el estudio de los regímenes de luz en bosques tropicales (panel). *Revista Biología Tropical*. 87 (35)1: 191-196.
- FINEGAN, B. 1997a. (borrador) *Ecología: introducción a la ecología de poblaciones*. Apuntes de clases. Escuela de posgrado. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 10 p.
- FINEGAN, B. 1997b. (borrador) *Comunidades de bosques tropicales: historia, perturbación y el efecto del ambiente físico*. Apuntes de clases. Escuela de Posgrado. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 55 p.
- FINEGAN, B. 1997c. (borrador) *Los ambientes tropicales y el ajuste de los organismos*. Apuntes de clases. Escuela de Posgrado. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 13 p.
- FINEGAN, B.; CAMACHO M. 1998. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and management* 121: 177-189.
- FINEGAN, B.; DELGADO, D. 1997. *Los ambientes forestales tropicales y el ajuste de las especies vegetales*. Apuntes de clases. Escuela de Posgrado. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 15p.
- FOSTER, R.B.; BROKAW, N.V.L. 1990. Estructura e historia de la vegetación de la isla Barro Colorado. In *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute.. Balboa, Panamá. 113-127 p.

- FOSTER, R.B.; HUBBELL, S.P. 1990. Estructura de la vegetación y composición de especies de un lote de cincuenta hectáreas en la Isla de Barro Colorado. In *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo* (1990, Balboa, Panamá). Balboa, Panamá p. 141-151.
- FRANKLIN, J.F.; SHUGART, H.H.; HARMON, M.E. 1987. Tree death as an ecological process. *BioScience* (37) 8: 550-556.
- GOMEZ-POMPA, A.; VASQUEZ-YANES, C.; RODRIGUEZ, S.; BUTANDA, A.C. 1976. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología. México D.F. 676 p.
- GOMEZ, K.A., GOMEZ, A.A. 1984. *Statistical Procedures for Agricultural Research*. 2nd edition. John Wiley & Sons. N.Y. 680p.
- GUARIGUATA, M. DUPUY, J.M. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotrópica* (29)1: 15-28.
- HALL, P.; BAWA, K. 1993. Methods to assess the impact of extraction of non-timber tropical forest products on plant populations. *Economic Botany* 93(47): 234-247.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. New York: Academic Press.
- HARTSHORN, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In *Cabot Symposium. Tropical trees as living systems* (1976, Cambridge) University Press, Cambridge. 617-638 p.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotrópica*. (12 supl.) 23-30.
- HARTSHORN, G.S. 1987 La dinámica de los bosques neotropicales. *In* Seminario-Taller Transferencia de Tecnología Forestal en el Ambito de los Proyectos Especiales de Selva Avances de la silvicultura en la Amazonia Peruana. (1986, Pucallpa, Perú). Resúmenes. Lima Perú, p.12-30.
- HARTSHORN, G.S.; SIMEONE, R.; TOSI JUNIOR, J.A. 1989. Manejo para rendimiento

sostenido de bosques naturales; una sinopsis del proyecto de Desarrollo del Palcazu en la selva central de la Amazonia peruana. In Seminario Taller sobre Experiencias Silviculturales y de Manejo de Bosques en América Tropical. (Lima, Perú 1987) 174-184 p.

HENDRISON, J. 1990. Damage-controlled logging in managed rain forest in suriname. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 204p.

HERNANDEZ, R.S.; FERNANDEZ, C.C.; BAPTISTA, P.L.1996. Metodología de la investigación. McGRAW-HILL. México, D.F. 505p.

HERRERA, B.F.1996. Evaluación del efecto del sitio en la productividad de las poblaciones de dos especies dominantes en un bosque tropical de la tercera fase de la sucesión secundaria en Costa Rica.

HERWITZ, S.R.; YOUNG, S.S.1994. Mortality, recruitment, and growth rates of montane tropical rain forest canopy trees on mount Bellenden-Ker, northeast Queensland, Australia. In Biotrópica. (26) 4: 350-361p.

HOLDRIGDE, L. 1982. Ecología basada en zonas de vida. IICA. San José, Costa rica. 216p.

HUBBELL, S.P. FOSTER, R.B. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. In Revista Biología tropical (35): 7-22.

HUTCHINSON, I. 1993. Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales N° 7. CATIE. Serie técnica. Informe Técnico N° 204. Turrialba, Costa Rica. 32 p.

JOHNS, A.D.1997. Timber production and biodiversity tropical rain forests. Reino Unido. Cambridge University Press. 223p.

JOHNSON, N. CARBALE, B. 1995. Sobreviviendo a la tala: manejo del bosque natural en los trópicos húmedos. World Resources Institute. Washington, D.C. Estados Unidos. 72p.

- JONKERS, W.B.J. 1987. Vegetation structure, logging damage and silviculture in a tropical rain forest in Suriname. Agricultural University, Wageningen Netherlands 172p.
- JONKERS, W.B.J.; HENDRISON, J. 1987. Prospects for sustained yield management of tropical rainforests in Suriname. In: Figueroa, J.C. (ed.): Management of the forests of Tropical America: prospects and technologies. Rio Piedras: University of Puerto Rico, Institute of tropical Forestry 157-173 pp.
- KAPP, G.B.; KREMKAU, K.; DIXON, F. 1991. Manejo sostenido de bosquetes en fincas privadas de los trópicos húmedos. El Chasqui Nro. 26:5-25.
- KREBS, C. J. 1985. Ecología: estudio de la distribución y abundancia. 2a.ed. Edit. Harla, México. 753 p.
- KREMKAU, K. 1991. Inventario y planificación del aprovechamiento para bosquetes de campesinos en las tierras bajas del trópico húmedo de Panamá. (Tesis) Turrialba, CATIE C.R. 65 p.
- LAMPRECH, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas-posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Cooperación Técnica República Federal de Alemania. Eschborn. 335 p.
- LIEBERMAN, D.; HARSTSHORN, G.S.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R. 1990. Forest Dynamics at La Selva Biological Station, 1969-1985. Four Neotropical Rainforests, proceedings. New Haven, Conn (EUA) Yale University. 509-521 p.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at la Selva, Costa Rica (1969-1982). Journal of Tropical Ecology 87 (3): 347-358.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G.S. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. In Journal of Ecology. (3) 73: 915-924.
- LOUMAN, B. 1998. Sistemas silviculturales en los bosques tropicales húmedos. Apuntes de clases de posgrado. Escuela de posgrado/CATIE. Turrialba, Costa Rica, 24p.

