

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
SUBDIRECCIÓN GENERAL ADJUNTA DE ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFFECTO DE LA RADIACION SOLAR BAJO DOSEL SOBRE EL CRECIMIENTO
DE LA REGENERACION DE ESPECIES HELIOFITAS DURABLES EN EL
BOSQUE HUMEDO TROPICAL Y SU RESPUESTA A LA INTERVENCION
SILVICULTURAL.

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

MAGISTER SCIENTIAE

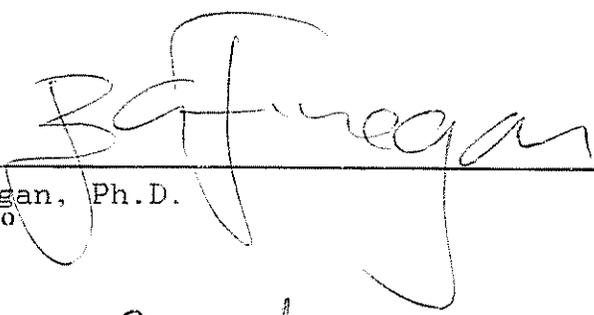
DANIEL ANIBAL CABRELLI

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
Turrialba, Costa Rica
diciembre de 1992

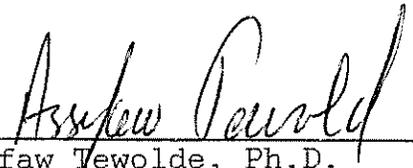
Esta tesis ha sido aceptada, en su presente forma, por la coordinación del Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales Renovables del CATIE aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

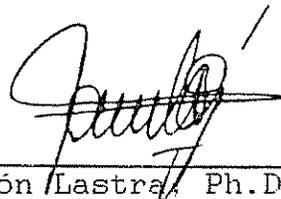
FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.
Profesor Consejero



Assefaw Tewelde, Ph.D.
Jefe, Area de Posgrado



Ramón Lastra, Ph.D.
Director, Programa de Enseñanza



Daniel A. Cabrelli
Candidato

Los investigadores no deberían olvidar cuando se hallan trabajando con sus ecuaciones, que el fin último de la ciencia es el bienestar del hombre.

A. Einstein

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi profundo agradecimiento a Bryan Finegan, Ph.D., por su excelente conducción en el presente trabajo, y por su valioso aporte a mis conocimientos del bosque húmedo tropical.

Un reconocimiento especial a Pedro Ferreira, Ph.D., por su apoyo permanente en los temas estadísticos del estudio, y por haber contribuido a mejorar mi formación en el campo de la biometría.

A Eduardo Somarriba, M.Sc., por su valiosa discusión en diferentes aspectos de la investigación. De igual manera a Thomas Stadtmüller, Ph.D., por sus importantes aportes y opiniones sobre la actividad forestal.

A la Ing.Agr. Silvia Rebottaro por el fecundo intercambio de ideas durante el desarrollo de la investigación.

Mi gratitud al Ing. For. Ovidio Novoa por su ayuda incondicional en diversos aspectos de este trabajo.

A los programadores Gustavo Lopez y Alvaro Chaves por su excelente disposición en las consultas sobre informática.

En la fase operativa deseo resaltar el apoyo entusiasta de David Quiros, y la abnegada y valiosa ayuda de campo de Vicente Vargas.

Mi agradecimiento a la Overseas Development Administration (O.D.A), por haber financiado mis estudios.

También mi reconocimiento al CATIE y al proyecto COSUDE-GSBN por el apoyo técnico y personal durante mi estadía en Costa Rica.

Deseo finalmente agradecer a la Organization for Tropical Studies (O.T.S.), por facilitarme el instrumental para el análisis de las fotografías hemisféricas.

INDICE

	página
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xiii
LISTA DE CUADROS	xv
LISTA DE FIGURAS	xviii
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION BIBLIOGRAFICA	5
2.1. Introducción: La dinámica forestal y su importancia teórica y práctica	5
2.2. Los grupos ecológicos de especies forestales	6
2.3. El ciclo de regeneración del bosque primario	10
2.3.1. Un mosaico de fases de regeneración	10
2.3.2. Mortalidad, reclutamiento y crecimiento en bosques húmedos tropicales	12
2.3.3. Los efectos del manejo forestal sobre el ciclo de regeneración	17
2.4. La sucesión secundaria	19
2.4.1. Descripción general de la sucesión secundaria	19
2.4.2. Factores de sitio que determinan la productividad de los bosques secundarios	20

2.4.3. Competencia, estructura poblacional y raleo	22
2.5. La fotografía hemisférica y su aplicación al estudio del microclima forestal	23
2.5.1. Fundamentos de la fotografía hemisférica	23
2.5.2. Fundamentos sobre análisis de la fotografía hemisférica	34
3. MATERIALES Y METODOS	36
3.1. Descripción y localización del área de estudio	36
3.1.1. Localización geográfica	36
3.1.2. Vegetación y clima	36
3.1.3. Suelo	36
3.2. Descripción de los sitios de estudio y su diseño experimental	37
3.2.1. Bosque primario	37
3.2.1.1. Situación	37
3.2.1.2. Criterios de elección de claros	38
3.2.1.3. Establecimiento del ensayo en el claro	39
3.2.1.4. Determinación de las variables diámetro y altura de la planta.	42
3.2.1.5. Estimación de la radiación total bajo dosel para cada planta	42

3.2.1.5.1. Criterios de selección de plantas	42
3.2.1.5.2. Toma y análisis de las fotografías hemisféricas	44
3.2.2. Bosque secundario	46
3.2.2.1. Situación y diseño del experimento	46
3.2.2.2. Determinación de la variable altura de la planta	47
3.2.2.3. Determinación de la radiación total bajo dosel para cada planta	48
3.2.2.4. Tratamiento silvícola (Raleo del dosel intermedio)	48
3.3. Métodos de análisis y procedimientos	49
4. RESULTADOS	51
4.1. Bosque primario	51
4.1.1. Magnitud de la radiación bajo dosel	51
4.1.2. Incrementos trimestrales en altura y diámetro	52
4.1.2.1. Poblaciones de brinzales de 1 año de edad	52
4.1.2.2. Poblaciones de brinzales de 2 años de edad	55
4.1.3. Dinámica de la estructura poblacional durante el período de crecimiento	58

4.1.4.	Correlación entre incrementos correspondientes a diferentes períodos	62
4.1.5.	Correlación entre tamaño inicial e incremento total	63
4.1.6.	Relación entre incremento total y radiación total bajo dosel	64
4.1.7.	Comparación del crecimiento de brinzales por edad, en relación con variables dimensionales de la planta y la radiación	66
4.1.8.	Comparación del crecimiento de brinzales por claro, en relación con variables dimensionales de la planta y la radiación	68
4.1.9.	El factor de sitio como medida del potencial de crecimiento del claro.	70
4.2.	Bosque secundario	74
4.2.1.	Magnitud de la radiación bajo dosel	74
4.2.2.	Incrementos anuales en altura en brinzales y latizales	75
4.2.3.	Dinámica de la estructura poblacional durante el período de crecimiento.	78
4.2.4.	Correlación entre incrementos correspondientes a diferentes períodos.	81
4.2.5.	Correlación entre tamaño inicial e incremento total	83

4.2.6.	Relación entre incremento total y radiación total bajo dosel	85
4.2.7.	Evaluación del efecto del raleo del dosel intermedio, sobre el crecimiento de brinzales y la radiación total relativa bajo dosel	87
5.	DISCUSION	90
5.1.	Bosque primario	90
5.1.1.	Magnitud de la radiación bajo dosel	90
5.1.2.	Dinámica del crecimiento de la regeneración en claros de las especies heliófitas durables	91
5.1.3.	Dinámica de la estructura poblacional	95
5.1.4.	Influencia de la radiación total bajo dosel sobre el crecimiento de brinzales en el claro	96
5.1.5.	El factor de sitio como medida del potencial de crecimiento del claro	97
5.2.	Bosque secundario	98
5.2.1.	Magnitud de la radiación bajo dosel	98
5.2.2.	Dinámica del crecimiento de brinzales y latizales bajo dosel cerrado de las especies heliófitas durables	99
5.2.3.	Dinámica de la estructura poblacional	101

5.2.4. Efecto de la radiación total bajo dosel, sobre el crecimiento de brinzales de especies heliófitas durables en el bosque secundario	102
5.2.5. Efecto de la radiación total bajo dosel intermedio denso, sobre el crecimiento de brinzales de especies heliófitas durables y sobre la radiación total bajo dosel	103
6. CONCLUSIONES	104
7. RECOMENDACIONES	107
8. BIBLIOGRAFIA	109
ANEXO	114

CABRELLI, D.A. 1992. Efecto de la radiación solar bajo dosel sobre el crecimiento de la regeneración de especies heliófitas durables en el bosque húmedo tropical y su respuesta a la intervención silvicultural. Tesis M. Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 132 p.

Palabras claves: bosque húmedo tropical, regeneración, crecimiento, claro, sucesión secundaria, heliófitas durables, radiación total bajo dosel, fotografía hemisférica, raleo intermedio.

RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo estudiar diferentes aspectos de la dinámica del crecimiento y del microambiente de la regeneración de especies heliófitas durables (regeneración comercial), en claros grandes del bosque primario y en la segunda etapa de la sucesión secundaria (bosque secundario).

La investigación de campo fue llevada a cabo en el bosque muy húmedo premontano de la vertiente atlántica de Costa Rica.

En el bosque primario los ensayos se establecieron en claros de 1 y 2 años de edad (producto de la tala de unos pocos árboles). En el bosque secundario se trabajó sobre 10 parcelas de 10 x 10 metros, 5 de ellas con dosel no perturbado y las otras 5 con dosel intermedio raleado.

A cada planta perteneciente a un claro o a una parcela, se le midió el diámetro y la altura en diferentes periodos. Además se estimó la radiación solar total relativa bajo dosel (T.S.F) recibida por cada planta, en el periodo de crecimiento, por medio de fotografía hemisférica.

La caracterización del microambiente de los brinzales por medio del T.S.F, mostró superposición de los gradientes de esta variable, entre las situaciones de dosel perturbado y no perturbado, para ambos tipos de bosque.

La dinámica estructural de las poblaciones de brinzales, mostró en los claros un cambio en la distribución de las clases diámetricas durante el periodo estudiado, pasando de la forma exponencial negativa a la unimodal asimétrica positiva. En el bosque secundario la distribución de las clases de altura mantuvo la tendencia de su forma exponencial negativa.

Los incrementos anuales máximos en diámetro y altura para el bosque primario fluctuaron entre 8.40 y 50 mm y entre 0.92 y 3.40 m respectivamente. En el bosque secundario se obtuvieron valores entre 0.45 y 3.60 m para incrementos máximos en altura. Estos niveles de crecimiento resultan satisfactorios teniendo en cuenta las expectativas generales.

En general para las especies estudiadas, cada individuo mantuvo el potencial de crecimiento relativo dentro de la población, cuando el período considerado fue menor de 1 año.

El tamaño inicial fue una componente de la planta asociada positivamente con el crecimiento, por tal motivo sería recomendable incluir esta variable en modelos que explicaran el crecimiento a nivel individual.

La radiación solar total relativa bajo dosel, junto con el tamaño inicial de la planta explicaron la mayor parte del crecimiento individual de la regeneración. La relación fue lineal en el bosque primario y cuadrática en el bosque secundario.

El factor de sitio total promedio (T.S.F), resultó ser un parámetro satisfactorio para evaluar el potencial microclimático del claro, en relación con el crecimiento de la regeneración.

El raleo del dosel intermedio denso en la segunda etapa de la sucesión secundaria, fue una medida silvicultural adecuada, a los fines de estimular el crecimiento de la regeneración de especies heliófitas durables.

CABRELLI, A. 1992. Effects of the solar radiation under canopy in the growth of long-live intolerant species regeneration, in the tropical rain forest and response to the silvicultural treatments. Thesis M. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 132 p.

Key words: Tropical rain forest, regeneration, growth, gaps, secondary succession, long-live intolerant species, solar radiation under canopy, hemispherical photographs, intermediate thinning.

ABSTRACT

The objective of the present study was to evaluate different aspects of growth and microenvironmental dynamics of long-live intolerant species regeneration (commercial regeneration), in large gaps in primary forests, and in the second stage of secondary succession (secondary forest).

Field research was conducted in the very humid premountain forest on the Atlantic side of Costa Rica.

Tests were established in one and two year old gaps (product of cutting a few trees) in the primary forest. Ten 10 x 10 meter plots were used in the secondary forest. Five of these were with unperturbed canopy, and the other five had intermediate canopy thinning.

Diameter and height of each plant pertaining to a gap or a plot were measured in different periods. Total site factor (T.S.F.) was also estimated for each plant, in the growth stage, using hemispherical photographs.

Characterization of the microenvironment of the seedlings using T.S.F., showed superposition of the range of this variable, between the thinned and unthinned canopies, for both types of forests.

Structural dynamics of seedling populations in the gaps showed a change in the distribution in the diametric classes during the period studied, from the negative exponential to the positively skewed. Class distribution according to height maintained the tendency of a negative exponential in the secondary forest.

Maximum annual increases in diameter and height for the primary forest fluctuated between 8.40 and 50 mm and between 0.92 and 3.40 m, respectively. Values between 0.45 and 3.60 m for maximum height increase were obtained in the secondary

forest. These growth levels were satisfactory, keeping in mind the general expectations.

In general, each individual maintained a relative growth potential within population of the species studied, when the period used was less than one year.

Initial size was a component of the plant positively associated with growth, and thus, this variable should be included in models which explain growth on an individual level.

The solar radiation under canopy and the initial size of the plant explained the majority of individual growth of regeneration. The relation was linear in the primary forest and quadratic in the secondary forest.

The average T.S.F was shown to be a satisfactory parameter to evaluate the microclimate potential of the gaps, in relation to the growth of regeneration.

An intermediate level of thinning of the canopy in the second stage of the secondary succession was an adequate silvicultural method to stimulate the growth of long-live intolerant species regeneration.