- LUGO , A.E.; LOWE, C. 1995. (Editores). Tropical forests: management and ecology. New York, NY (EUA). Springer-Verlag. 461 p.
- MAGINNIS, S.; MENDEZ, J.A.G; DAVIES, J. 1998. Manual para el manejo de bosques pequeños de bosque húmedo tropical. Proyecto de manejo integrado del bosque. Comisión de Desarrollo forestal de San Carlos. Costa Rica. 208 p.
- MAG/MIRENEM 1991. Metodología para la determinación de la capacidad de uso de las tierras de Costa Rica. SEPSA. San José, Costa Rica, 51 p.
- MARTINEZ, G.A. 1988. Diseños experimentales. Trillas, México 751 p.
- NOSS, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. Conservation Biology 4(4): 355-364.
- ODUM, E.P. 1965. Ecología. Estructura y función de la naturaleza. Los modernos principios de flujo de energía y ciclos biogeoquímicos. Universidad de Georgia. Distrito Federal. México. 201 p.
- OLIVER, C.D.; LARSON, B.C. 1990. Forest stand dynamics. McGraw-Hill Inc. New York. 467p.
- PARIONA, W. 1996. Regeneración natural después de 5 años en fajas aprovechadas a tala rasa en el valle de Palcazú, Perú *In* Experiencias prácticas y prioridades de investigación en silvicultura de bosques naturales en América Tropical: actas del seminario-taller realizado en Pucallpa, Perú del 17 al 21 de junio 1996 185-193 p.
- PERALTA, R.; HARTSHORN, G.S. 1987. Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en la Selva, Costa Rica. Revista de Biología tropical. 87 (35)1: 23-29.
- PHILLIPS, O.L.; GENTRY, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. Science 94(263): 954-958.
- PINELO, M.G. 1997. Dinámica del bosque petenero: avances de investigación en Petén, Guatemala. Turrialba C.R.: CATIE. 48 p.

- PRIMACK, R.B.; ASHTON, P.S.; CHAI, P.; LEE, H.S. 1985. Growth rates and population structure of moraceae trees in Sarawak, east Malasya.. *Ecology*, 66(2), 577-588.
- PUTZ, F.E.; MILTON, K.1990. Tasas de mortalidad de los árboles en la isla de Barro Colorado. In *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá 157-162 p.
- PUTZ, F.E.; ROMERO, C.R.H.; MERLO, F. 1997. (Editores) Seminario internacional de capacitación en investigación sobre aprovechamiento forestal de impacto reducido y manejo de bosques naturales: resultados. Proyecto de Manejo Sostenible (BOLFOR), CIFOR, FAO, USAID. Santa Cruz, Bolivia. 149 p.
- QUESADA, M.C. 1990. Estrategia de conservación para el desarrollo sostenible de Costa Rica. UICN-WWF-MIRENEM. San José, C.R. 180 p.
- QUIROS D.; FINEGAN, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. CATIE (C.R.) Colección Silvicultura y manejo de Bosques Naturales. Informe Técnico N° 225 Publicación N° 9. 30 p.
- QUIROS, D. 1998b. Muestreos para la prescripción de tratamientos silviculturales en bosques naturales latifoliados: guía de campo. Publicación N° 4. Unidad de Manejo de Bosques Naturales. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. s/n
- REFORMA/CIIBI 1995. Taller Nacional para la determinación de parámetros para la Certificación Forestal en Costa Rica.: propuesta de niveles aceptables de los parámetros para la certificación del aprovechamiento forestal de bajo impacto en Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Costa Rica 20p.
- SABOGAL, C.; OROZCO, L.; ARTAVIA, L. 1991. Plan de manejo de un área experimental de bosque natural en la Finca "Los Laureles de Corinto", La Unión de Pococi. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 12 p.
- SAS/STAT. 1990 User's Guide, Versión 6, Fourth Edition Volumen 1. SAS Institute Inc

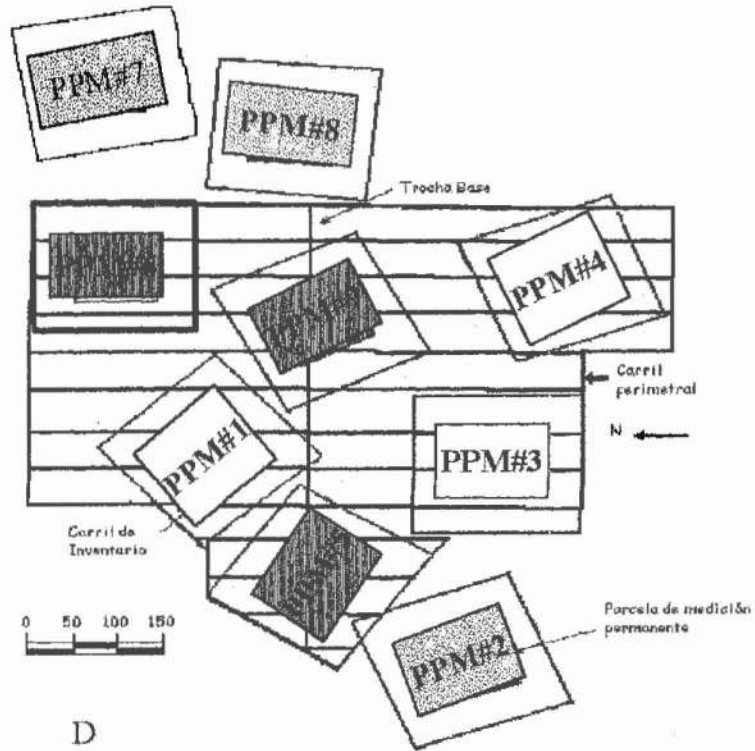
- SCHAETZL, R.J.; JOHNSON, D.J.; BURNS, S.F.; SMALL, T.W., 1989. Tree uprooting: review of terminology, process, and environmental implications. *Canada Journal Forestry Resources*. (19): 1-11.
- SEGURA, O.B.; MIRANDA, M.; MEJÍAS, R. 1996. Planificación e inversión en el sector forestal en Costa Rica. UN-CINTERPEDS. Heredia, Costa Rica. 32 p.
- SHEIL, D.; MAY R.M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology* 1996. 84:91-100
- SHEILD, D.; BURSLEM, D.F.R.P.; ALDER, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* (83): 331-333.
- SOKAL, R.R, ROHLF, F.J. 1995. Biometry. State University of New York at Stony Brook 871 p.
- SPITZER, K; JAROS J.; HAVELKA J.; LEPS J. (1997) Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an indochinese montane rainforest. *Biological Conservation* 80 (1997) 9-15.
- SPLITTER, P. 1995. Evaluación del impacto de un aprovechamiento forestal mejorado en la región Huetar norte de Costa Rica. *In* Taller Nacional para la determinación de parámetros para la Certificación Forestal en Costa Rica (1995, Costa Rica) Resumen. 23p
- STORK, N.E.; BOYLE, T.J.B.; DALE, V.; EELEY, H.; FINEGAN, B.; LAWES, M.; MANOKARAN, N.; PRABHUR, R.; SOBERON, J. 1997. Criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: conservation of biodiversity. Bogor, Indonesia. CIFOR: Working Paper N° 17. 29 p.
- SWAINE, M.D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* (3) 359-366.
- SYNNOTT, T.J. 1979. Manual de procedimientos de parcelas permanentes para bosque húmedo tropical. Universidad de Oxford (Editor) Instituto tecnológico de Costa Rica. San José, Costa Rica. pp 103.

- TANNER, H. 1996. Tala dirigida con motosierra en bosques tropicales. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Serie Técnica, manual Técnico N° 23. Turrialba, Costa Rica. 165 p.
- UHL, C.; VIEIRA, I. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: A case study from the Paragominas Region of the State of Pará. *Biotropica* (21) 2: 98-106.
- VALERIO, J.; SALAS, C. 1997. Selección de prácticas silviculturales para bosques tropicales: manual técnico. BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia. 85 p.
- VANCLAY, J.K. 1994. Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. CAB International. Wallingford, Inglaterra. 312 p.
- VERISSIMO, A.; BARRETO, P.; MATTOS, M.; TARIFA, R.; UHL, C. 1992. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian frontier; the case of Paragominas. *Forest Ecology and Management* (55) 169-199.
- WEAVER, J.E.; CLEMENTS, F.E.; 1944. Ecología vegetal. Buenos Aires , Argentina. 667 p.
- WEBB E.L.; PERALTA R. 1998. Tree community diversity of lowland swamp forest in Northeast Costa Rica, and changes associated with controlled selective logging. *Biodiversity and Conservation* 7: 565-583.
- WITMORE, T.C. 1984. Tropical rain forest of the Far East R.U. Clarendon Press. Oxford. 352 p.

ANEXO

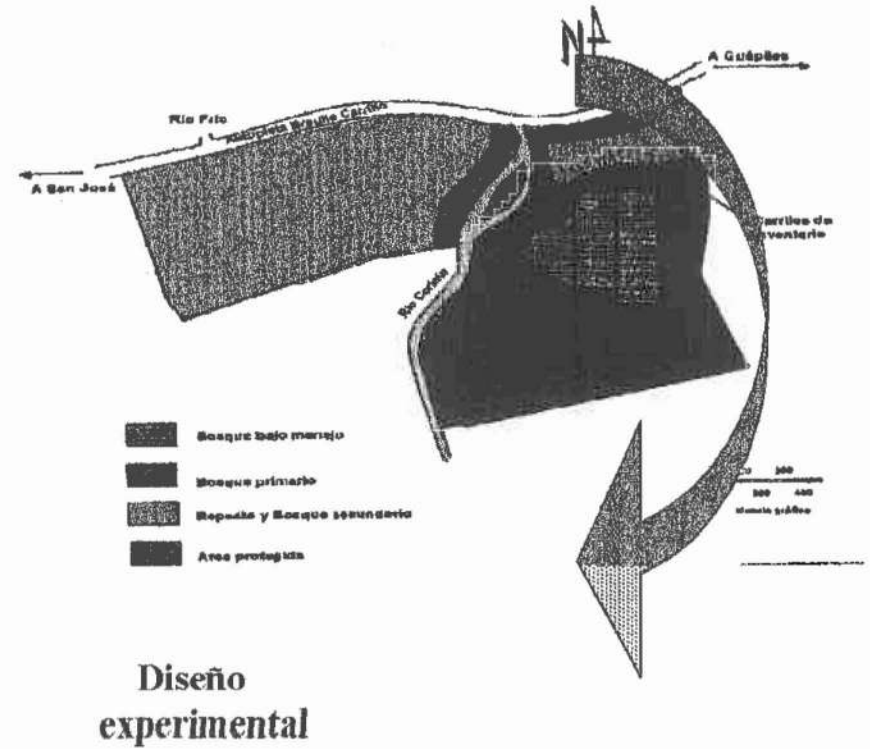
ANEXO 1

Plano del diseño del experimento en el Sitio Corinto (Costa Rica)