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número de plantas identificadas, clasificadas y localizadas por edad y por claro.	41
Cuadro 2. Número de plantas seleccionadas en la submuestra por edad y por claro.	44
Cuadro 3. Valores de mediana, mínimo y máximo de T.S.F (%) para condiciones con dosel cerrado y con dosel abierto.	51
Cuadro 4. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos trimestrales en diámetro (mm), por especie, para poblaciones de brinzales de 1 año de edad.	53
Cuadro 5. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos trimestrales en altura (m), por especie, para poblaciones de brinzales de 1 año de edad.	54
Cuadro 6. Intervalos de variación de los incrementos trimestrales (extrapolados anualmente) en diámetro (mm) y altura (m), para los valores de mediana y máximos en brinzales de 1 año de edad.	55
Cuadro 7. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos trimestrales en diámetro (mm), por especie, para poblaciones de brinzales de 2 años de edad.	56
Cuadro 8. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos trimestrales en altura (m), por especie, para poblaciones de brinzales de 2 años de edad.	57
Cuadro 9. Intervalos de variación de los incrementos trimestrales (extrapolados anualmente) en diámetro (mm) y altura (m), para los valores de mediana y máximos en brinzales de 2 años de edad.	58

Cuadro 10.	Parámetros de las distribuciones de frecuencias de las clases diamétricas para los grupos ecológicos de especies en estado de brinzal, al inicio y al final del periodo de crecimiento.	59
Cuadro 11.	Coeficientes de correlación r_s (Spearman) entre incrementos trimestrales, en diferentes periodos, por especie.	62
Cuadro 12.	Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre tamaño inicial (D_i^2) e incremento total ($D_F^2 - D_i^2$), por especie.	63
Cuadro 13.	Coeficientes y parámetros de validación del análisis de regresión múltiple, entre crecimiento, radiación total y tamaño inicial.	66
Cuadro 14.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Mann-Whitney) en la comparación del crecimiento, tamaño inicial y radiación total, en brinzales, por edad. Valores de mediana para cada variable por edad.	67
Cuadro 15.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Mann-Whitney) de la comparación de claros de a pares respecto al crecimiento, tamaño inicial y radiación total por edad.	69
Cuadro 16.	Coeficientes de correlación entre cuatro medidas del factor de sitio y seis medidas de la mediana de incrementos, en la muestra multiespecífica.	71
Cuadro 17.	Coeficientes de correlación entre cuatro medidas del factor de sitio, y seis medidas de la mediana de incrementos, en la submuestra monoespecífica.	72
Cuadro 18.	Valores de mediana, mínimo y máximo de T.S.F(%), para condiciones con dosel cerrado y con dosel intermedio raleado.	74
Cuadro 19.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos anuales en altura (m), por especie, para poblaciones de brinzales.	75

Cuadro 20. Valores de media, mediana, máximo y mínimo, de los incrementos anuales en altura(m), por especie, para poblaciones de latizales.	77
Cuadro 21. Intervalos de variación de los incrementos anuales en altura (m), para los valores de mediana y máximos en brinzales y latizales.	78
Cuadro 22. Parámetros de las distribuciones de frecuencias de las clases de altura, para la población conjunta de brinzales y latizales, al inicio y al final del período de crecimiento. Plantas muertas y reclutas.	79
Cuadro 23. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre incrementos anuales en altura en diferentes períodos, por especie, para la categoría brinzal.	81
Cuadro 24. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre incrementos anuales en altura en diferentes períodos, por especie, para la categoría latizal.	82
Cuadro 25. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre altura inicial (A_0) e incremento en altura ($A_F - A_0$), para períodos de 1 a 4 años, por especie, para la categoría brinzal.	83
Cuadro 26. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre altura inicial (A_0) e incremento en altura ($A_F - A_0$), para períodos de 1 a 4 años, por especie, para la categoría latizal.	84
Cuadro 27. Coeficientes y parámetros de validación del análisis de regresión múltiple, entre crecimiento, radiación total y tamaño inicial.	86
Cuadro 28. Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Mann-Whitney), del análisis del efecto del raleo intermedio sobre el incremento en altura ($A_F - A_I$) y la radiación total (T.S.F), en brinzales. Se acompañan valores de mediana para cada variable por tratamiento.	88

LISTA DE FIGURAS

En texto:

- Figura 1. a) Proyección hemisférica equiangular sobre el plano. b) Relación directamente proporcional entre el ángulo zenital y la distancia radial (Fuente: Rich, 1989). 25
- Figura 2. Fotografía hemisférica de un pequeño claro, con la reja para estimar radiación difusa (Fuente: Anderson, 1964). 33
- Figura 3. Fotografía hemisférica de un claro grande, con un diagrama de trayectorias solares superpuestas para estimar radiación directa (Fuente: Anderson, 1964). 33
- Figura 4. Fotografías hemisféricas en el bosque primario: a) Dosel no perturbado (T.S.F = 5.8 %). b) Dosel con un claro grande (T.S.F = 25.75 %). 51-bis
- Figura 5. Número de plantas en función de las clases diamétricas (5 mm), al inicio y al final de un periodo de 9 meses, para brinzales de especies heliófitas durables creciendo en claros del bosque primario. 60
- Figura 6. Número de plantas en función de las clases diamétricas (5 mm), al inicio y al final de un periodo de 9 meses, para brinzales de especies heliófitas efímeras creciendo en claros del bosque primario. 60
- Figura 7. Mortalidad porcentual (relativa al total de plantas) por clase diamétrica (5 mm), durante un periodo de 9 meses, para brinzales de especies heliófitas efímeras y durables, creciendo en claros del bosque primario. 61

Figura 8. Fotografías hemisféricas en el bosque secundario: a) dosel no perturbado (T.S.F = 11.60 %). b) Dosel intermedio denso raleado (T.S.F = 19.99 %).	74-bis
Figura 9. Número de plantas en función de las clases de altura (1 m), al inicio y al final de un período de 4 años, para brinzales y latizales de especies heliófitas durables, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.	80
Figura 10. Número de plantas muertas y reclutas en función de las clases de altura (1 m), durante un período de 4 años, para brinzales y latizales de especies heliófitas durables, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.	80
En anexo:	
Figura 1A. Localización de brinzales en el claro 1 (edad = 1 año, n = 65), valores de T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.	115
Figura 2A. Localización de brinzales en el claro 2 (edad = 1 año, n = 30), valores de T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.	116
Figura 3A. Localización de brinzales en el claro 3 (edad = 1 año, n = 75), valores de T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.	117
Figura 4A. Localización de brinzales en el claro 4 (edad = 2 años, n = 94), valores de T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.	118
Figura 5A. Localización de brinzales en el claro 5 (edad = 2 años, n = 167), T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.	119
Figura 6A. Bosque natural secundario, "El Arrozal", Fca. "Tirimbina", La Virgen, Sarapiquí, Costa Rica.	120

- Figura 7A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Cecropia spp., creciendo en claros del bosque primario. 121
- Figura 8A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Cecropia spp., creciendo en claros del bosque primario. 121
- Figura 9A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Rollinia microsepala, creciendo en claros del bosque primario. 122
- Figura 10A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Rollinia microsepala, creciendo en claros del bosque primario. 122
- Figura 11A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Apeiba membranacea, creciendo en claros del bosque primario. 123
- Figura 12A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Apeiba membranacea, creciendo en claros del bosque primario. 123

- Figura 13A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Laetia procera, creciendo en claros del bosque primario. 124
- Figura 14A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Laetia procera, creciendo en claros del bosque primario. 124
- Figura 15A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Cecropia spp., creciendo en claros del bosque primario. 125
- Figura 16A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Cecropia spp., creciendo en claros del bosque primario. 125
- Figura 17A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Rollinia microsepala, creciendo en claros del bosque primario. 126
- Figura 18A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Rollinia microsepala, creciendo en claros del bosque primario. 126

- Figura 19A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Apeiba membranacea, creciendo en claros del bosque primario. 127
- Figura 20A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Apeiba membranacea, creciendo en claros del bosque primario. 127
- Figura 21A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Laetia procera, creciendo en claros del bosque primario. 128
- Figura 22A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Laetia procera, creciendo en claros del bosque primario. 128
- Figura 23A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en brinzales de la especie Casearia arborea, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria. 129
- Figura 24A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en latizales de la especie Casearia arborea, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria. 129

- Figura 25A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en brinzales de la especie Goethalsia meiantha, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria. 130
- Figura 26A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en latizales de la especie Goethalsia meiantha, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria. 130
- Figura 27A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en brinzales de la especie Inga thibaudiana, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria. 131
- Figura 28A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en latizales de la especie Inga thibaudiana, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria. 131
- Figura 29A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en brinzales de la especie Rollinia microsepala, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria. 132
- Figura 30A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en latizales de la especie Rollinia microsepala, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria. 132

1. INTRODUCCION

La intensa actividad deforestadora llevada a cabo en las áreas tropicales húmedas del mundo, ha eliminado la mayor parte de la cubierta boscosa original.

Paralelamente, esas extensas regiones perturbadas han sido colonizadas por una nueva vegetación en dos condiciones ecológicas diferentes:

- a) regeneración en claros grandes en el bosque primario.
- b) sucesión secundaria en tierras agrícolas abandonadas.

Ambas situaciones difieren en gran medida respecto a la dinámica de los procesos de ocupación del sitio por la vegetación, como así también en la composición de la misma.

Este fenómeno de reemplazo de la estructura boscosa se presenta hoy como un mosaico con parches de vegetación en diferente grado de desarrollo.

El informe de la FAO (1981), identifica en estado de bosque secundario 21 millones de hectáreas en México, Centro América y el Caribe, y 78 millones de hectáreas en América del Sur.

La estructura de ésta neovegetación se caracteriza por presentar un valioso componenete arbóreo constituido por géneros como Goethalsia, Simarouba, Rollinia, Apeiba, Laetia y Vochysia entre lo mas importantes. Todos estos géneros están respresentados por especies cuyo material leñoso presenta un uso actual o potencial.

Las especies mencionadas se caracterizan por su abundancia y su crecimiento relativamente rápido, lo cual constituye un potencial biológico significativo.

De esta manera, si a la ya expuesta dimensión territorial que presenta el bosque regenerado, añadimos su potencial biológico y el aumento gradual de la demanda de sus productos, es posible considerar a ésta formación natural como un recurso factible de ser manejado.

Según el modelo sucesional de tres etapas (Finegan, 1988), en la formación del bosque secundario el sitio es dominado en forma secuencial por distintos grupos ecológicos de especies: primero hierbas y arbustos, luego leñosas heliófitas efímeras seguidas después por leñosas heliófitas durables.

En el caso de claros en el bosque primario, el tamaño y la ubicación del claro en el dosel define la composición y la dominancia del grupo ecológico (Brokaw, 1985).

En ambos tipos de bosque el grupo de las especies heliófitas durables, es el de mayor interés por el valor relativo del material leñoso que producen, en consecuencia es importante conocer su comportamiento en cada una de las etapas de su desarrollo.

La regeneración de estas especies se produce bajo condiciones de dosel, respondiendo en su crecimiento al microclima inmediato que allí se genera. (*)

La radiación total bajo dosel parece ser uno de los factores mas importantes del microambiente, no solo por su

(*) WHITMORE, T.C. *et al.* Use of hemispherical photographs in forest ecology: Measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. OFI. Occasional Papers. Oxford Forestry Institute. (Submitted).

efecto directo sobre la fotosíntesis sino también por su acción reguladora sobre otras variables del micrositio de reconocida influencia sobre el crecimiento (temperatura del aire, temperatura del suelo, humedad relativa, etc).

De tal manera el conocimiento de la respuesta al crecimiento de los brinzales a las variaciones de los principales factores del micrositio (en especial la radiación total bajo dosel), es fundamental para establecer las bases sobre las cuales diseñar las medidas de manejo mas adecuadas tendientes a estimular la regeneración.

Objetivos:

1. Determinar cuantitativamente la capacidad de crecimiento intra e interespecífica de brinzales de las especies heliófitas durables.

2. Analizar para las especies del grupo ecológico mencionado, otros aspectos de la dinámica del crecimiento relacionados con el comportamiento de las mismas a través del tiempo.

3. Determinar la posible relación entre el crecimiento y la radiación total bajo dosel para ambos tipos de bosque, en rangos que incluyan desde situaciones con dosel cerrado a aquellas con aperturas producto del manejo.

4. Probar los diferentes parámetros resultantes del uso de la fotografía hemisférica (I.S.F, D.S.F y T.S.F), con el objeto de obtener una posible medida del potencial microclimático del claro en relación con el crecimiento de la regeneración.

5. Conocer el posible efecto sobre el crecimiento de brinzales de las especies heliófitas durables resultante de aplicar un raleo al dosel intermedio denso en las primeras etapas del bosque secundario.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1. Introducción: La dinámica forestal y su importancia teórica y práctica

Los bosques húmedos tropicales, al igual que otros tipos de bosques, presentan cambios en el tiempo por efecto de ciertos procesos tales como el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento entre los más importantes.

El entendimiento de los cambios citados requiere estudiar los procesos mencionados dentro de dos situaciones diferentes: el ciclo de regeneración del bosque primario y la sucesión secundaria.

Las diferencias mas importantes entre ambas situaciones radican en aspectos tales como:

- 1) las condiciones ambientales generadas al inicio de cada proceso.

- 2) la forma de colonización del sitio por parte de las especies mas importantes.

- 3) la estructura y composición de la vegetación que se genera en cada situación.

El conocimiento de los procesos mencionados en cada una de las situaciones planteadas resulta de gran importancia silvícola, ya que será sobre los mismos que el productor deberá actuar racionalmente para lograr resultados acordes con los objetivos planteados.

2.2. Los grupos ecológicos de especies forestales

Los bosques húmedos tropicales se caracterizan por ser los ecosistemas que presentan la mayor biodiversidad en el mundo (Hartshorn, 1980). En consecuencia, el conocimiento e interpretación de su dinámica funcional requiere agrupar las especies que lo componen de acuerdo con sus semejanzas relativas a los recursos que utilizan y a las estrategias básicas de sobrevivencia que las caracterizan (Whitmore, 1982).

Un intento de agrupación fue realizado por Terborgh y Robinson (1986), nucleando a las especies en gremios donde la característica de sus integrantes es la semejanza de los gradientes del ambiente que utilizan.

Un principio teórico general a tener en cuenta en el esbozo de cualquier agrupación, es el de selección r y selección k , el cual sostiene la existencia de dos estrategias básicas de sobrevivencia, basadas en la capacidad reproductiva de la población.

Las especies r tienen una mayor tasa de reproducción con individuos de menor porte en relación a las especies k con una menor tasa, pero con individuos de mayor porte. Existen una serie de características biológicas y ecológicas asociadas a cada estrategia, con la peculiaridad de que cada una de ellas no posee todos los aspectos óptimos de las características citadas, en gran medida debido a que los recursos son limitados.

El análisis de las principales características biológicas y ecológicas de las especies leñosas tropicales demuestra un ajuste de las mismas al modelo teórico de selección r y k .

La terminología para definir las agrupaciones de las especies es un punto importante, ya que la denominación debe caracterizar muy bien el comportamiento de las mismas no resultando ambigua su interpretación.

Según Finegan (1992), la agrupación y denominación más deseable es aquella referida a los factores biológicos y ecológicos que condicionan el comportamiento de las especies, en especial la radiación solar. En tal sentido, el citado autor reconoce en primera instancia dos grupos principales: el de las heliófitas constituido por aquellas especies con una marcada intolerancia a crecer y sobrevivir en condiciones de escasa radiación solar, y el de las esciófitas que presentan una alta capacidad de sobrevivir y crecer aunque sea lentamente con bajos niveles de radiación por lo menos en las primeras etapas de desarrollo.

La clasificación anterior reconoce además dentro del grupo de las heliófitas dos subgrupos adicionales: las heliófitas efímeras de vida corta y las heliófitas durables de vida relativamente larga.

Con respecto al grupo de las esciófitas se reconocen también dos subcategorías pero referidas en este caso a los requerimientos en radiación solar en las diferentes etapas de su vida: las esciófitas parciales tolerantes en las primeras etapas pero con elevados requerimientos en las etapas intermedias hasta la madurez, y las esciófitas totales tolerantes durante todo su ciclo de vida.

El grupo de especies heliófitas efímeras se encuentra representado por especies de los géneros Cecropia, Hampea, Heliocarpus y Ochroma.

Todas sus características les permiten una gran adaptación a la colonización rápida de espacios abiertos,

representando por otro lado un grado extremo de especialización que les quita plasticidad adaptativa para desarrollarse en otros tipos de ambientes.

Producto de su estrategia este grupo presenta propiedades no deseables de su madera desde el punto de vista de su utilización tales como bajo peso específico, poca resistencia, etc., que limitan en gran medida su comercialización.

Las especies del grupo ecológico heliófitas durables se caracterizan por presentar propiedades menos extremas que las heliófitas efímeras. En términos generales, si bien colonizan sitios abiertos mas lentamente que las efímeras, adquieren preponderancia mas tarde cuando éstas desaparecen, presentando mayor porte y una vida relativamente mas larga.

Los géneros que aportan las especies mas importantes de este grupo son: Cedrela, Swietenia, Laetia, Vochysia, Apeiba, Simarouba y Goethalsia.

El intervalo de sitios que las durables pueden colonizar es mayor que el de las efímeras. Además de establecerse donde lo hacen estas últimas, pueden regenerarse en claros pequeños del bosque primario donde las efímeras no crecen, sin embargo son incapaces de regenerarse bajo dosel cerrado.

El hecho que las especies heliófitas durables presenten madera de calidad aceptable a muy buena y crecimiento relativamente rápido, hace que las mismas resulten atractivas para la producción forestal (tanto en bosques naturales como en plantaciones), y para su inclusión en sistemas agroforestales.

En el caso de las especies esciófitas parciales, los géneros más característicos son: Virola (de amplia distribución en los bosques húmedos tropicales americanos), Carapa, Lecythis y Pentaclethra. El gremio de las esciófitas totales está compuesto de relativamente pocas especies, representadas por géneros tales como Minquartia y Pouteria.

Si bien las esciófitas son especies con alta tolerancia a la sombra, en particular las parciales tienen la peculiaridad de responder con un aumento en su crecimiento cuando aumentan los niveles de radiación en la etapa intermedia y final de su desarrollo.

Una estrategia importante relacionada con el tamaño de sus semillas, es que en estas especies sus cotiledones funcionan como órganos de almacenamiento, permitiéndoles así cierta independencia de la actividad fotosintética en las primeras etapas de su desarrollo.