D

Finca Los laureles de Corinto

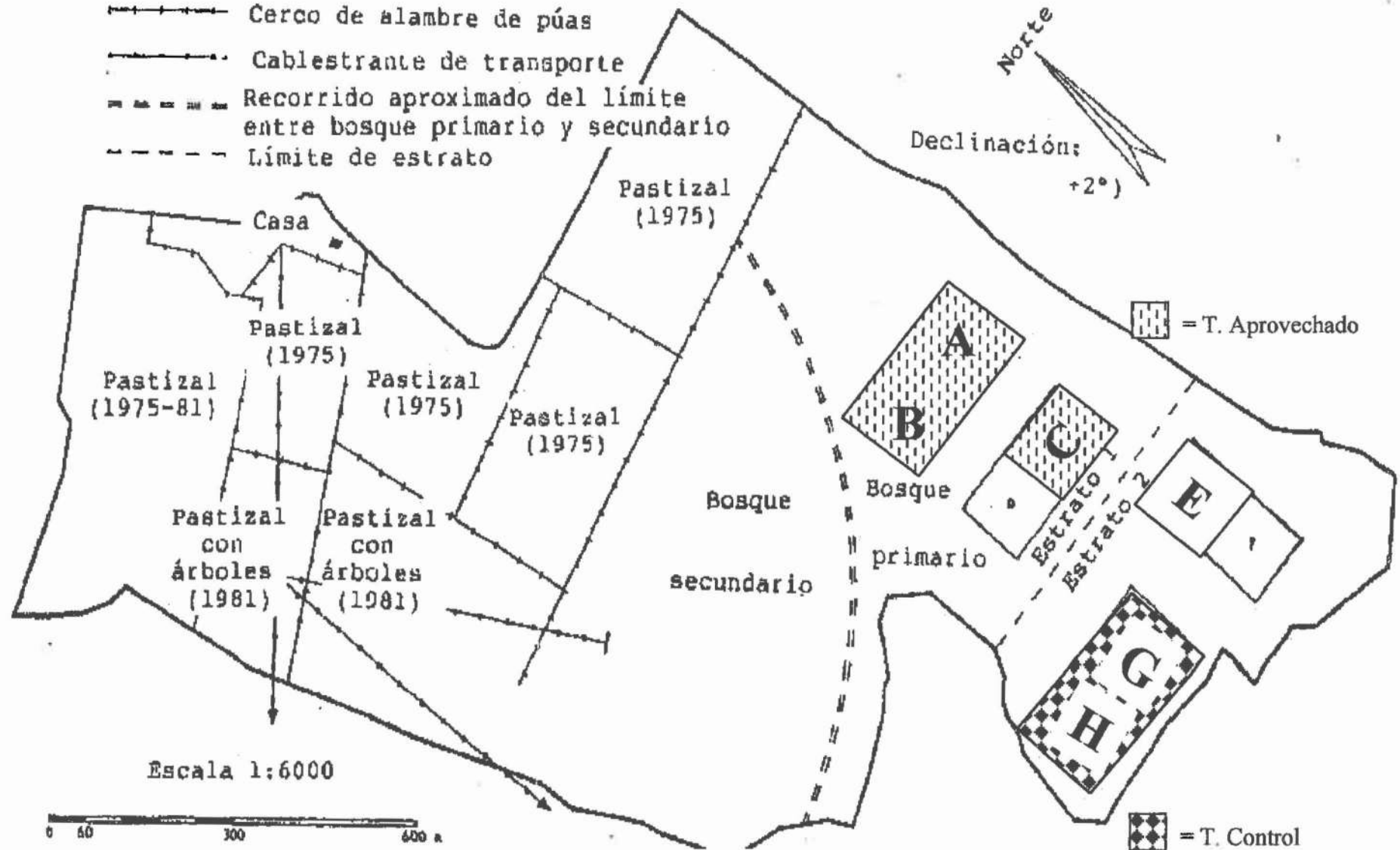


Diseño experimental

Leyenda:

- Límite exterior de la finca
- +— Cerco de alambre de púas
- Cablestrante de transporte
- - - - - Recorrido aproximado del límite entre bosque primario y secundario
- - - - - Límite de estrato

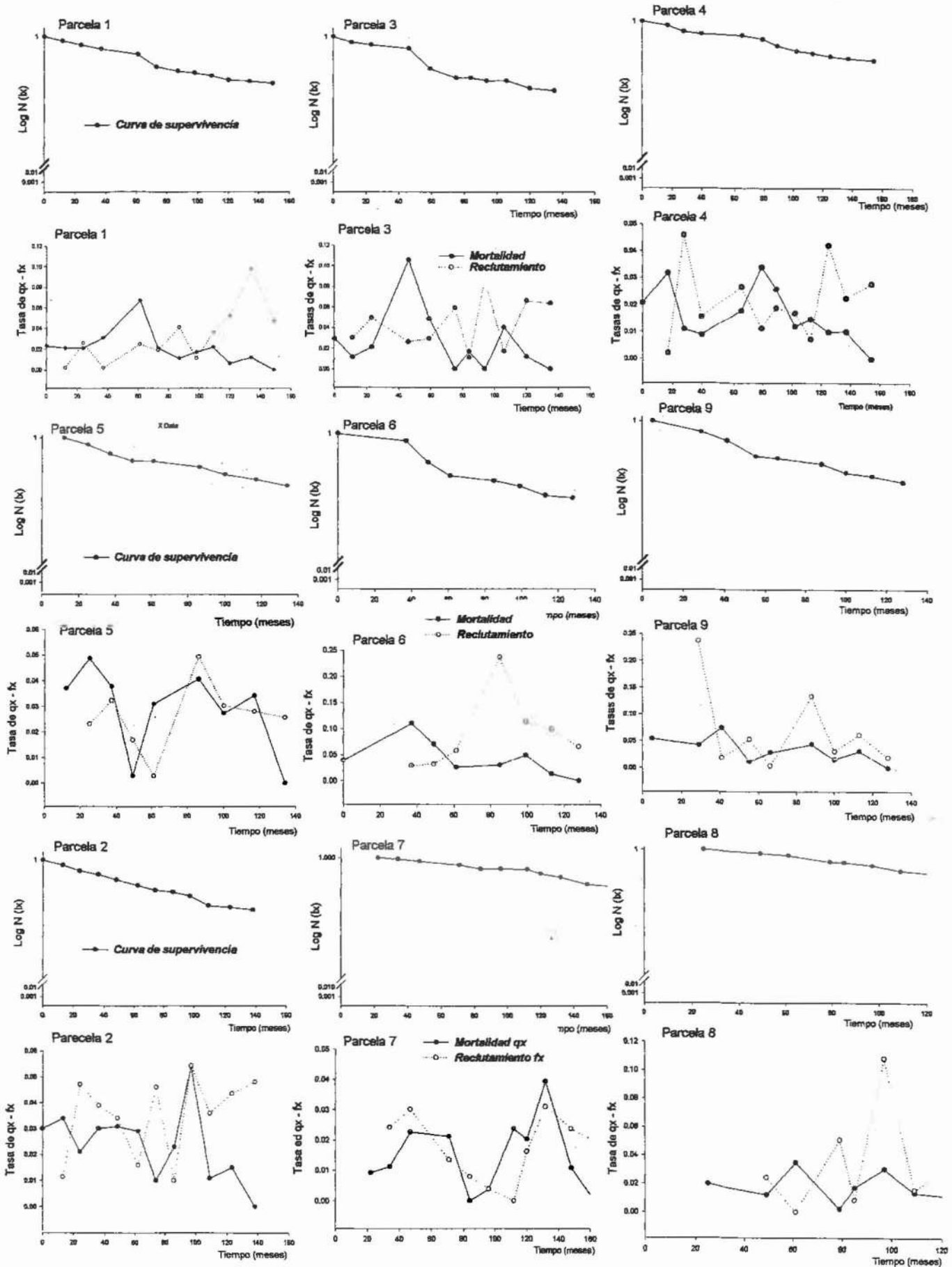
A, B, E, F = Parcela sin tratamiento
C, D, G, H = Parcela con tratamiento