Si bien las esciófitas presentan cierta incapacidad de colonizar sucesiones tempranas y claros muy grandes (sus semillas no toleran altas temperaturas y condiciones de suelo seco), pueden regenerarse en un gradiente muy amplio de condiciones ambientales, o dicho de otra manera en cualquiera de las fases del ciclo de regeneración del bosque.

Otro aspecto diferencial entre los dos grupos de heliófitas y esciófitas es el relativo a su estructura expresada en términos de la distribución de frecuencias de sus clases diamétricas.

El análisis de las distribuciones de frecuencia de clases diamétricas demuestra que los procesos de regeneración en heliófitas y esciófitas son diferentes (UNESCO/PNUMA/FAO, 1980).

Tomando las distribuciones de las clases diamétricas a partir de 10 o 20 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), se ha observado para muchas especies que el grupo de las heliófitas presenta una distribución de frecuencias casi constante, mientras que las esciófitas muestran distribuciones de tipo exponencial negativa.

Esta expresión diferencial de las estructuras entre ambos grupos es congruente con sus respectivas diferencias en las estrategias de regeneración que ya fueron presentadas. Las heliófitas muestran una baja mortalidad a partir de 10 cm de DAP ya que en ese estado se hallan bien establecidas, mientras que las esciófitas mantienen un nivel de mortalidad en los diferentes estadios a causa de encontrarse permanentemente en un ambiente de escasa radiación.

Respecto a la representación en el bosque húmedo tropical de los grupos citados, estudios de Hartshorn (1980) y Werner (1986) concuerdan que si bien las heliófitas son mas abundantes en número de especies que las esciófitas, estas últimas presentan mayor biomasa por unidad de superficie, lo cual es concordante con su mayor intervalo de sitios de regeneración.

2.3. El ciclo de regeneración del bosque primario

2.3.1. Un mosaico de fases de regeneración

La regeneración de las especies leñosas en los bosques húmedos tropicales puede interpretarse a través de un ciclo compuesto de fases, idea a la que han contribuido fundamentalmente tres investigadores: Whitmore, Hartshorn y Oldeman, cada uno de ellos trabajando en diferentes regiones tropicales del mundo.

El proceso se origina con aperturas en el dosel del bosque que se definen como claros (traducción de la palabra inglesa "gap"), fenómeno que se produce por la caída de una parte de un árbol, un árbol entero o un número de arboles; pudiendose identificar en todo el ciclo tres fases: fase de claro, fase de construcción o regeneración y fase madura (Whitmore, 1984).

El ciclo evoluciona como un proceso continuo, no obstante la división en fases resulta conveniente a los fines del entendimiento y del estudio de su dinámica.

Partiendo del concepto del ciclo de regeneración puede interpretarse al bosque desde un punto de vista espacial como un mosaico formado por parches de vegetación, donde cada unidad estaría en una fase particular del ciclo (Whitmore, 1984).

La fase de claro en el ciclo de regeneración, es de vital importancia ya que en la misma quedan disponibles gran cantidad de recursos que serán aprovechados por la nueva comunidad en formación. Por tal motivo, es importante conocer algunos aspectos de las aperturas en el bosque.

Hubbell y Foster (1986) determinaron a través de gran número de mediciones una forma de claro promedio que reproduce verticalmente su evolución en el ciclo. El modelo encontrado define el claro como un cono invertido donde a medida que la vegetación es más alta aumenta el área de la apertura.

El otro aspecto interesante de este estudio se refiere a la distribución de frecuencias de clases de área de claros, que muestra una forma exponencial negativa donde las mayores frecuencias corresponden a aperturas de tamaño pequeño.

Para el análisis del crecimiento de la regeneración de especies leñosas dentro de un claro es deseable considerar al mismo como una unidad microclimática ya que la respuesta en crecimiento de las plantas obedece a su microclima (Whitmore et al) (*).

Las principales variables microclimáticas indicadoras del crecimiento de las plantas dentro del claro son: radiación fotosintéticamente activa (RAFA) media diaria, temperatura máxima media mensual del suelo a 5 cm. de profundidad, humedad relativa mínima media diaria y temperatura máxima media diaria del aire. Las cuatro variables citadas anteriormente se hallan fuertemente correlacionadas entre sí debido a que todas son dependientes de la RAFA (Whitmore et al). (*)

Los cambios de estas variables a nivel del suelo, son graduales desde el centro del claro hasta su periferia.

Para estudios detallados pueden hacerse mapas microclimáticos definiendo áreas de igual valor para cada variable en lugar de límites estrictos.

2.3.2. Mortalidad, reclutamiento y crecimiento en bosques húmedos tropicales

Un mayor entendimiento de la dinámica de los bosques húmedos tropicales implica conocer los cambios en el tiempo en un determinado sitio, la velocidad de los mismos, los factores que los producen y sus efectos a largo plazo.

Estudios realizados por Harsthorn (1978) sobre parcelas permanentes en la estación biológica "La Selva" en Costa Rica, demostraron que para los bosques primarios locales el

(*) op. cit.

"tiempo de retorno" (lapso de tiempo promedio desde la formación de un claro hasta la formación del siguiente en el mismo lugar), fue de 80 años aproximadamente. El resultado anterior fue expresado también como la tasa anual porcentual de renovación del dosel alcanzando el valor de 1.25 por ciento.

A pesar de que el tiempo de retorno constituye una medida promedio, y por lo tanto no todos los sitios se renuevan con la misma frecuencia, los resultados anteriores dan una idea aproximada de los ritmos de cambio en la dinámica del ciclo de regeneración.

Peralta *et al.* (1987), realizó estudios de natalidad y mortalidad en parcelas permanentes en la estación biológica "La Selva" en Costa Rica, concluyendo que al margen de los niveles de natalidad y mortalidad ambos fenómenos se compensaban manteniendo estable el nivel de la población en un estado de equilibrio dinámico.

En términos generales los cohortes de plantas dentro de la población establecida (posterior al estadio de plántula), presentan un porcentaje de mortalidad constante, lo que significa que el patrón del número de individuos presentes de un cohorte a través del tiempo, es de tipo exponencial negativo.

Con respecto al crecimiento, resultados provenientes del estudio anterior sobre un gran número de especies provenientes en general del dosel superior, mostraron que las mismas cuentan en su mayoría con valores de mediana de los incrementos anuales en DAP de 0.5 cm, y que un número reducido de especies presentaron valores superiores.

El estudio de la dinámica de la regeneración en claros, fue estudiado por Brokaw (1985) en aspectos relacionados con

la densidad de tallos, y con la tasa media de crecimiento en altura, para especies heliófitas y esciófitas, en diferentes tamaños de claros.

En la mayoría de los claros estudiados, la densidad de tallos aumento inmediatamente después de formado el mismo, para luego mantenerse o declinar.

En claros grandes mayores de 150 m², las heliófitas tuvieron al principio alta densidad, experimentando luego una alta mortalidad.

En claros grandes la tasa media de crecimiento en altura y la amplitud de la distribución por clase de tamaño, fue mayor para especies heliófitas que para especies esciófitas. En ambos tipos de especies el crecimiento fue mayor al principio que al final.

Brokaw (1989), provee información del bosque húmedo tropical de la isla de Barro Colorado en Panamá, en relación a la composición en función del tamaño de claro.

La variación existente en la composición, fue mayor para especies intolerantes a la sombra que para especies tolerantes; posteriormente la variación en la composición entre claros disminuyo para las especies intolerantes y se mantuvo para las especies tolerantes.

En resumen las diferencias iniciales entre claros que persisten en la fase de canopia cerrada, pueden ser debidas mas a la composición de las especies tolerantes que a la de las intolerantes. Esto último explicaria la variación estructural en parches en la fase de dosel cerrado, generando así a un paisaje en forma de mosaico.

Se concluyó finalmente la necesidad de profundizar aún más sobre la dinámica de los procesos que determinan la composición y estructura del sotobosque bajo dosel cerrado.

En relación al crecimiento de las especies de diferentes grupos ecológicos en claros, Oberbauer (1986) analizó el comportamiento de brinzales de seis especies leñosas tropicales, desde heliófitas efímeras hasta esciófitas, en comparación con el de Helianthus annuus L.

El estudio fue llevado a cabo con las plantas creciendo en macetas en un gran claro en las tierras bajas de la zona atlántica de Costa Rica.

La tasa foliar unitaria, mostró un crecimiento casi similar al Helianthus annuus L. para la especie pionera Ochroma lagopus, Swartz. Parámetros tales como tasa foliar unitaria, tasa de crecimiento relativo, razón de área foliar, peso foliar específico y razón raíz-vástago mostraron un menor crecimiento de las especies más tolerantes.

En bosques templados de Estados Unidos, Canham (1988) estudió patrones de crecimiento aéreo, ramificación y extensión foliar para plántulas de Acer saccharum, Marsh y Fagus grandifolia, Ehrh.

Para ambas especies se determinó que la tasa de crecimiento en altura y diámetro y producción de nuevos vástagos, para situaciones de baja intensidad luminica creadas por doseles con pequeños claros (15 a 75 m²), era mayor que para condiciones bajo dosel cerrado.

A menudo, plántulas de ambas especies sometidas a mayores niveles de radiación por presencia de claros de mayor tamaño mostraron una baja respuesta

La alta respuesta de Acer saccharum, Marsh, a bajos niveles de radiación solar creados por claros pequeños en el dosel, estuvo correlacionada positivamente con el índice de área foliar y con la eficiencia de extensión foliar.

En Fagus grandifolia, Ehrh la respuesta mas modesta a los bajos niveles de radiación creados por pequeños claros y la mayor tasa de crecimiento de Acer saccharum, Marsh bajo dosel cerrado, se explicó respectivamente por una falta de capacidad para incrementar el índice de área foliar en el primer caso, y por una alta eficiencia en la extensión foliar en el segundo caso.

En términos generales se concluyó que la magnitud de respuesta al crecimiento por parte de las plántulas de estas dos especies a pequeños claros, se halla relacionada con el grado de plasticidad en los patrones de ramificación y extensión foliar.

Canham (1989) analizó el comportamiento de un amplio grupo de especies caducifolias tolerantes a la sombra en el este de Estados Unidos. Este autor concluyó que la capacidad de crecer en condiciones de baja intensidad lumínica por parte de este grupo de especies, permite un rango de respuestas a las perturbaciones cualitativamente diferente al grupo de las especies intolerantes. Además existen diferencias entre las especies tolerantes en su respuesta al crecimiento en claros.

La respuesta diferente al crecimiento en claros entre las especies tolerantes, tiene implicancias importantes en modelos generales de la dinámica del bosque.

Kohyama y Hara (1989) realizaron estudios sobre crecimiento en el bosque húmedo tropical de la isla Yakuohima al sur de Japón.

La información registrada mostró que la distribución de frecuencia de clases de incrementos para árboles pertenecientes a una misma clase de tamaño, tuvo generalmente una forma unimodal asimétrica positiva. Esta tendencia fue reconocida para plantas de pequeño tamaño (brinzales y latizales), intervalos de clase de tamaño reducido y para cada especie.

Los árboles que presentaron los incrementos más altos mantuvieron esta tendencia y registraron una baja mortalidad en el siguiente período.

La asimetría de la distribución de los incrementos fue debida a que la distribución de la intensidad de radiación para cada altura del dosel presentó una forma de tipo logaritmo-normal.

2.3.3. Los efectos del manejo forestal sobre el ciclo de regeneración

Para describir el efecto del manejo sobre el ciclo de regeneración, se tomará dentro de los enfoques de manejo sostenible (Baur, 1964) el sistema silvicultural policíclico.

Una de las acciones a tomar en este proceso de manejo son los aprovechamientos selectivos de baja intensidad que representan una remoción del 50 por ciento del dosel (con formación de claros y caminos de extracción) (Jonkers, 1987).

Asumiendo la medida del área basal como indicadora de la competencia y al mismo tiempo que ésta es máxima en condiciones de bosque primario no aprovechado, es necesario entonces una reducción aproximada entre un 40 y un 60 por ciento del área basal mediante aprovechamiento y

refinamiento, para lograr un crecimiento adecuado de la regeneración natural comercial (Dawkins, 1958).

Este sistema se mantiene a perpetuidad mediante sucesivos ciclos de aprovechamiento (20 años) selectivos de baja intensidad, que incluyen tratamientos silviculturales de refinamiento y que en conjunto van produciendo una conversión hacia una mayor proporción de especies comerciales.

En términos generales se puede decir que un bosque bajo manejo como el descrito, libera una gran cantidad de recursos que quedan disponibles para el crecimiento vegetal, no solo en lo que se refiere a la cantidad de radiación que ingresa bajo dosel sino también a los nutrientes del suelo.

En consecuencia las condiciones ambientales posteriores al aprovechamiento, pueden considerarse favorables para la regeneración de especies heliófitas durables y en menor medida para las heliófitas efímeras. Las esciófitas parciales si bien pueden regenerarse exitosamente, serán superadas por las heliófitas durables debido a su menor crecimiento.

Además del efecto estimulante sobre la regeneración comercial producto de las medidas de manejo, estas últimas en especial el tratamiento de refinamiento, produce un aumento considerable en el crecimiento de la regeneración ya establecida (DAP ≥ 10 cm). Los grupos de mayor respuesta serán en primer lugar las heliófitas durables y en menor medida las esciófitas parciales.

En términos generales puede decirse que los efectos del aprovechamiento y del tratamiento silvicultural de refinamiento, tienen un efecto sobre el ciclo de regeneración. La tendencia es a eliminar la fase madura y la

fase de claro (salvo en un corto lapso posterior al aprovechamiento), simplificandose la organización horizontal con predominio de la fase productiva de reconstrucción.

2.4. La sucesión secundaria

2.4.1. Descripción general de la sucesión secundaria

Varias revisiones brindan descripciones básicas generales sobre sucesiones secundarias tropicales como la de Richards (1976), Gomez-Pompa y Vasquez-Yañes (1976), Fontaine *et al.* (1980) y Whitmore (1984).

De los estudios citados anteriormente se desprende un modelo general aplicable a sitios con suelos no degradados y abundante provisión de semillas, el cual incluye tierras cultivadas por cortos períodos y sitios en áreas boscosas afectadas por huracanes (Finegan, 1992).

Dicho modelo describe que en una primera fase el sitio es colonizado por especies pioneras herbáceas y arbustivas, formando una comunidad baja que puede dominar el sitio durante dos o tres años aproximadamente. A menudo las heliófitas efímeras se establecen rápidamente durante esta fase.

Posteriormente sobreviene una segunda fase caracterizada por la dominancia de las especies heliófitas efímeras, compuesta por una baja riqueza florística. Este grupo forma un dosel cerrado que puede durar entre 10 a 20 años, concluyendo la etapa con la decadencia de sus especies, que no pueden regenerarse bajo su propia sombra. Durante esta fase se establecen las especies heliófitas durables a la sombra de las efímeras.

Existe una tercera fase donde al desaparecer las heliófitas efímeras, las heliófitas durables crecen rápidamente alcanzando mayor porte final que el grupo anterior. En este caso las heliófitas durables dominan el sitio hasta la decadencia de sus poblaciones que pueden durar entre 30 y 100 años.

La regeneración cíclica en claros naturales, típica de los bosques primarios, no se inicia hasta un momento muy avanzado de la tercera fase. La riqueza florística aumenta durante esta etapa pudiendo alcanzar los niveles del bosque primario, pero la composición será diferente. (1)

También respecto a su estructura, los bosques secundarios de la tercera fase son diferentes a los bosques primarios, ya que si bien pueden alcanzar el mismo nivel de área basal en sólo 30 años, presentan mayor número de árboles, menor biomasa y mayor uniformidad.

2.4.2. Factores de sitio que determinan la productividad de los bosques secundarios

En términos generales cuanto menor es la fertilidad de un suelo tropical, mayor es la posibilidad de su degradación permanente causada por alguna perturbación.

Este punto es preocupante si tenemos en cuenta que el 65 por ciento de los suelos de los bosques secundarios del trópico, son ultisoles y oxisoles de baja fertilidad (Sanchez, 1976).

Tanto en suelos oxisoles del Amazonas venezolano (Jordan, 1985) como en suelos volcánicos de Costa Rica (Mazzarino *et al.*, 1988), después de la tala y quema del

(1) Finegan, B. Comunicación personal. CATIE. 1992.

bosque existe una gran disponibilidad de nutrientes durante dos o tres años.

Este fenómeno produce a su vez una reducción de los niveles globales de nutrientes por lixiviación, recuperables en su mayor parte después del abandono y posterior colonización por parte de la vegetación secundaria. Sin embargo si el período de perturbación es más largo, la pérdida de nutrientes puede ser irrecuperable produciendo una degradación irreversible.

Estos resultados indican que la vegetación natural secundaria, actúa absorbiendo y fijando los cationes del suelo impidiendo así su transferencia fuera del sistema.

El tipo e intensidad del uso de la tierra son otros factores que modifican el sustrato y por ende la regeneración natural en la sucesión.

Sobre suelos oxisoles de Venezuela, Uhl (1987) comparó un sitio donde se había realizado tala y quema sin cultivar, con otro donde se había efectuado el desmonte en forma semejante, pero con un período de cultivos posteriores durante tres años. Los resultados mostraron que cinco años después de abandonados, el sitio sin cultivar había presentado una vegetación más rica en especies leñosas, mayor proporción de especies comerciales y mayor biomasa total.

La fertilidad original del sustrato y el uso previo del sitio (tipo, intensidad y duración), en interacción con el ciclo y almacenamiento de nutrientes, son los factores determinantes del nivel de degradación del suelo, y de la productividad del bosque secundario que se desarrollará posteriormente (Vitousek y Sanford, 1986).

2.4.3. Competencia, estructura poblacional y raleo

Desde un punto de vista funcional y estructural las plantaciones forestales y los bosques secundarios representan sistemas análogos. Ambos se establecen en espacios abiertos, en un momento definido y con especies pertenecientes al grupo de las heliófitas.

En una primera etapa no hay competencia entre árboles y las diferencias de tamaño son producto del micrositio y de la competencia con especies pioneras herbáceas. Al cerrarse el dosel se inicia la competencia intraespecífica en la plantación y también en gran medida en el bosque secundario.

El análisis del crecimiento en estas etapas indica que antes de la competencia la tasa de crecimiento relativo (producción por unidad de biomasa), es constante para cada árbol independientemente del tamaño (Ford, 1984). En etapas más avanzadas cuando se inicia la competencia y se establece la jerarquía entre árboles, la tasa de crecimiento relativa aumenta para los árboles de mayor tamaño. En esta situación el tamaño del individuo es una medida de la capacidad productiva del mismo.

La etapa siguiente en el proceso descrito es la situación de autoraleo (traducción de la palabra inglesa self-thinning), que representa el nivel máximo de competencia y jerarquización intraespecífica, donde los individuos dominados comienzan a morir.

Mohler *et al.* (1978), describen las etapas mencionadas en términos de los cambios producidos en la distribución de frecuencias de las clases diamétricas. Para la etapa de germinación y de plántula la distribución presenta una forma unimodal asimétrica negativa, inexistente en la plantación comercial pero presente en el bosque secundario.

En gran parte de la etapa de brinzal y latizal en ausencia de competencia, la distribución es de tipo normal, pero al cerrarse el dosel e iniciarse la jerarquización entre plantas, la distribución irá aumentando el grado de asimetría positiva hasta llegar a ser máxima coincidente con el inicio del autoraleo. A partir de entonces la tendencia asimétrica se revierte durante este proceso de intensa mortalidad, restableciéndose nuevamente la forma normal de la distribución.

Esta tendencia natural en el desarrollo de las masas coetáneas, puede verse modificada por intervenciones como el raleo, el cual tiene por finalidad generar cambios en la redistribución de la biomasa de la población, con el fin de aumentar el producto cosechable.

El proceso de desarrollo de una plantación es repetida en el bosque secundario, primero para las heliófitas efímeras que desaparecen del sitio después de 15 a 20 años de sucesión, y posteriormente para las heliófitas durables que dominarán el sitio luego de la desaparición de las efímeras.

2.5. La fotografía hemisférica y su aplicación al estudio del microclima forestal

2.5.1. Fundamentos de la fotografía hemisférica

La estimación de la radiación solar bajo dosel por medio de instrumental de medición directa, presenta dificultades que atentan contra la precisión de las determinaciones. La gran variación en la emisión de radiación en cortos períodos de tiempo, especialmente en días parcialmente nublados exige una gran precisión en la simultaneidad de las mediciones sobre y bajo dosel difícil de lograr.

Además la gran variación diaria y estacional en la emisión exige un gran número de determinaciones cuando se pretende proveer información para un periodo considerable de tiempo. En consecuencia una técnica como la fotografía hemisférica donde el trabajo de campo es comparativamente rápido y barato, resulta muy ventajosa dado la posibilidad de obtener medidas relativas o absolutas de radiación.

Las medidas relativas de radiación bajo dosel son adecuadas cuando se desea hacer estudios dentro del sitio, pero para ciertos estudios a nivel de procesos fisiológicos o para comparaciones entre sitios que difieren en clima o tiempo es recomendable el uso de mediciones absolutas (Anderson, 1964).

A pesar de las ventajas comparativas de la fotografía hemisférica, ésta metodología no puede solucionar el problema de la gran variación espacial de radiación recibida a nivel del suelo. Esto último es consecuencia del arreglo particular de hojas y ramas del dosel con la trayectoria solar en cada lugar, lo cual impide hacer extrapolaciones entre puntos cercanos.

En cambio como la trayectoria solar es predecible, es posible mediante fotografía hemisférica obtener registros de radiación en una amplia escala de tiempos, desde un día en particular hasta un mes o un año.

Si bien existen diferentes métodos de proyección de un hemisferio sobre un plano el más usado en ecología es la proyección equidistante; es decir aquella donde el ángulo zenital es directamente proporcional a la distancia radial desde el centro al punto en la proyección (Figura 1). Sin embargo, a pesar de la relación expresada, un área en el hemisferio no se halla representada proporcionalmente igual en la fotografía.

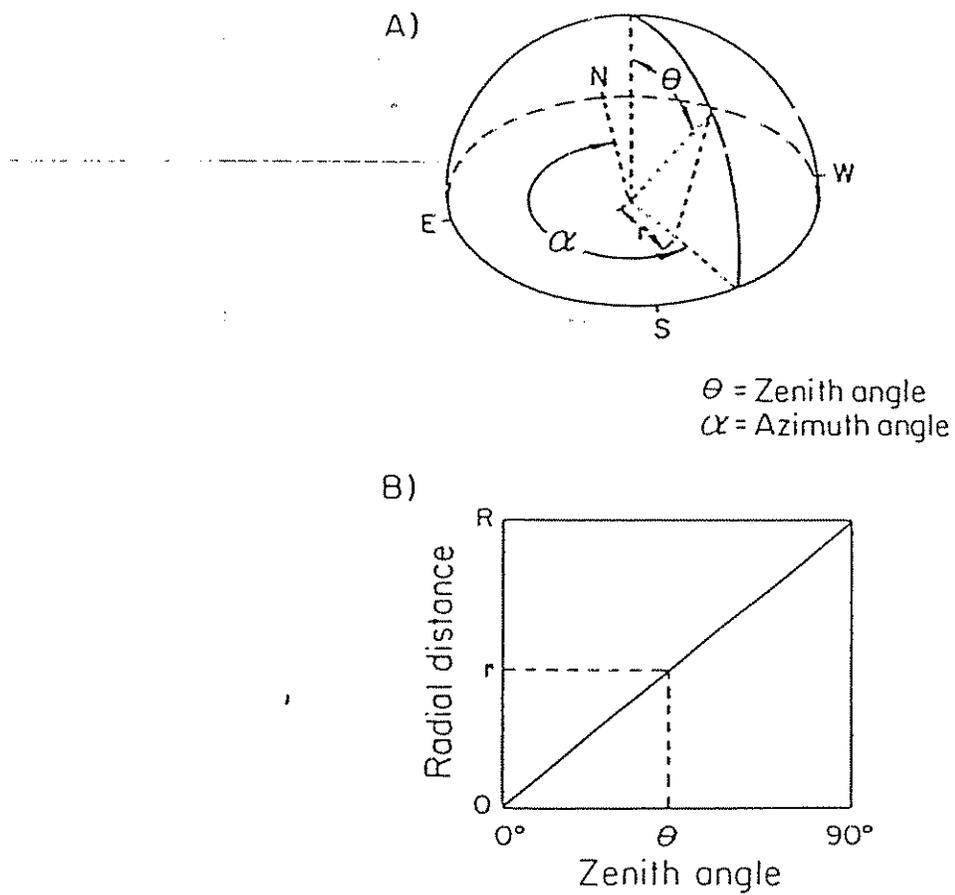


Figura 1. a) Proyección hemisférica equiangular sobre el plano. b) Relación directamente proporcional entre el ángulo zenital y la distancia radial (Fuente: Rich, 1989).

La ventaja de la proyección equidistante es que un punto en el hemisferio puede ser fácilmente localizado en la fotografía conocido su ángulo azimutal y zenital. Por ejemplo, lo mencionado anteriormente es sumamente útil para dibujar la trayectoria solar en cualquier día del año y en cualquier latitud de la tierra.

La radiación solar llega a la superficie de la tierra bajo dos formas diferentes: una es recibida directamente desde el sol (radiación directa), mientras la otra proviene del hemisferio celeste en su conjunto (radiación indirecta), originada por la dispersión de la radiación solar de la atmósfera.

La proporción de radiación directa e indirecta es muy variable, según el grado de cobertura nubosa que presente el hemisferio en un período de tiempo.

El proceso de estimación de la radiación directa e indirecta mediante fotografía hemisférica exige que ambos componentes sean tratados separadamente, para ser finalmente sumados en la última etapa de cálculo (Evans, 1956), (Anderson, 1966).

Existe un tercer componente de la radiación que es particular del ambiente bajo dosel, consistente en la radiación dispersa por la reflexión producida por partes del follaje. La estimación por fotografía hemisférica no computa esta última fracción, que en ciertos ambientes de dosel cerrado en los trópicos puede ser importante (Whitmore & Wong, 1959).

Otro componente particular del ambiente bajo dosel no registrado por el método fotográfico, es la radiación transmitida a través de las hojas, pero su proporción no es significativa dentro del total recibido (Anderson, 1964).

Por convención cualquier medida de la radiación recibida en un punto se considera que llega a una superficie horizontal, en consecuencia debe ser corregida por el coseno del ángulo zenital.

Anderson (1964) define para el uso de la fotografía hemisférica el término factor de sitio, como la radiación recibida bajo dosel en terminos relativos de la recibida sobre dosel. Cada vez que se use el término factor de sitio, debe especificarse el componente de la radiación (directa o indirecta) que describe, la longitud de onda y el período de tiempo al cual se refiere. A menos que se determine lo contrario, el factor de sitio se asume como la radiación recibida sobre una superficie horizontal.

El factor de sitio indirecto (I.S.F), se define como la relación entre la radiación indirecta que penetra bajo el dosel y la que llega sobre el mismo. Una debilidad que presenta la cuantificación del I.S.F, es la falta de un conocimiento acabado del patrón de distribución de emisión de radiación indirecta desde el hemisferio.

La distribución de radiación indirecta varía con la posición del sol y con el grado de nubosidad existente. En un cielo completamente cubierto, existe una medida convencional de la distribución de la radiación indirecta conocida como "cielo uniformemente cubierto" (U.O.C). El problema es que estas condiciones son normalmente excepcionales en la mayoría de los climas, especialmente en los tropicos. Una distribución más realista es aquella donde la emisión es constante cuando varía el ángulo azimutal, pero disminuye con el aumento del ángulo zenital (el zenit emite mas que el horizonte) de acuerdo con la siguiente ecuación (Monteith & Unsworth, 1990):

1

$$R_a = \frac{1}{1 + b} \cdot R_z \cdot (1 + b \cdot \text{sen } a) \quad (1)$$

donde:

R_a = Emisión de radiación indirecta desde un punto en el hemisferio con ángulo "a" desde el horizonte.

R_z = Emisión de radiación indirecta desde un punto en el zenit.

a = ángulo formado entre la posición de un punto en el hemisferio y el horizonte.

b = 2 (para radiación de longitud de onda entre 400 y 700 nm).

Cuando b es igual a 2 la emisión en el zenit es tres veces mayor que en el horizonte, así el patrón resultante se denomina "cielo cubierto standar" (S.O.C), habiendo sido adoptado por la Comisión Internationale de L'Eclairage (Anderson, 1971), basado en medidas de radiación de longitud de onda entre 400 y 700 nm.

Para conocer la proporción de radiación recibida en un punto de una superficie horizontal, desde un sector del cielo con un patrón de emisión S.O.C, debe integrarse la ecuación anterior y corregirse por el coseno del ángulo zenital, resultando la siguiente ecuación:

$$I = 1/3 \cdot \text{sen}^2 a + 4/9 \cdot \text{sen}^3 a \quad (2)$$

donde:

I = Proporción de radiación indirecta recibida en un punto desde un anillo del hemisferio con ángulo "a".

a = ángulo formado entre la posición de un punto en el hemisferio y el horizonte.

Esta ecuación permite el cálculo sobre la fotografía de anillos concéntricos de diferente ancho, pero con igual proporción de aporte de radiación indirecta; de manera tal que junto con un número determinado de radios con equidistancia angular, queda estructurada una reja con unidades de aporte semejante que permite computar el I.S.F. (Figura 2).

El S.O.C resulta ser el patrón de distribución más aceptable para períodos de un día o más, ya que es apropiado para cielos completamente cubiertos y ofrece una distribución promedio adecuada para períodos con días claros o parcialmente nublados.

El factor de sitio directo se define de la misma manera que el I.S.F, pero para la radiación directa. La cantidad de radiación directa recibida bajo dosel para un período determinado, depende de la superficie de aperturas en el dosel superpuesta con la banda de trayectorias solares para el período considerado. En consecuencia la importancia de una apertura en la cubierta vegetal como una contribución al aporte de radiación directa bajo dosel, depende no solo de su posición respecto al zenit sino también de que la misma sea coincidente con la trayectoria solar.

Para una superficie horizontal, la cantidad de radiación directa recibida depende de la constante solar, y

de la posición angular del sol respecto a la horizontal, según la siguiente ecuación:

$$R_a = R_o \cdot \text{sen } a \cdot T^{1/\text{sen } a} \quad (3)$$

donde:

R_a = Radiación solar directa con el sol en posición hemisférica con ángulo "a" respecto al horizonte.

R_o = Constante solar.

T = Transmitancia de la atmósfera para el lugar considerado.

a = ángulo formado por la posición del sol respecto a la horizontal.

Al disminuir el ángulo "a" la radiación recibida en un punto disminuye por dos razones, los rayos solares deben atravesar mayor cantidad de atmósfera y su oblicuidad reduce la energía aportada de acuerdo a la ley del coseno.

La transmitancia debe ser medida o estimada para cada lugar, en general se acepta un intervalo de valores de 0.6 a 0.7. El valor "T" es independiente de la nubosidad, por el contrario la niebla reduce la transmitancia, por tal motivo es recomendable en algunos sitios tropicales donde este fenómeno es frecuente reducir el valor de "T" a 0.4 Whitmore et al (*). Para el cálculo del D.S.F, se utiliza el factor de ponderación resultante de eliminar la constante solar de la ecuación (3):

$$\text{Factor de ponderación} = \text{sen } a \cdot T^{1/\text{sen } a} \quad (4)$$

(*) op. cit.

Además es necesario conocer para cada lugar el recorrido solar diario en el hemisferio mediante su ángulo azimutal y zenital, para posibilitar así el trazado de la trayectoria solar diaria sobre la fotografía, basado en la relación lineal entre el ángulo zenital y la distancia radial (Figura 3).

Partiendo de la trayectoria solar y del factor de ponderación, es posible la estimación del D.S.F calculando la fracción entre la suma de los sectores abiertos en el dosel sobre la trayectoria solar (cada uno de ellos ponderado por el factor de ponderación) y la suma total de todos los sectores (cada uno de ellos también ponderado).

En el cómputo del D.S.F es necesaria una corrección adicional por brillo solar, es decir la probabilidad que el sol no esté cubierto por nubes para cada hora del día en cada época del año. Los registros pueden obtenerse con un medidor de brillo solar, resultando mediciones para cada hora del día en cada trimestre del año.