ANEXO 2: Plano del diseño del experimento en el Sitio Guabito (Panamá)

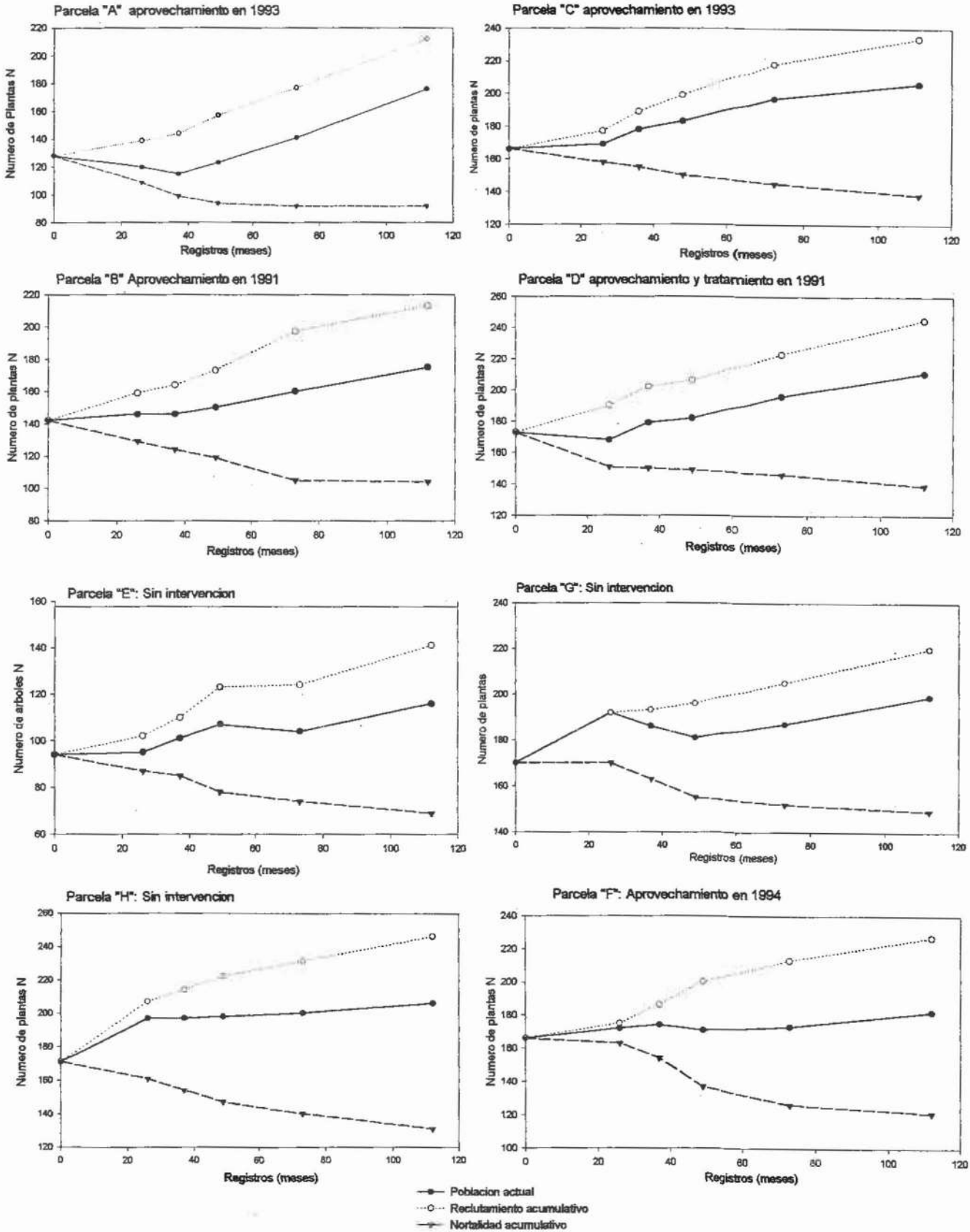
ANEXO 3

Curvas de supervivencia (escala logarítmica), índices de mortalidad y reclutamiento individual correspondiente a la población inicial de árboles 1988 a 1999. Bosque de *Pentaclethra* y *Microphilos*



ANEXO 4

Dinámica de la población actual presente con respecto a la ganancia o pérdida de individuos en el mismo periodo de observación. Periodo de 1990 a 1999 Bosque de Carapa, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*



ANEXO 5

Cobertura promedio de especies arbustivas y porcentajes de inundación por parcelas.