El último paso para estimar la radiación bajo dosel, consiste en determinar el factor de sitio total (T.S.F), integrando los factores I.S.F y D.S.F como estimadores de los componentes de radiación indirecta y directa respectivamente. El cálculo del T.S.F requiere conocer la proporción de radiación indirecta y directa sobre dosel e incluirla en la siguiente ecuación:

$$T.S.F = a \cdot I.S.F + b \cdot D.S.F \quad (5)$$

donde:

a = Proporción de radiación indirecta que llega sobre dosel respecto al total.

b = Proporción de radiación directa que llega sobre dosel respecto al total.

Los componentes absolutos de radiación bajo dosel (indirecto y directo), pueden también ser estimados mediante el uso de fotografía hemisférica. En el caso de la radiación directa, el cálculo puede efectuarse usando el D.S.F multiplicado por la radiación directa incidente sobre el dosel, o usando la ecuación (3) y calculando la radiación que penetra bajo dosel, en puntos de muestreo sobre la trayectoria solar dibujada en la fotografía.

Para la radiación indirecta, solo es posible el método del I.S.F multiplicado por la medida de la radiación indirecta sobre dosel; esto último se debe a la falta de un patrón angular de distribución promedio, basado en mediciones efectuadas durante un largo período.

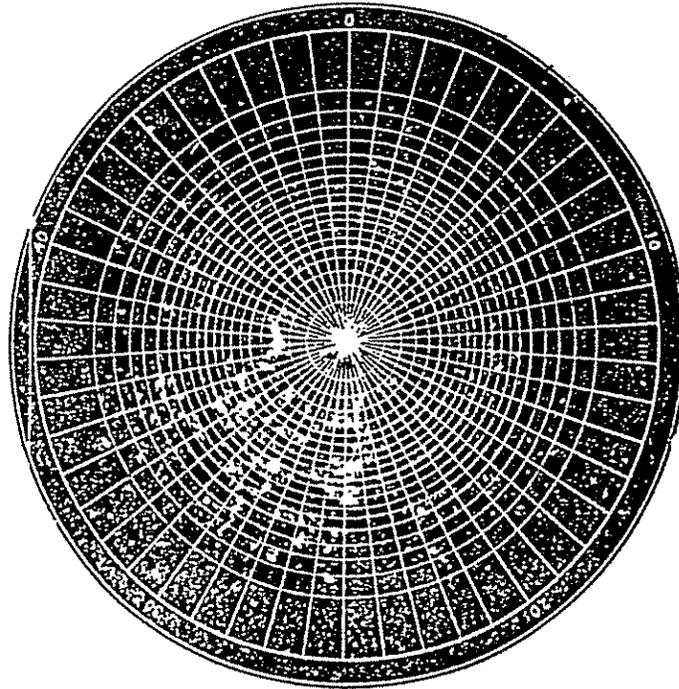


Figura 2. Fotografía hemisférica de un pequeño claro, con la reja para estimar radiación difusa (Fuente: Anderson, 1964).



Figura 3. Fotografía hemisférica de un claro grande, con un diagrama de trayectorias solares superpuestas para estimar radiación directa (Fuente: Anderson, 1964).

2.5.2. Fundamentos sobre análisis de la fotografía hemisférica

El método de análisis manual de la fotografía hemisférica descrito por Anderson (1964), es muy lento y no asegura resultados idénticos entre diferentes analistas. En la actualidad se dispone de modernos analizadores de imágenes y microcomputadoras que permiten una cuantificación relativa rápida y precisa.

Algunos de los sistemas desarrollados hasta el presente son los de Ducrey (1975), Chazdon y Fiel (1987), Becker et al. (1989), Rich (1989) y Barrie et al. (1990) Whitmore et al. (*).

A continuación se describirá el sistema desarrollado por Rich llamado "Canopy" (Rich, 1989), cuyo núcleo central está compuesto por un algoritmo inicial y un algoritmo combinado a la imagen.

El algoritmo inicial define en la fotografía hemisférica, los sectores ocupados por follaje de los sectores abiertos. El algoritmo combinado a la imagen calcula la localización de cada sector y el potencial de radiación que penetra a través del dosel abierto, usando la imagen ya definida y combinada con la distribución de radiación emitida directa y difusa.

Para una localidad específica la distribución de radiación directa y difusa, se halla previamente calculada y almacenada en archivos. Dependiendo de las necesidades de cada estudio, en la medida que puedan incorporarse más especificaciones sobre características de la localidad, podrán usarse modelos empíricos más refinados.

(*) op. cit.

El mayor número de especificaciones, mejora la estimación de la radiación que penetra a través del dosel para un período dado, por ejemplo un mes particular del año o para todo el año.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. Descripción y localización del área de estudio

3.1.1. Localización geográfica

Las formaciones boscosas bajo estudio pertenecen al bosque muy húmedo premontano de la vertiente Atlántica de Costa Rica. Las parcelas experimentales se ubican en la Finca "La Tirimbina", distrito segundo de La Virgen, cantón décimo de Sarapiquí en la Provincia de Heredia.

Las coordenadas geográficas del lugar son 10°24' latitud norte y 84°06' longitud oeste. La altura sobre el nivel del mar oscila entre 150 y 200 m.s.n.m., y su topografía presenta colinas bajas sin cambios abruptos con pendientes entre 10 y 40 por ciento.

3.1.2. Vegetación y clima

Según la clasificación en zonas de vida de Holdridge (1978), el lugar se clasifica como "Bosque muy húmedo premontano transición a basal (BMH-P)" y "Bosque muy húmedo tropical (BMH-T)".

La temperatura media anual es de 24.5°C, presentando un valor máximo de 26.2°C y un valor mínimo de 23.4°C. La precipitación media anual es de 4250 mm, sin estación seca.

3.1.3. Suelo

Los suelos son oxisoles sobre roca andesítica y rhyolitica (rocas originarias de flujo de lava volcánica) (Castillo, 1983), físicamente son profundos, con textura arcillosa y buen drenaje (Nuñez *et al.*, 1987). Respecto a

sus propiedades químicas, son de baja fertilidad, pH que fluctúa entre 3.9 y 4.5 y baja concentración de fósforo y calcio (Manta, 1988). El aluminio alcanza niveles que resultan tóxicos para los cultivos en general.

3.2. Descripción de los sitios de estudio y su diseño experimental

3.2.1. Bosque primario

3.2.1.1. Situación

Los sitios estudiados (claros) se hallan localizados dentro de una parcela experimental de 29.16 hectáreas, en el seno de una superficie de 80 ha.

El experimento, cuyo propósito es evaluar los efectos de diferentes regímenes de intervención sobre el crecimiento, el rendimiento y la regeneración natural, tiene un diseño en bloques completos al azar con un testigo, dos tratamientos y tres repeticiones.

Cada bloque presenta un diseño cuadrado de 100 x 100 m, con una banda perimetral contigua de 40 m. de ancho, quedando definida así una superficie total de 3.24 hectáreas.

Para el estudio de la regeneración natural de especies heliófitas durables se localizaron cinco claros grandes, producto de aperturas del dosel generadas por la tala de unos pocos árboles dominantes. Tres de esos claros ubicados en el bloque número 5, se produjeron a consecuencia de una tala iniciada en junio de 1990. De esta manera al momento de iniciarse las mediciones a mediados de noviembre de 1991, estos sitios contaban con regeneración de aproximadamente un año y medio de edad. (Figuras 1A; 2A y 3A).

Los dos claros restantes uno en el bloque número 7 y otro en el bloque número 4, se iniciaron a fines de 1989 con lo cual presentaban al inicio del estudio regeneración de dos años y tres meses de edad (Figuras 4A y 5A).

Los claros con edad de un año y medio fueron numerados de uno a tres y los de dos años y tres meses de edad de cuatro a cinco.

3.2.1.2. Criterios de elección de claros

En la elección de los claros se trató de lograr la máxima variación posible de los factores físicos y biológicos, con el objeto de obtener un amplio gradiente de las variables del micrositio a estudiar.

Los factores que se tuvieron en cuenta en la selección de los claros fueron:

- Existencia de regeneración de especies heliófitas durables.
- Edad del claro: se consideraron claros de un año y medio y de dos años de edad.
- Pendiente: se seleccionó relieves con diferente grado de pendiente y orientación cardinal.
- Orientación de la apertura: se logró variación dentro y entre claros cubriendo el rango de 0° a 300° con respecto al norte geográfico.
- tamaño de la apertura: se trató de cubrir dentro y entre claros la gama de aperturas que admiten los tratamientos silvícolas.

-Ubicación de la apertura respecto al zenit: Se lograron aperturas con ubicaciones de diferente ángulo zenital, desde zenitales a totalmente excéntricas.

3.2.1.3. Establecimiento del ensayo en el claro

Cada claro presentaba la formación de una pista de arrastre, siendo su ejecución coincidente en el tiempo con la apertura del dosel superior. La pista de arrastre presentaba en general un diseño rectilíneo, no obstante en algunos casos accidentes topográficos o residuos leñosos de la tala, obligaron a producir modificaciones leves en el rumbo.

A mediados de noviembre de 1991 se procedió a montar el ensayo en cada claro, para lo cual se efectuó el trazado de un transecto de referencia. Cada transecto se estableció sobre la pista de arrastre preexistente, tratando en lo posible de respetar su rumbo, para incluir así las condiciones ambientales de claro que se deseaban estudiar.

La marcación del transecto se realizó mediante la colocación de estacas de 1.50 metros, distanciadas entre sí a 5 metros. De esta manera el transecto quedó formado por una suma de unidades lineales contiguas de 5 metros (sectores), a cada una de las cuales se le midió su rumbo mediante brújula, y se numeró en forma creciente siguiendo el orden de aparición en el transecto.

Posteriormente se definió dentro de la población de regeneración presente las especies que serían seleccionadas, teniendo en cuenta su pertenencia al grupo ecológico de heliófitas durables y efímeras, y el grado de uso actual o potencial de su madera.

Las especies pertenecientes al grupo de heliófitas efímeras fueron también seleccionadas a pesar de que las mismas no eran motivo del estudio, debido a que se deseaba contar con una población de referencia de un grupo ecológico distinto.

Las especies seleccionadas dentro de los grupos mencionados fueron:

1) Heliófitas efímeras: Cecropia spp (Moraceae), Hampea appendiculata (Malvaceae), Croton killipianus (Euphorbiaceae) y Ochroma Lagopus (Bombacaceae).

2) Heliófitas durables: Laetia procera (Flacourtiaceae), Apeiba membranacea (Tiliaceae), Rollinia microsepala (Annonaceae), Zanthoxylum spp (Rutaceae), Simarouba amara (Simaroubaceae) y Jacaranda copaia (Bignoniaceae).

Definido así el conjunto de especies a seleccionar, se procedió a identificar, clasificar y localizar cada una de las plantas de interés.

La identificación se realizó colocando en el tallo de cada planta una placa de aluminio con un número grabado, siendo la numeración creciente y ordenada de acuerdo a la aparición de los sectores en el claro, al orden de los claros dentro de una misma edad y al orden de la edad.

En el siguiente cuadro se resume el número de plantas identificadas, clasificadas y localizadas por edad y por claro:

Cuadro 1. Número de plantas identificadas, clasificadas y localizadas por edad y por claro.

Edad (años)	N°. de Claro	N°. de plantas por claro
1	1	65
	2	30
	3	75
SUBTOTAL		170
2	4	94
	5	167
SUBTOTAL		261
TOTAL		431

Cada planta fue clasificada en primera instancia por su nombre vulgar, mientras que la asignación definitiva de su nombre científico, fue realizada por comparación con muestras del herbario de referencia del Grupo de Silvicultura de Bosques Naturales (C.A.T.I.E), por el biólogo Nelson Zamora.

Con referencia a la localización de los individuos en el claro, esta se definió a través de un sistema de coordenadas cartesianas ortogonales, teniendo como ejes de referencia la línea del sector del transecto, y la perpendicular a la misma que pasa por su origen. La magnitud de las coordenadas fue expresada en metros.

En el tallo de cada planta se efectuó una marca con pintura, localizada aproximadamente a nivel del 5 por ciento inferior de la altura, a los efectos de que las mediciones periódicas del diámetro fueran realizadas siempre en el mismo lugar.

3.2.1.4. Determinación de las variables diámetro y altura de la planta.

Las mediciones se iniciaron a mediados de noviembre de 1991 y finalizaron a mediados de agosto de 1992, completándose un período de 9 meses. Los registros se efectuaron trimestralmente con lo cual las plantas fueron medidas simultáneamente en cuatro oportunidades.

La medida del diámetro del tallo se efectuó con un calibre, expresándola en milímetros con una precisión de 0.1 mm. En cada medición el calibre se ubicaba perpendicular al eje del tallo, y sobre la marca de pintura que fue mencionada anteriormente.

La altura de la planta se definió como la longitud del tallo, desde la superficie del suelo donde la misma se hallaba instalada hasta su yema apical. En el caso de aquellas especies en que el tallo presentaba una bifurcación, se tomó el eje de mayor longitud como continuación del tallo.

Si una planta presentaba el ápice muerto con una ramificación apical de reemplazo, ésta última se tomaba en consideración como prolongación del tallo. La medida de la altura se efectuó con una vara telescópica, expresándola en metros con una precisión de 0.01 metros.

3.2.1.5. Estimación de la radiación total bajo dosel para cada planta

3.2.1.5.1. Criterios de selección de plantas

Con el fin de estudiar la posible relación causal entre el crecimiento y la radiación total bajo dosel, se procedió

a seleccionar una submuestra de plantas dentro de la muestra anterior de 431 plantas.

Los criterios que se tuvieron en cuenta en la selección de las plantas fueron los siguientes:

1) Se seleccionaron individuos de una misma especie con el objeto de eliminar el posible efecto específico en el estudio, como así también generalizar criterios operativos de medición.

2) La especie elegida para la submuestra fue Laetia procera, debido al hecho de que la misma estaba representada con una frecuencia adecuada en todos los claros, y presentaba una arquitectura monopodial simple que facilitaba la operatividad de las mediciones.

3) Se seleccionaron aquellas plantas cuyo aspecto denotaba por lo menos alguna posibilidad de vida futura, y cuya arquitectura no estuviera excesivamente alterada.

4) Dentro de cada claro se trató de que el conjunto de plantas, estuviera afectado por todo el gradiente de la variable que se pretendía estudiar (radiación total bajo dosel).

5) En la medida de lo posible, se trató que la submuestra se encontrara distribuida en forma proporcional al tamaño de claro, según muestra el siguiente cuadro:

Cuadro 2. Número de plantas seleccionadas en la submuestra por edad y por claro.

Edad (años)	No. de claro	Ext. del claro(m)	Nº de plts. mueè./claro	Nº de plants. subm/claro
1	1	20	31	8
	2	30	20	14
	3	20	44	13
SUBTOTAL			95	35
1	4	30	28	9
	5	85	78	37
SUBTOTAL			106	46
TOTAL			201	81

3.2.1.5.2. Toma y análisis de las fotografías hemisféricas

Para la toma de las fotografías hemisféricas se utilizó una cámara NIKON FM2, la cual llevaba incorporada un Data Back NIKON MF-16, que automáticamente identificaba cada fotografía con un número particular, impreso en el ángulo inferior derecho de la misma.

La cámara portaba además una lente "FISHEYE" NIKKOR 8-mm F/2.8, que generaba la imagen hemisférica del dosel. La película utilizada fue KODAK TRI-X blanco y negro de 400 ASA. Las exposiciones se ajustaban con el foco en infinito (∞), velocidades no mayores de 1/60 segundos y apertura de la lente de acuerdo a las condiciones lumínicas. Las condiciones atmosféricas tenidas en cuenta para las tomas fueron: sol totalmente cubierto de manera tal que los

objetos no generaran sombra y ausencia de lluvia y vientos fuertes.

La cámara con la lente se encontraba suspendida de un doble balancín, que permitía mantener la lente en posición horizontal ante cualquier inclinación necesaria del equipo para efectuar la toma. Adicionalmente la estructura de balancines presentaba en la base una barra, que permitía al operador alcanzar la altura necesaria para tomar la fotografía.

En cada exposición la estructura fue orientada de manera tal, que la parte superior de la cámara (en su posición normal) apuntara al norte.

En cada claro cada sector fue fotografiado en la parte central, en los bordes del claro y bajo dosel, siguiendo una línea imaginaria que pasara por la parte media del sector del transecto y perpendicular al mismo. Estas tomas fueron hechas a una altura uniforme de 1.30 metros, a los efectos de contar con una medida de la distribución de radiación dentro del claro.

Sobre cada planta de la submuestra fue tomada también una fotografía del dosel, colocando el conjunto cámara-lente sobre el ápice del tallo principal, a los efectos de contar con una medida relativa de la radiación recibida por cada individuo, durante el periodo en estudio.

Todas las exposiciones fotográficas fueron hechas en un lapso de dos semanas durante el mes de junio de 1992. El análisis fotográfico fue realizado con el equipo perteneciente a la organización de estudios tropicales (O.E.T), estación biológica la Selva en Costa Rica.

El sistema de análisis utilizado fue el "canopy" (Rich, 1989), el cual tenía incorporada toda la información astronómica necesaria para el cálculo del factor de sitio, salvo la referida al brillo solar, por no contar hasta el presente con suficientes registros para la zona. (2)

Los valores usados en los coeficientes de proporcionalidad a y b de la ecuación (5), para radiación indirecta y directa sobre dosel respectivamente fueron: $a = 0.55$ y $b = 0.45$. (3)

3.2.2. Bosque secundario

3.2.2.1. Situación y diseño del experimento

El estudio del bosque secundario fue llevado a cabo en un área de 1.32 hectáreas, dedicada al cultivo de arroz y abandonada a mediados de 1986.

Se partió de un diseño original establecido en mayo de 1988 por el G.S.B.N (CATIE), donde se habían delimitado 14 parcelas cuadradas de 10x10 metros, con el objeto de estudiar el crecimiento de brinzales y latizales (Figura 6A).

Para el presente estudio relacionado con el crecimiento de brinzales, se seleccionaron solo 10 parcelas de las 14 mencionadas en el experimento anterior, teniendo en cuenta fundamentalmente la presencia de regeneración de especies heliófitas durables, y la variación en cuanto al grado y exposición de las pendientes.

Al momento de iniciarse las mediciones a mediados de enero de 1992, se contaba con una formación vegetal

(2) Clark, D. Comunicación personal. La Selva, (C.R.). 1992.

(3) Rich, P. Comunicación personal. La Selva (C.R.). 1992.

secundaria generada aproximadamente en 5 años y medio de sucesión, con un dosel superior de especies heliófitas efímeras de 20 metros de altura (Ochroma lagopus).

3.2.2.2. Determinación de la variable altura de la planta

Se cuenta con información de crecimiento en altura aportada por el G.S.B.N (CATIE) a partir de mayo de 1988, hasta mayo de 1992, proveniente de una muestra de 14 parcelas de 10x10 metros.

Los datos suministrados se refieren a cuatro incrementos anuales sucesivos, particionados en la categoría brinzal y latizal. La categoría brinzal fue definida con valores de altura entre 0.30 m. y 1.50 m y las determinaciones fueron realizadas sobre una población de 121 plantas.

Para la categoría latizal se tomaron en cuenta los individuos que superaban la altura de 1.50 m., y las mediciones fueron hechas sobre una población de 72 plantas.

Las especies estudiadas en la categoría brinzal y latizal fueron: Casearia arborea (Flacourtiaceae), Goethalsia meiantha (Tiliaceae), Inga thibaudiana (Mimosaceae) y Rollinia microsepala (Annonaceae).

Las poblaciones consideradas sufrieron variaciones anuales en el número de individuos, debido a los ingresos y egresos en cada categoría.

La toma de datos realizada específicamente para el presente trabajo, se efectuó sobre una submuestra de brinzales establecida en 10 parcelas de 10x10 metros,

seleccionadas a partir del experimento mencionado anteriormente.

Se tomaron dos mediciones de altura total, la primera al inicio del ensayo a mediados de enero de 1992 y la segunda al final del mismo a mediados de agosto de 1992, cubriendo así un período de 7 meses. La población estudiada estaba compuesta por 87 individuos distribuidos aproximadamente por igual entre las 10 parcelas del experimento.

Las especies involucradas en esta submuestra fueron: Calophyllum brasiliense (Guttiferaceae), Goethalsia meiantha (Tiliaceae), Vochysia ferruginea (Vochysiaceae) y Rollinia microsepala (Annonaceae).

Todas las consideraciones tenidas en cuenta en la medición de alturas, referidas a definiciones e instrumental (tanto en la muestra como en la submuestra), fueron semejantes a las establecidas para el bosque primario en el ítem 3.2.1.4.

3.2.2.3. Determinación de la radiación total bajo dosel para cada planta

En cada una de las 87 plantas de la submuestra distribuida en 10 parcelas, se determinó la radiación total bajo dosel. La variable mencionada fue estimada con la misma metodología e instrumental descrito para el bosque primario en el ítem 3.2.1.5.2.

3.2.2.4. Tratamiento silvícola (Raleo del dosel intermedio)

A mediados de enero de 1992 se procedió a efectuar un raleo, de todos los individuos que conformaban el

dosel intermedio denso del bosque secundario. El tratamiento fue llevado a cabo en solo 5 de las 10 parcelas que conforman el experimento, quedando el resto de las mismas como testigo.

De esta manera en las parcelas tratadas, la población de regeneración se encontraba solo bajo la cubierta del dosel superior (Ochroma lagopus)

Esta intervención tuvo por objeto, evaluar su efecto sobre el crecimiento de la población de brinzales, y sobre el cambio en la proporción de radiación total que llegaba bajo dosel.

3.3. Metodos de análisis y procedimientos

La información cuantitativa derivada de los estudios de crecimiento, mostro en general distribuciones de los incrementos con diferente grado de asimetría, lo cual obligó a utilizar en la mayoría de los casos pruebas estadísticas no paramétricas.(Connover, 1980).

Las operaciones de cálculo de los análisis estadísticos, fueron realizadas con el sistema computacional estadístico SAS, version 5.(SAS Institute Inc., 1982), del cual se describiran mas adelante los procedimientos que fueron más utilizados.

Las muestras de los incrementos derivadas de las poblaciones de brinzales estudiadas, fueron caracterizadas por el valor de sus respectivas medianas, registrándose además medidas de tendencia central, de dispersión y de los valores extremos, utilizandose para el cálculo de estos parámetros el procedimiento "Proc univariate normal".

Diferentes aspectos del estudio de la dinámica del crecimiento, requirieron analizar la asociación entre diferentes variables, para lo cual se empleó el análisis de correlación de Spearman, debido a la asimetría de las distribuciones involucradas, utilizandose para el cálculo el procedimiento "Proc corr Spearman".

Para el análisis entre poblaciones o entre subpoblaciones, generadas por partición de las primeras con base en ciertos criterios de interes, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para comparaciones múltiples y la prueba no paramétrica de Mann-Whitney para comparaciones de a pares. Ambas pruebas fueron ejecutadas por el procedimiento "Proc nparlway" del sistema SAS.

Los estudios de relación causa-efecto entre las variables del microambiente y el crecimiento de brinzales, fue encarado con análisis de regresión múltiple (Draper y Smith,1981). Esta metodología fue aplicada, debido a la necesidad de incluir en los modelos variables complementarias, que tuvieron como objetivo aumentar el grado de ajuste de los mismos a los datos, y obtener así una medida mas exacta de las relaciones estudiadas. Estos análisis fueron realizados con el procedimiento "proc reg" del sistema estadístico SAS.

4. RESULTADOS

4.1 Bosque primario

4.1.1 Magnitud de la radiación bajo dosel

Para caracterizar el ambiente bajo dosel donde fue estudiado el crecimiento, se utilizó la información registrada mediante los procedimientos establecidos en el ítem 3.2.1.5.2.

El análisis se efectuó separadamente estudiándose por un lado el ambiente bajo dosel cerrado (no perturbado), y por otro el ambiente en condiciones de apertura (claro) (Figuras 4a y 4b).

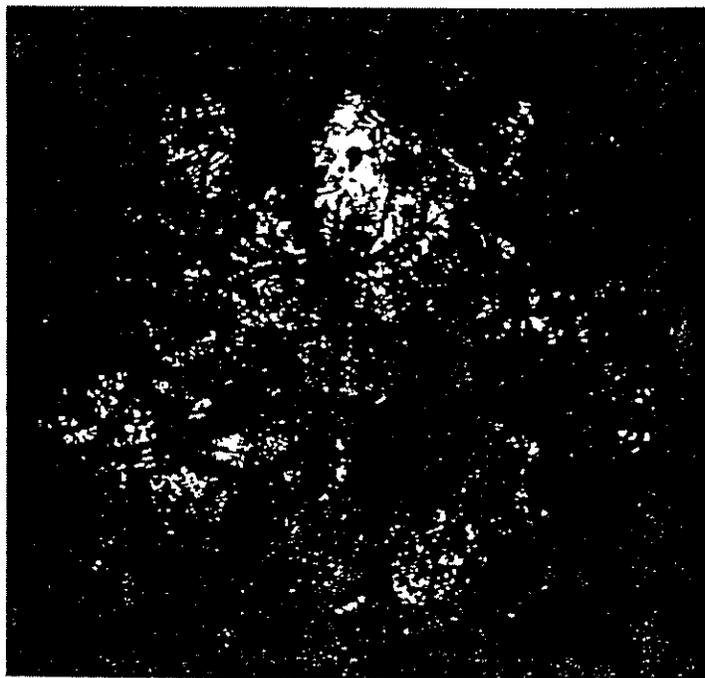
Los promedios y valores extremos de la radiación bajo dosel (T.S.F), para ambas situaciones mencionadas se muestran en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Valores de mediana, mínimo y máximo de T.S.F (%) para condiciones con dosel cerrado y con dosel abierto.

Ambiente	Mediana	Mínimo	Máximo
Dosel cerrado	10.10	3.69	22.34
Dosel abierto	17.76	2.68	41.09

Los resultados presentados muestran una clara diferencia en la magnitud de los valores promedios y máximos de T.S.F entre ambos ambientes, lo que implica un considerable aumento en el ingreso de radiación por efecto de la apertura. Sin embargo, si se toma todo el rango de valores se observa que existe un intervalo común de T.S.F (entre 3 y 22%).

a)



b)

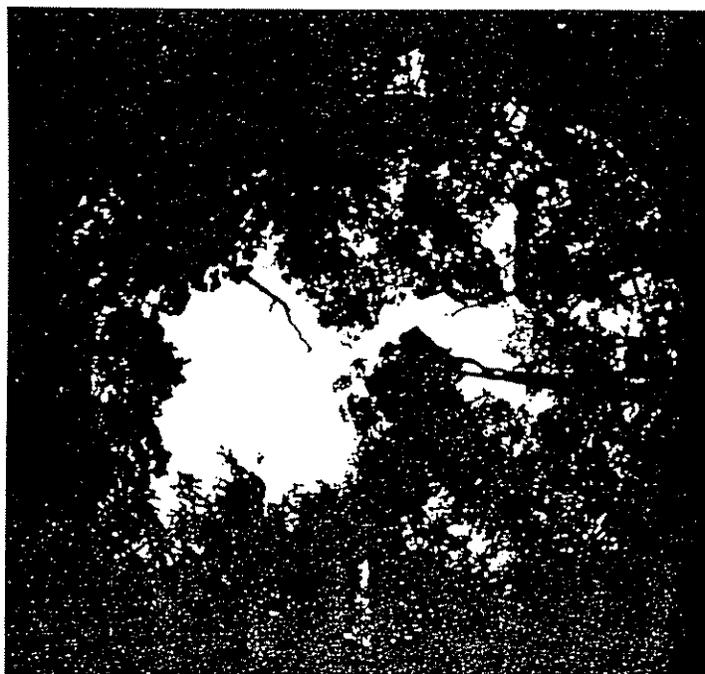


Figura 4. Fotografías hemisféricas en el bosque primario: a) Dosel no perturbado (T.S.F = 5.8 %). b) Dosel con un claro grande (T.S.F = 25.75 %).

Además los valores mínimos son semejantes, lo cual implica que si bien existe un mayor ingreso de radiación global en el claro, este conserva sectores microambientales con niveles mínimos semejantes a los encontrados bajo dosel cerrado.

4.1.2. Incrementos trimestrales en altura y diámetro

Con base en los resultados obtenidos en 4.1.7, se procedió a analizar el crecimiento de los brinzales particionando la muestra de 431 plantas de acuerdo a la edad de las mismas. De esta manera se obtuvieron valores de media, de mediana, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro y altura por especie, para poblaciones de 1 y 2 años de edad. Del total de especies identificadas en el ítem 3.2.1.3, sólo fueron consideradas 4 dado que el resto se hallaban representadas por muy pocos individuos.

Las especies utilizadas fueron: Rollinia microsepala, Apeiba membranacea y Laetia procera (heliófitas durables); además se incorporó a modo de referencia a Cecropia spp como representante típica del grupo de las heliófitas efímeras.

4.1.2.1. Poblaciones de brinzales de 1 año de edad

Los Cuadros 4 y 5 resumen los valores de los incrementos trimestrales en diámetro y altura respectivamente para las especies estudiadas.

Cuadro 4. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos trimestrales en diámetro (mm), por especie, para poblaciones de brinzales de 1 año de edad.

Especie	Tri	Ma	Mana	Max	Min	C.V.	n
<u>Cecropia</u>							
spp.	1	2.72	1.90	9.20	0.40	88	27
	2	3.60	3.00	18.63	-0.20	101	27
	3	2.99	2.60	10.70	-0.10	90	27
<u>Rollinia</u>							
<u>microsepala</u>	1	3.52	2.20	11.80	0.50	102	10
	2	1.83	1.10	4.80	-0.90	116	10
	3	3.08	2.50	9.30	0.40	95	10
<u>Apeiba</u>							
<u>membranacea</u>	1	5.23	5.15	10.90	0.80	53	10
	2	3.30	2.55	8.60	0.00	86	10
	3	3.10	2.15	10.10	-0.60	103	10
<u>Laetia</u>							
<u>procera</u>	1	2.77	1.90	12.60	0.00	93	90
	2	3.17	2.50	9.60	0.00	75	90
	3	3.07	2.50	11.80	-2.30	105	90

nota:

Tri = trimestre
 Ma = media
 Mana = mediana
 Máx = máximo

Min = mínimo
 C.V. = coef. de variación
 n = número de observaciones

Cuadro 5. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos trimestrales en altura (m), por especie, para poblaciones de brinzales de 1 año de edad.

Especie	Tri	Ma	Mana	Max	Min	C.V.	n
<u>Cecropia</u>							
spp	1	0.31	0.32	0.84	-0.13	68	27
	2	0.43	0.44	1.04	-0.10	53	27
	3	0.44	0.43	1.30	0.07	66	27
<u>Rollinia</u>							
<u>microsepala</u>	1	0.46	0.40	0.84	0.28	34	10
	2	0.43	0.48	0.75	-0.29	74	10
	3	0.46	0.55	0.74	0.00	59	10
<u>Apeiba</u>							
<u>membranacea</u>	1	0.42	0.40	0.89	0.01	55	10
	2	0.49	0.44	1.00	-0.01	57	10
	3	0.46	0.41	1.12	0.13	61	10
<u>Laetia</u>							
<u>procera</u>	1	0.36	0.33	1.13	-0.06	78	90
	2	0.31	0.26	0.95	-0.07	81	90
	3	0.41	0.44	1.01	-0.68	73	90

nota:

Tri = trimestre	Min = mínimo
Ma = media	C.V. = coef. de variación
Mana = mediana	n = número de observaciones
Máx = máximo	

El análisis de los valores observados, mostró marcadas diferencias dentro de una misma especie (comparación entre mediana, máximo y mínimo o valor de C.V) para un mismo periodo. En tal sentido la variabilidad fue notablemente más alta para el diámetro (Figuras 7A; 9A; 11A y 13A) que para la altura (Figuras 8A; 10A; 12A y 14A). Además cada especie presentó fluctuaciones en los incrementos para los diferentes periodos.

La comparación interespecífica mostró también diferencias en los incrementos, considerando además que los valores optimos no fueron sincrónicos entre las especies.