Bosque de *Carapa*, *Pterocarpus* y *Pentaclethra*, Panamá.

Parcela	% zainillo	% lirio	% otras RN	% agua
A	28.3	3.7	56.4	5.0
B	30.6	6.2	55.6	1.9
C	35.8	24.0	26.9	59.2
D	28.0	11.1	46.0	53.9
E	32.2	34.7	21.7	73.8
F	32.8	35.2	24.5	76.0
G	36.9	23.9	27.8	77.5
H	32.5	31.8	25.3	75.9

Zainillo: *Dieffenbachia* spp.

Lirio: *Cyclanthus bipartitus*

RN: Otras especies de la regeneración natural

Tomado de transecto de 15 x 0.60 m en cada subparcela de 20x 20 m. Ubicación de transecto sistemática y central. Total de observaciones: 128

ANEXO 6

Analisis de Correspondencia Multiple descomposición de los valores de Inercia y Chi-square. Bosque Carapa, Pterocarpus y Pentaclethra
The Correspondence Analysis Procedure

Inertia and Chi-Square Decomposition

Singular Values	Principal Inertias	Chi-Squares	Percents	3	6	9	12	15
0.65330	0.42680	431.555	14.23%	*****	*****	*****	*****	*****
0.61430	0.37737	381.571	12.58%	*****	*****	*****	*****	*****
0.52972	0.28060	283.723	9.35%	*****	*****	*****	*****	*****
0.50940	0.25948	262.374	8.65%	*****	*****	*****	*****	*****
0.49832	0.24833	251.090	8.28%	*****	*****	*****	*****	*****
0.47089	0.22174	224.208	7.39%	*****	*****	*****	*****	*****
0.45510	0.20712	209.421	6.90%	*****	*****	*****	*****	*****
0.43528	0.18947	191.575	6.32%	*****	*****	*****	*****	*****
0.41923	0.17576	177.714	5.86%	*****	*****	*****	*****	*****
0.39835	0.15868	160.446	5.29%	*****	*****	*****	*****	*****
0.38569	0.14876	150.412	4.96%	*****	*****	*****	*****	*****
0.38212	0.14601	147.639	4.87%	*****	*****	*****	*****	*****
0.30278	0.09168	92.698	3.06%	*****	*****	*****	*****	*****
0.26118	0.06821	68.974	2.27%	*****	*****	*****	*****	*****
	3.00000	3033.4	(Degrees of Freedom = 361)					

Partial Contributions to Inertia for the Column Points

	Dim1	Dim2
> 50	0.065540	0.101398
10-20	0.008735	0.086009
20-30	0.003363	0.000112
30-40	0.002345	0.018816
40-50	0.000195	0.002942
Baja	0.016908	0.033296
Nula	0.000029	0.056214
Parcial	0.002942	0.016814
Plena	0.050363	0.183350
Vertical	0.000154	0.019517
Completa	0.040223	0.122430
Irregular	0.002477	0.018012
Medio Circulo	0.028377	0.001847
Pocas Ramas	0.002453	0.094829
Un Tercio	0.004527	0.044209
Lento	0.014917	0.091580
Moderado	0.132435	0.000031
Muy Lento	0.241319	0.041995
APRO	0.141379	0.024603
CONTROL	0.241319	0.041995

ANEXO 7

Analisis de Correspondencia Multiple descomposición de los valores de Inercia y Chi-square. Bosque Pentaclethra y Micropholis

Analysis Variable : DAP

N	Nmiss	Mean	Std Dev	Minimum	Maximum
879	0	232.5608646	157.6145947	100.0000000	1104.00

Range

1004.00

Inertia and Chi-Square Decomposition

Singular Values	Principal Inertias	Chi-Squares	Percents	2	4	6	8	10
0.56986	0.32474	1213.60	10.82%	*****	*****	*****	*****	*****
0.54707	0.29929	1118.49	9.98%	*****	*****	*****	*****	*****
0.49938	0.24938	931.97	8.31%	*****	*****	*****	*****	*****
0.46635	0.21748	812.75	7.25%	*****	*****	*****	*****	*****
0.45561	0.20758	775.74	6.92%	*****	*****	*****	*****	*****
0.44530	0.19830	741.06	6.61%	*****	*****	*****	*****	*****
0.44188	0.19526	729.71	6.51%	*****	*****	*****	*****	*****
0.41350	0.17098	638.98	5.70%	*****	*****	*****	*****	*****
0.39656	0.15726	587.71	5.24%	*****	*****	*****	*****	*****
0.38894	0.15128	565.34	5.04%	*****	*****	*****	*****	*****
0.38419	0.14761	551.62	4.92%	*****	*****	*****	*****	*****
0.37265	0.13887	518.96	4.63%	*****	*****	*****	*****	*****
0.34434	0.11857	443.13	3.95%	*****	*****	*****	*****	*****
0.33297	0.11087	414.32	3.70%	*****	*****	*****	*****	*****
0.31860	0.10150	379.34	3.38%	*****	*****	*****	*****	*****
0.30741	0.09450	353.17	3.15%	*****	*****	*****	*****	*****
0.25679	0.06594	246.44	2.20%	*****	*****	*****	*****	*****
0.22495	0.05060	189.11	1.69%	****	****	****	****	****

3.00000 11211.5 (Degrees of Freedom = 529)

Partial Contributions to Inertia for the Column Points

	Dim1	Dim2
Fuerte	0.005124	0.054302
Leve	0.001269	0.255469
Moderada	0.003276	0.002569
Muy Fuerte	0.053583	0.013423
> 70	0.156600	0.016553
10-30	0.060693	0.003066
30-50	0.032196	0.049114
50-70	0.059910	0.006741
Baja	0.050844	0.011055
Nula	0.049756	0.105396
Parcial	0.000000	0.017901
Plena	0.236706	0.007667
Vertical	0.043916	0.005222
Completa	0.109848	0.005005
Irregular	0.020546	0.003051
Medio Circulo	0.003791	0.018931
Pocas Ramas	0.011218	0.072060
Un Tercio	0.026978	0.000156
Bajo	0.000183	0.097985
Cima	0.012409	0.054421
Ladera	0.003322	0.074355
A+LIB	0.027284	0.000301
APROVE	0.000209	0.054660
CONTROL	0.030340	0.070599