Las diferencias en los incrementos entre períodos dentro de una misma especie, y entre especies dentro de un mismo período, fueron más marcadas cuando se analizaron los valores máximos.

Una descripción general del crecimiento, integrada por la variación intra e interespecífica y la ocurrida entre períodos, se muestra en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Intervalos de variación de los incrementos trimestrales (extrapolados anualmente) en diámetro (mm) y altura (m), para los valores de mediana y máximos en brinzales de 1 año de edad.

Variable	Mediana	Máximo
Diámetro	4.40 a 20.60	19.20 a 50.40
Altura	1.04 a 2.20	2.96 a 4.52

4.1.2.2. Poblaciones de brinzales de 2 años de edad

Los Cuadros 7 y 8 muestran los valores de los incrementos trimestrales en diámetro (Figuras 15A; 17A; 19A y 21A) y altura (Figuras 16A; 18A; 20A y 22A) respectivamente, para las especies estudiadas.

Cuadro 7. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos trimestrales en diámetro (mm), por especie, para poblaciones de brinzales de 2 años de edad.

Especie	Tri	Ma	Mana	Max	Min	C.V.	n
<u>Cecropia</u>							
spp.	1	1.08	0.55	3.90	0.00	101	24
	2	0.80	0.30	3.70	-0.90	165	24
	3	0.16	0.00	2.60	-2.10	631	24
<u>Rollinia</u>							
<u>microsepala</u>	1	0.93	0.85	3.60	0.00	83	22
	2	0.78	0.60	2.90	-0.50	110	22
	3	0.57	0.30	2.10	-0.80	151	22
<u>Apeiba</u>							
<u>membranacea</u>	1	1.13	0.85	4.60	0.00	83	62
	2	0.58	0.10	9.80	-2.80	298	62
	3	0.57	0.50	3.60	-6.50	245	62
<u>Laetia</u>							
<u>procera</u>	1	1.50	1.40	6.70	0.00	77	103
	2	1.49	1.20	12.50	-0.80	125	103
	3	1.05	0.90	5.00	-1.50	125	103

nota:

Tri = trimestre
 Ma = media
 Mana = mediana
 Máx = máximo

Min = mínimo
 C.V. = coef. de variación
 n = número de observaciones

Cuadro 8. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos trimestrales en altura (m), por especie, para poblaciones de brinzales de 2 años de edad.

Especie	Tri	Ma	Mana	Max	Min	C.V.	n
<u>Cecropia</u>							
spp.	1	0.12	0.11	0.29	0.00	66	24
	2	0.10	0.06	0.45	0.00	100	24
	3	0.14	0.14	0.48	0.00	79	24
<u>Rollinia</u>							
<u>microsepala</u>	1	0.14	0.16	0.31	0.00	64	22
	2	0.11	0.14	0.31	-0.65	181	22
	3	0.13	0.17	0.59	-1.13	253	22
<u>Apeiba</u>							
<u>menbranacea</u>	1	0.05	0.03	0.23	-0.03	120	62
	2	0.16	0.17	0.67	-0.61	125	62
	3	0.17	0.17	0.71	-1.68	164	62
<u>Laetia</u>							
<u>procera</u>	1	0.20	0.17	0.77	-0.01	75	103
	2	0.18	0.17	0.75	-0.12	88	103
	3	0.19	0.16	0.85	-0.07	84	103

nota:
 Tri = trimestre
 Ma = media
 Mana = mediana
 Máx = máximo
 Min = mínimo
 C.V. = coef. de variación
 n = número de observaciones

En términos generales el comportamiento de los incrementos para la población de brinzales de 2 años de edad, fue análogo respecto a la de 1 año (ítem 4.1.2.1); con la diferencia que los valores absolutos fueron notablemente menores.

A modo de resumen, se presentan en el Cuadro 9, los intervalos de variación de los valores de mediana y máximos de los incrementos, para la variable diámetro y altura. Este análisis integra la variabilidad intra e interespecífica, como así también la ocurrida entre periodos.

Cuadro 9. Intervalos de variación de los incrementos trimestrales (extrapolados anualmente) en diámetro (mm) y altura (m), para los valores de mediana y máximos en brinzales de 2 años de edad.

Variable	Mediana	Máximo
Diámetro	0.40 a 5.60	8.40 a 50.00
Altura	0.12 a 0.68	0.92 a 3.40

4.1.3 Dinámica de la estructura poblacional durante el periodo de crecimiento

A los fines de conocer la dinámica estructural de la población de brinzales durante el periodo de crecimiento, se procedió a analizar la distribución de frecuencias de las clases diamétricas, al inicio y al final del mismo. El análisis se efectuó separadamente para cada grupo ecológico de especies estudiado (heliófitas efímeras y heliόfitas durables).

Ademas se determinó la mortalidad porcentual (respecto al número total de individuos presentes al inicio), por clase diamétrica, para ambos grupos de especies durante el período considerado. Este análisis se efectuó a los fines de conocer la adaptación relativa de los grupos de especies al ambiente de claro, y al mismo tiempo contribuir a un mejor entendimiento de los cambios en la distribución de las clases diamétricas (Mohler *et al.*, 1978).

El Cuadro 10 resume la información de los principales parámetros que caracterizan a las distribuciones estudiadas.

Cuadro 10. Parámetros de las distribuciones de frecuencias de las clases diamétricas para los grupos ecológicos de especies en estado de brinjal, al inicio y al final del periodo de crecimiento.

	Heliófitas efimeras		Heliófitas durables	
	inicio	final	inicio	final
media (mm)	11.08	18.37	12.21	17.98
mediana (mm)	9.85	14.85	11.10	15.60
máxima (mm)	27.60	67.60	34.00	74.80
mínimo (mm)	1.30	5.60	3.60	4.40
n	100.00	70.00	331.00	307.00
mort. (%)	--	30.00	--	7.25

nota:

n = número de observaciones
mort. = % de mortalidad

Las distribuciones de ambos grupos ecológicos presentaron al inicio del periodo un importante grado de asimetría (pudiendo ser consideradas del tipo exponencial negativa), de igual manera las mismas se hallaban distribuidas aproximadamente en el mismo intervalo diametral (clase 2.5 a clase 27.5 mm).

El análisis final mostró para los dos grupos, un aumento en el intervalo de sus distribuciones que alcanzó la clase 72.5 mm aproximadamente, y una marcada disminución de las frecuencias en las categorías inferiores (clase 7.5 mm y clase 12.5 mm), por otro lado las más frecuentes al inicio. El resto de las clases presentes al inicio del periodo, tuvo aumentos de sus frecuencias (clases de 17.5 mm a 32.5 mm) (Figuras 5 y 6).

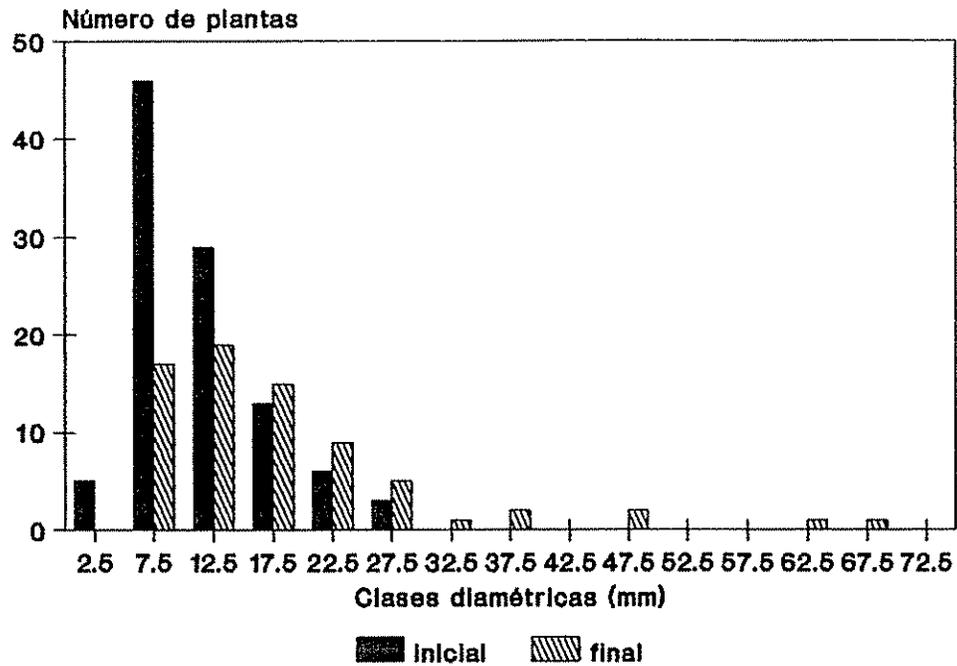


Figura 5. Número de plantas en función de las clases diamétricas (5 mm), al inicio y al final de un período de 9 meses, para brinzales de especies heliófitas durables creciendo en claros del bosque primario.

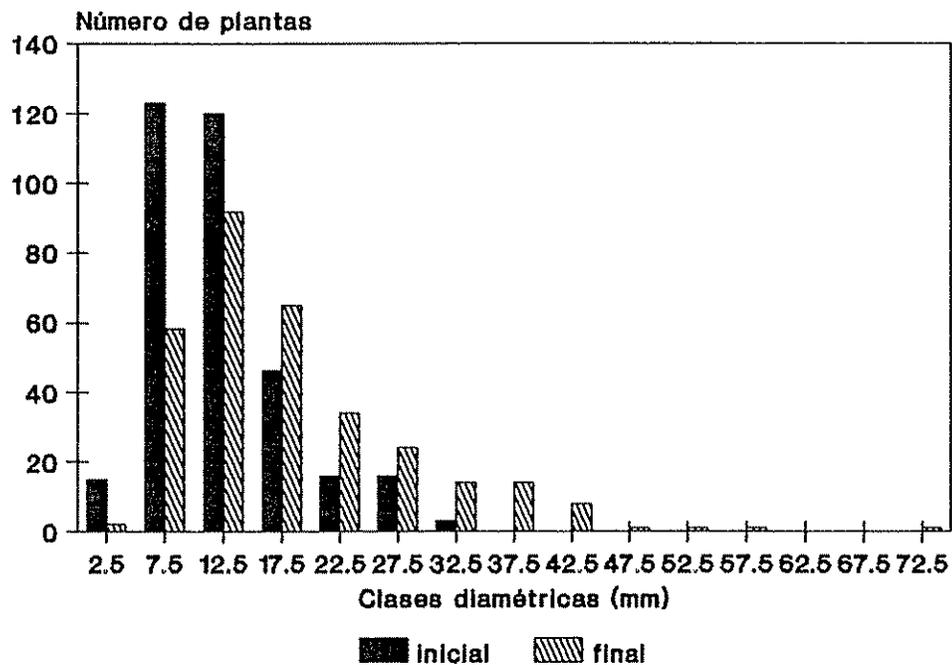


Figura 6. Número de plantas en función de las clases diamétricas (5 mm), al inicio y al final de un período de 9 meses, para brinzales de especies heliófitas efímeras creciendo en claros del bosque primario.

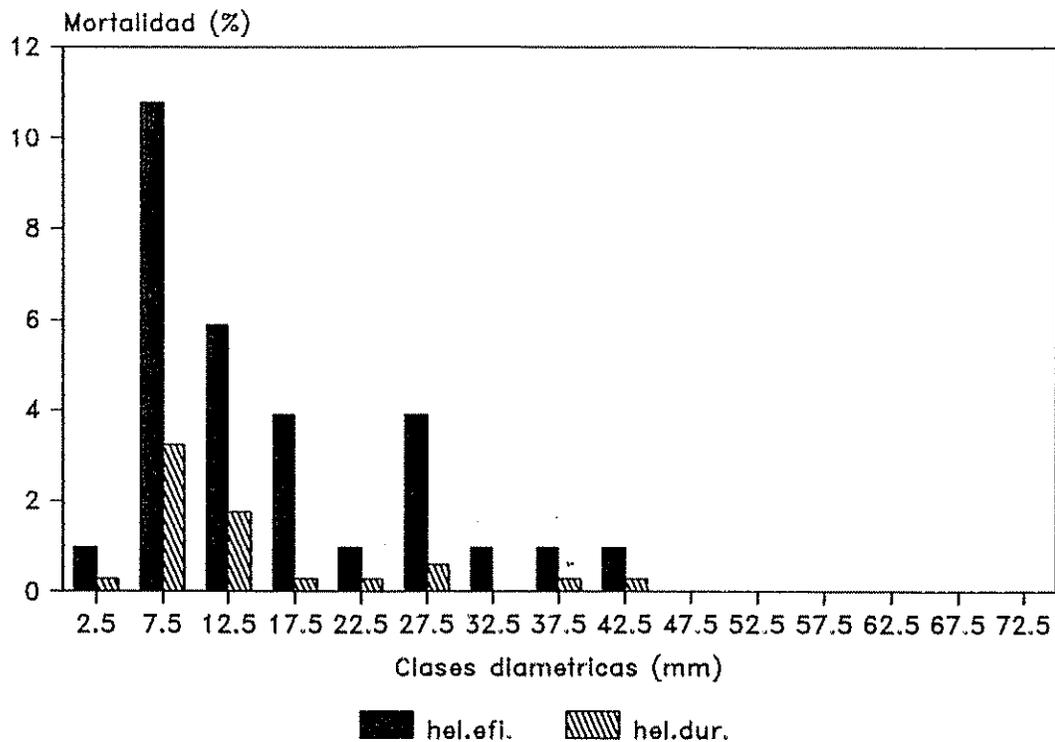


Figura 7. Mortalidad porcentual (relativa al total de plantas) por clase diamétrica (5 mm), durante un periodo de 9 meses, para brinzales de especies heliófitas efímeras y durables, creciendo en claros del bosque primario.

La mortalidad de las especies heliófitas efímeras fue relativamente mucho mayor (30%) que la de las heliófitas durables (7.25%) (Cuadro 10). La mayor mortalidad porcentual (respecto al total de plantas al inicio), se presentó para ambos grupos en las clases 7.5 mm y 12.5 mm, que fueron por otro lado las de mayor frecuencia (Figura 7).

Para ambos grupos ecológicos, las distribuciones diámétricas fluctuaron de la forma aproximadamente exponencial negativa, a la unimodal asimétrica positiva, presentando las especies heliófitas efímeras una mayor disminución de su frecuencia modal.

4.1.4. Correlación entre incrementos correspondientes a diferentes períodos

Con el fin de conocer el comportamiento individual del crecimiento a través del tiempo, se correlacionó para cada especie los crecimientos ocurridos en diferentes períodos. La variable de crecimiento utilizada en la comparación fue el diámetro cuadrático (D^2), ya que es una medida bidimensional más representativa del volumen que el diámetro o la altura.

Se efectuó un análisis no paramétrico de correlación (Spearman), debido a la tendencia unimodal asimétrica positiva de las distribuciones de los incrementos.

El Cuadro 11 muestra para cada especie, el valor del coeficiente de correlación Spearman, y la significancia de la prueba para cada par de períodos analizado.

Cuadro 11. Coeficientes de correlación r_s (Spearman) entre incrementos trimestrales, en diferentes períodos, por especie.

Especie	I_1 vs. I_2	I_1 vs. I_3	I_2 vs. I_3
<u>Cecropia spp</u>	0.56**	0.47**	0.60**
<u>Rollinia microsepala</u>	0.51**	0.46**	0.42*
<u>Apeiba membranacea</u>	0.40**	0.27*	0.42**
<u>Laetia procera</u>	0.62**	0.60**	0.66**

nota:

** = $P < 0.01$

* = $0.05 > P > 0.01$

ns = $P > 0.05$

La correlación entre incrementos pertenecientes a diferentes períodos, fue significativa para las especies estudiadas. La correspondencia entre incrementos sucesivos

fue de mayor magnitud (mayor r_s), que la observada entre incrementos ocurridos en periodos distantes.

4.1.5. Correlación entre tamaño inicial e incremento total

Con base en los resultados de Mohler *et al.* (1978), se analizó la posible influencia del tamaño inicial de la planta, en el incremento total ocurrido en el periodo estudiado.

Al igual que en el ítem anterior, la medida de crecimiento utilizada fue el incremento del diámetro cuadrático (D^2), y el grado de asociación entre las variables, fue medido para cada especie por la prueba de correlación no paramétrica de Spearman (Cuadro 12).