ANEXO 8

Clasificación preliminar causa de muerte arboles individuales y sus definiciones

CONDICION	CAUSA	COD	DEFINICION PRELIMINAR	ESTRATEGIA
1 Arbol arrastrado	Arrastrado por lianas	1.1	Muerto por ser derribado al ser arrastrado por lianas entrelazadas a otro individuo que se cae. Puede ser un individuo tratado, aprovechado o derribado naturalmente.	Observación de campo y base de datos
2 Arbol Aplastado por Caída de otro	Aplastado por árbol	2.1	Muerto por ser derribado por otro individuo que se cae completamente. Puede ser un individuo tratado, aprovechado o derribado naturalmente.	Observación de campo y base de datos
	Aplastado por rama	2.2	Muerte por ser derribado y aplastado por una rama de otro árbol adulto. Puede ser un individuo tratado, aprovechado o podado naturalmente.	Observación de campo y base de datos
3 Arbol desarraigado, no arrastrado	Viento	3.1	Arbol que se vuelca en sitios planos a ondulados y muere generalmente próximo a "claros", por el efecto de la turbulencia del viento debido de los cambios en la superficie del dosel, presentando un crecimiento normal, buenas características*. También por limitado desarrollo radicular, por elementos tóxicos presente en el suelo, mal drenaje del agua, presencia de arena gruesa, arcilla masiva, lecho rocoso, planes endurecidos, erosión del suelo.	Corroborado en campo después de ocurrido dicho evento. Análisis de suelo si necesario
	Pendiente	3.2	Desarraigo de individuos en sitios de pendiente moderada a fuerte, estimada a partir del porcentaje de pendiente, sin otra causa aparente de su muerte. Se presentan con énfasis en individuos adultos (determinación mediante clases diamétricas).	Observación de campo, base de datos y correlación estadística
4 Muerto en pie, Por daño físico	Peso de biomasa aérea	4.1	Cuando el fuste se encuentra roto en la parte superior del árbol, debido a un peso desproporcionado de la biomasa aérea, por abundante lianas, que influye respecto a la resistencia del fuste/copa.	Observación de campo y base de datos histórica
	Por otro árbol	4.2	Arbol que muere por efecto de una reducción foliar drástica por efecto del corte de su copa o mas del 50% de ella o por efecto de un daño en el fuste que genera una pudrición, debido a la caída de otro árbol ya sea aprovechado, tratado o por caída natural.	Observación de campo
	Por una rama	4.3	Muerte por daño en el fuste o copa por una rama de otro individuo. Puede ser un individuo tratado, aprovechado o podado naturalmente.	Observación de campo
	Rayo	4.4	Arbol que muere por efecto del calcinamiento de sus tejidos, o ruptura de su fuste, producido por la acción de un rayo.	Observación de campo
5 Muerto en pie, sin daños	Sombra	5.1	Cuando la tasa de crecimiento al menos durante 2 periodos consecutivos es 0 y/- y las variables silviculturales, exposición de la copa, forma de la copa de los árboles y/o infestación por lianas, se encuentran clasificadas en 4 y 5.	Correlación estadística y observación de campo
	Anegamiento	5.2	Cuando el drenaje en una subparcela es clasificada como lento (saturación de 3 a 6 meses) y muy lento (saturado de 6 a 9 meses) prestar atención a la ubicación del moteado del suelo respecto a la superficie, como el tiempo de permanencia superficial de la napa freática. El árbol muestra stress hídrico por falta de aereación.	Observación de campo, clasificación y correlación estadística
	Tensión	5.3	Muerte del árbol inmediata o progresiva, debida a cambios drásticos en el ambiente, expresado en cambios abruptos de valores de exposición de copa, debido a la caída o muerte en pie de árboles vecinos, caminos de extracción o patios de rodeo.	Observación de campo e histórica de base de datos
6 Muerto caído o en pie	Desconocida	6.1	Cuando no es posible determinar la causa aparente de la muerte de un árbol. como natural desconocida.	Determinada por descalificación
7 Arbol moribundo	5 - 6	-1	Individuo que según registros y observaciones reduce su normal crecimiento, ya sea a consecuencia de daños en la copa o fuste u otra causa aparente, pero que se encuentra en pie con alguna evidencia de vigor y/o vida.	Observaciones de campo e histórica de la base de datos

Fuente: Synnot (1979); Brokaw (1985); Jerry et al (1987); Putz y Milton (1990); MAG/MIRENEM (1991); Alder y Synnot (1992); Vanclay (1994); Camacho y Finegan (1997); *Alder¹.

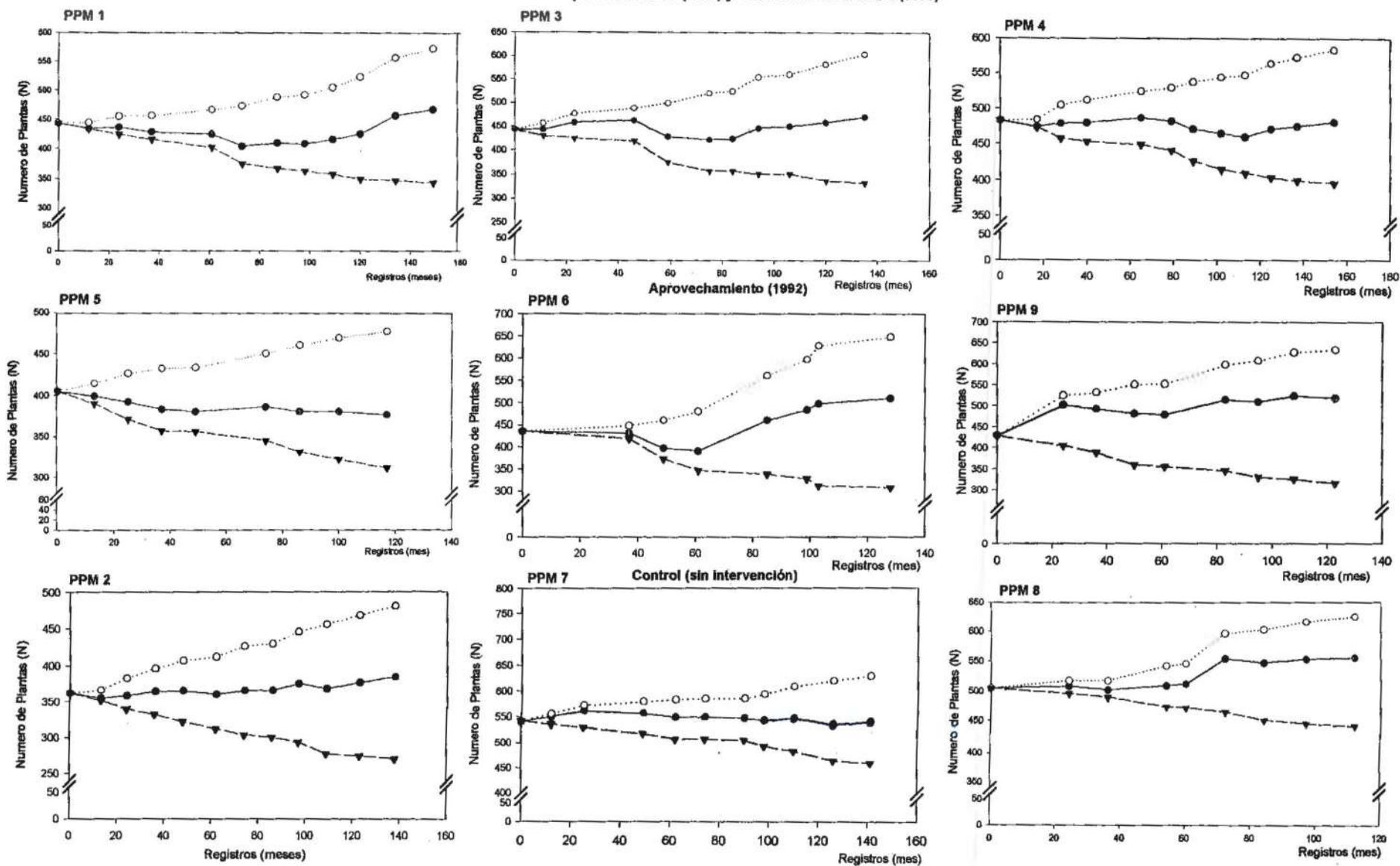
¹ ALDER, D. 1998. 17 de octubre. Comunicación personal*

ANEXO 9

Pendientes promedios por subparcela. Bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis*, Costa Rica.

SUBPARC ELA	PARC 1	PARC 2	PARC 3	PARC 4	PARC 5	PARC 6	PARC 7	PARC 8	PARC 9
11	20.0	22.5	37.5	15.0	22.5	50.0	52.5	22.5	25.0
12	15.0	5.0	55.0	17.5	40.0	50.0	50.0	17.5	50.0
13	22.5	10.0	35.0	32.5	52.5	52.5	47.5	12.5	55.0
14	17.5	15.0	32.5	42.5	40.0	50.0	50.0	17.5	57.5
15	22.5	22.5	47.5	42.5	22.5	52.5	52.5	15.0	52.5
21	30.0	12.5	32.5	32.5	15.0	60.0	62.5	35.0	40.0
22	32.5	7.5	57.5	42.5	50.0	67.5	50.0	15.0	55.0
23	27.5	10.0	40.0	55.0	60.0	75.0	52.5	25.0	52.5
24	27.5	7.5	40.0	57.5	25.0	60.0	57.5	32.5	42.5
25	22.5	7.5	40.0	55.0	17.5	55.0	60.0	27.5	37.5
31	52.5	7.5	22.5	20.0	17.5	70.0	72.5	57.5	55.0
32	52.5	0.0	47.5	35.0	47.5	70.0	60.0	62.5	57.5
33	52.5	10.0	42.5	52.5	60.0	57.5	62.5	57.5	57.5
34	42.5	10.0	50.0	60.0	15.0	57.5	57.5	47.5	40.0
35	35.0	10.0	35.0	55.0	22.5	55.0	52.5	27.5	40.0
41	52.5	5.0	15.0	5.0	22.5	60.0	85.0	45.0	57.5
42	55.0	10.0	40.0	17.5	45.0	52.5	55.0	60.0	60.0
43	52.5	12.5	47.5	22.5	50.0	40.0	75.0	62.5	70.0
44	62.5	15.0	45.0	30.0	20.0	32.5	77.5	67.5	35.0
45	72.5	15.0	35.0	40.0	7.5	22.5	67.5	62.5	25.0
51	7.5	15.0	10.0	12.5	30.0	25.0	87.5	47.5	60.0
52	20.0	12.5	30.0	12.5	42.5	22.5	60.0	25.0	52.5
53	32.5	7.5	42.5	7.5	35.0	32.5	25.0	22.5	77.5
54	40.0	5.0	37.5	30.0	22.5	52.5	22.5	12.5	32.5
55	45.0	0.0	45.0	37.5	5.0	50.0	30.0	37.5	42.5
Promedio	36.5	10.2	38.5	33.2	31.5	50.9	57.0	36.6	49.2
Desviación estándar	16.8	5.5	11.1	16.9	16.2	14.5	16.0	18.7	12.9
IC (0.05)	6.6	2.2	4.3	6.6	6.3	5.7	6.3	7.3	5.1

Aprovechamiento (1992) y tratamiento silvicultural (1996)



ANEXO 10

Dinámica de la población actual respecto a la ganancia o pérdida de individuos en el mismo periodo de observación. Tiempo de estudio de 11 años (1989 a 1999) de un bosque de *Pentaclethra* y *Micropholis* (C.R.).

- Población actual
- Recluta acumulado
- ▼ Muerto acumulado