Cuadro 12. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre tamaño inicial (D_i^2) e incremento total ($D_F^2 - D_i^2$), por especie.

Especie	D_i^2 vs. ($D_F^2 - D_i^2$)
<u>Cecropia</u> spp	0.15ns
<u>Rollinia</u> <u>microsepala</u>	0.41*
<u>Apeiba</u> <u>membranacea</u>	0.55**
<u>Laetia</u> <u>procera</u>	0.58**

nota:

- ** = $P < 0.01$
- * = $0.05 > P > 0.01$
- ns = $P > 0.05$

Todas las especies mostraron cierto grado de influencia del tamaño inicial sobre el crecimiento (para el periodo de 9 meses considerado), excepto en el caso de Cecropia spp donde el coeficiente r_s resultó no significativo. En el caso particular de la última especie mencionada, se destaca que

su patrón de desarrollo en estado de brinzal fue atípico, ya que presentó el diámetro basal menor que el apical. Esto último quedó corroborado, dado que fue la especie que presentó menor correlación entre diámetro y altura respecto al resto de las especies.

Se desea destacar también que dado que se trabajó a nivel individual (planta), los incrementos analizados se vieron afectados no solo por el tamaño inicial, sino también por un arreglo particular de condiciones microambientales.

4.1.6. Relación entre incremento total y radiación total bajo dosel

El análisis consistió en investigar la posible relación entre el crecimiento y la radiación total bajo dosel (T.S.F.).

Las pruebas estadísticas, se efectuaron con información registrada en la submuestra de 81 plantas de la especie Laetia procera. Los datos fueron analizados tomando la submuestra total y también en forma particionada, en un caso por edad de la planta (considerando la edad del claro, plantas de 1 y 2 años) y en otro caso por el tamaño de la planta (tomando como límite de la partición, la mediana del cuadrado del diámetro del tallo, mediana = 112 mm²).

La variable utilizada para evaluar el crecimiento fue el incremento del diámetro cuadrático ($D_F^2 - D_I^2$), por las razones expuestas en el ítem 4.1.4.

Se probaron ecuaciones lineales, cuadráticas, logarítmicas y exponenciales en análisis de regresión múltiple, que incluyó como variables independientes el factor de sitio total (T.S.F) y el tamaño inicial, esto último basado en los resultados obtenidos en el ítem 4.1.5.

Del total de combinaciones probadas (entre tipo de ecuaciones, particiones de la submuestra y variables incluidas), la relación que presentó el mejor comportamiento estadístico, correspondió al análisis realizado con la submuestra formada por plantas de 1 año de edad, quedando expresada mediante la siguiente ecuación:

$$(D_F^2 - D_I^2) = a + b \cdot T.S.F + c \cdot (D_I^2) \quad (6)$$

donde:

$(D_F^2 - D_I^2)$ = Incremento del diámetro cuadrático (mm^2).

T.S.F = Factor de sitio total (%).

(D_I^2) = Diámetro cuadrático inicial (mm^2).

a = Intercepto

b y c = Coeficientes.

Los valores de los coeficientes y de los parámetros del análisis de regresión múltiple que validan la ecuación (6), se muestran en el Cuadro 13.

Cuadro 13. Coeficientes y parámetros de validación del análisis de regresión múltiple, entre crecimiento, radiación total y tamaño inicial.

a	b	c	R ²	C.V.	n
-196.98	14.55	2.51	0.53	47	34

La ecuación encontrada explica parte del crecimiento en función del T.S.F y D_i^2 , para la mayor parte de los rangos encontrados de dichas variables. No obstante para la combinación de bajas intensidades de radiación y plantas pequeñas (T.S.F < 9 % y diámetro < 5 cm), el modelo presenta valores de crecimiento negativos, con lo cual para esas situaciones poco representativas, la ecuación no explica biológicamente el crecimiento.

Los análisis de regresión múltiple que consideraron la submuestra en su totalidad, y la partición correspondiente a 2 años de edad, no resultaron estadísticamente satisfactorios para las ecuaciones probadas.

4.1.7. Comparación del crecimiento de brinzales por edad, en relación con variables dimensionales de la planta y la radiación

Con el objeto de estudiar el efecto de la edad de la planta sobre el crecimiento, se particionó la submuestra de 81 plantas de la especie *Laetia procera*. El criterio utilizado fue dividir a la submuestra en dos grupos de plantas de 1 y 2 años de edad, según la pertenencia de las mismas a claros con aperturas de 1 y 2 años respectivamente.

Para el análisis estadístico, se utilizó la prueba no paramétrica para 2 muestras de Mann-Whitney, teniendo en

cuenta la asimetría de las distribuciones de las variables estudiadas en el ítem 3.3.

Además de las variables de crecimiento se compararon también variables de tamaño y del micrositio, representadas todas por el valor de su mediana (Cuadro 14).

Cuadro 14. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Mann-Whitney) en la comparación del crecimiento, tamaño inicial y radiación total, en brinzales, por edad. Valores de mediana para cada variable por edad.

Edad (años)	1		2
Mann-Whitney		$ Z $	
n	34		45
$D_F^2 - D_I^2$ (mm ²)	198.29	2.519*	99.75
$D_F - D_I$ (mm)	8.30	4.243**	4.00
$A_F - A_I$ (m)	0.98	4.886**	0.54
D_I^2 (mm ²)	78.32	2.778**	134.56
D_I (mm)	8.85	2.778**	11.60
A_I (m)	0.81	3.446**	1.55
T.S.F. (%)	18.67	0.262ns	16.47

nota:

- ** = $P < 0.01$
- * = $0.05 > P > 0.01$
- ns = $P > 0.05$

La comparación se realizó bajo condiciones uniformes relativas a la especie y a la radiación recibida (Cuadro 14), siendo ambos componentes importantes que influyen en el crecimiento (ítems 4.1.2. y 4.1.6).

El cuadro 14 muestra que la edad 1 presentó los menores valores, para las variables dimensionales diámetro cuadrático (D_1^2), diámetro (D_1) y altura (A_1) con respecto a edad 2. Contrariamente los incrementos medidos sobre las mismas variables ($D_2^2 - D_1^2$, $D_2 - D_1$ y $A_2 - A_1$) mostraron un comportamiento exactamente inverso entre ambas edades.

4.1.8. Comparación del crecimiento de brinzales por claro, en relación con variables dimensionales de la planta y la radiación

Con el objeto de estudiar la posible influencia del conjunto de características del claro sobre el crecimiento de brinzales, se procedió a particionar a la submuestra de 81 plantas, en relación al claro donde pertenecía cada una de ellas.

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en el ítem 4.1.7, se realizó el análisis entre poblaciones de la misma edad, a los fines de que esta última variable no confundiera el efecto de claro que se deseaba probar.

Dentro de cada edad (1 y 2 años) las comparaciones del crecimiento se realizaron de a pares de claros, utilizando como variables para los incrementos el diámetro, el diámetro cuadrático y la altura. Además se incluyeron en la prueba el tamaño inicial, representado con las mismas variables mencionadas anteriormente y la radiación total bajo dosel representada por medio del T.S.F.

Se utilizó para el análisis estadístico la prueba no paramétrica de Mann-Whitney ($|Z|$), debido a la asimetría de las distribuciones de las variables involucradas (ítem 3.3). Los resultados obtenidos se resumen en el Cuadro 15.

Cuadro 15. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Mann-Whitney) de la comparación de claros de a pares respecto al crecimiento, tamaño inicial y radiación total por edad.

Edad (años)	1			2
	1-2	1-3	2-3	4-5
$D_F^2 - D_I^2$ (mm ²)	2.420*	2.298*	0.024ns	2.480*
$D_F - D_I$ (mm)	2.950**	3.010**	0.267ns	2.058*
$A_F - A_I$ (m)	2.910**	2.620**	0.121ns	0.650ns
D_I^2 (mm ²)	1.310ns	0.316ns	1.020ns	1.890ns
D_I (mm)	1.310ns	0.316ns	1.020ns	1.890ns
A_I (m)	0.820ns	0.159ns	1.043ns	0.894ns
T.S.F. (%)	2.870**	2.540*	1.180ns	1.630ns

nota:

- ** = $P < 0.01$
- * = $0.05 > P > 0.01$
- ns = $P > 0.05$

Dentro de una misma edad los claros no mostraron ninguna diferencia respecto al tamaño inicial de la planta, es decir las poblaciones coetaneas resultaron ser muy uniformes respecto a su tamaño, independientemente de las condiciones ambientales del claro.

El crecimiento en cambio estuvo asociado con la potencialidad microambiental del claro, apareciendo diferencias en crecimiento sólo cuando existieron diferencias en el factor de sitio total.

El último resultado analizado presentó una excepción cuando se compararon claros de 2 años. En este caso las diferencias de los incrementos en diámetro y diámetro

cuadrático resultaron significativas, a pesar de que ambos claros eran semejantes respecto a su potencial microambiental (no existieron diferencias significativas en T.S.F). Sin embargo la comparación de los incrementos en altura no presentó diferencias.

4.1.9. El factor de sitio como medida del potencial de crecimiento del claro.

El presente análisis fue realizado teniendo en cuenta las investigaciones realizadas por Whitmore, et al. (*), relacionadas con la utilización del factor de sitio como medida del potencial de crecimiento del claro.

Los antecedentes mencionados se refieren a estudios sobre correlación, entre distintas medidas del factor de sitio con diferentes variables microclimáticas, integradas en un índice microclimático compuesto (P.C.A).

A diferencia de lo mencionado anteriormente, en el presente estudio se correlacionaron los distintos tipos de factor de sitio con diferentes medidas del crecimiento, evaluadas directamente sobre la población de brinzales en estudio. Como factores de sitio se utilizaron el factor de sitio total (T.S.F) y el factor de sitio indirecto (I.S.F), ambos medidos en el centro del sector del transecto (ítem 3.2.1.5.2). Además se utilizaron medidas promedio de T.S.F y I.S.F compuestas cada una de ellas por tres tomas, una en el centro del sector del transecto y dos en el borde del claro (T.S.F.M, I.S.F.M).

Como medidas de crecimiento se utilizaron, la mediana de los incrementos absolutos y relativos por sector, para

(*) op. cit.

las variables diámetro cuadrático, diámetro y altura. Otra consideración tenida en cuenta, consistió en analizar por un lado la muestra multiespecífica de 431 plantas, y por otro la submuestra monoespecífica de 201 plantas compuesta por la especie Laetia procera.

El número de sectores (ítem 3.2.1.3) involucrados en el análisis multiespecífico (Cuadro 16) fue de 37 y en el análisis monoespecífico (Cuadro 17) de 33.

Cuadro 16. Coeficientes de correlación entre cuatro medidas del factor de sitio y seis medidas de la mediana de incrementos, en la muestra multiespecífica.

	I.S.F.	T.S.F.	I.S.F(M)	T.S.F(M)
$D_F^2 - D_I^2 / D_I^2$	0.33ns	0.37*	0.46**	0.52**
$D_F - D_I / D_I$	0.36*	0.39*	0.49**	0.54**
$A_F - A_I / A_I$	0.33ns	0.43**	0.36**	0.43**
$D_F^2 - D_I^2$	0.03ns	0.02ns	0.23ns	0.27ns
$D_F - D_I$	0.17ns	0.17ns	0.39*	0.41*
$A_F - A_I$	0.13ns	0.20ns	0.26ns	0.34*

nota:

** = $P < 0.01$

* = $0.05 > P > 0.01$

ns = $P > 0.05$

Cuadro 17. Coeficientes de correlación entre cuatro medidas del factor de sitio, y seis medidas de la mediana de incrementos, en la submuestra mono-específica.

	I.S.F.	T.S.F.	I.S.F(M)	T.S.F(M)
$D_F^2 - D_I^2 / D_I^2$	0.38*	0.39*	0.55**	0.57**
$D_F - D_I / D_I$	0.41*	0.41*	0.56**	0.58**
$A_F - A_I / A_I$	0.36*	0.44*	0.38*	0.44*
$D_F^2 - D_I^2$	0.17ns	0.15ns	0.40*	0.42*
$D_F - D_I$	0.26ns	0.22ns	0.51**	0.52**
$A_F - A_I$	0.13ns	0.12ns	0.36*	0.38*

nota:

** = $P < 0.01$

* = $0.05 > P > 0.01$

ns = $P > 0.05$

Un análisis general comparativo de los cuadros 16 y 17, muestra para la mayoría de los casos, valores más altos de los coeficientes de correlación por parte de la submuestra mono-específica, respecto de la muestra multiespecífica.

Con respecto a las medidas de los factores de sitio, hay una tendencia en todos los casos a una mayor correlación cuando se utiliza T.S.F en lugar de I.S.F. Por otro lado los factores de sitio promedio, estuvieron mas asociados con las medidas del crecimiento, que los factores de sitio producto de una única medición.

En cuanto a las variables de crecimiento, hubo un comportamiento mas satisfactorio de las medidas relativas respecto a las absolutas.

La mejor correlación se presentó en la submuestra mono-específica, cuando se utilizó como variable de crecimiento el incremento en diámetro relativo, y como medida del potencial del claro el factor de sitio total promedio. La asociación entre las variables descritas presentó un coeficiente de correlación de 0.58, el cual resultó altamente significativo ($P < 0.01$).

4.2. Bosque secundario

4.2.1. Magnitud de la radiación bajo dosel

La estimación individual de la radiación sobre las plantas mediante los procedimientos establecidos en el ítem 3.2.2.3, fue utilizada en su conjunto para poder caracterizar el ambiente en que se desarrolló el crecimiento de la población de brinzales.

La información fue particionada para poder estudiar las condiciones bajo dosel cerrado (no perturbado), y las pertenecientes al ambiente alterado como consecuencia de un raleo del dosel intermedio denso (Figuras 8a y 8b).

Los valores promedio, mínimo y máximo de T.S.F para ambas condiciones, se muestran en el Cuadro 18.

Cuadro 18 Valores de mediana, mínimo y máximo de T.S.F(%), para condiciones con dosel cerrado y con dosel intermedio raleado.

Ambiente	Mediana	Mínimo	Máximo
Dosel cerrado	10.28	2.15	21.19
Dosel int. raleado	19.32	9.84	30.83

Las condiciones generadas por el raleo del dosel intermedio denso, determinaron un ingreso adicional de 10 puntos porcentuales de T.S.F, respecto al ambiente de dosel cerrado.

Al igual que lo ocurrido en el bosque primario (ítem 4.1.1), existió un intervalo comun entre las dos situaciones presentadas (entre 10 y 20% de T.S.F aproximadamente). Sin embargo en el bosque secundario, el valor mínimo de T.S.F

a)



b)

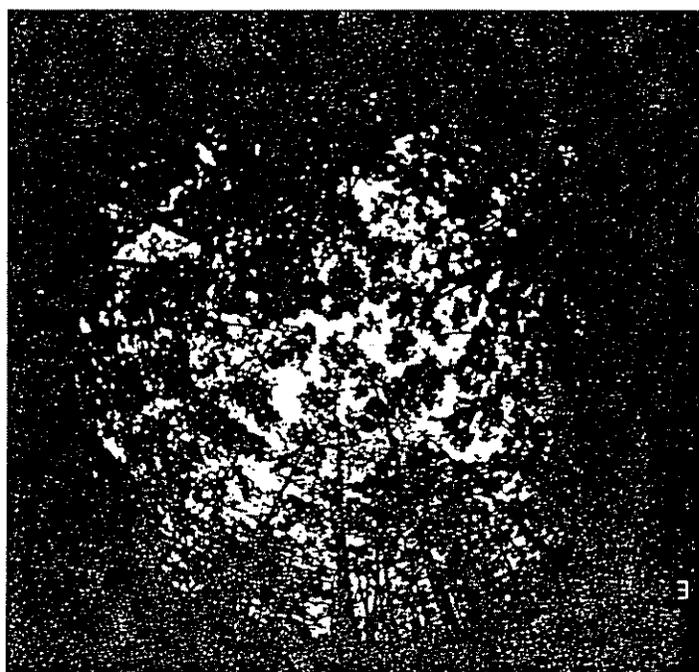


Figura 8. Fotografías hemisféricas en el bosque secundario: a) dosel no perturbado (T.S.F = 11.60 %). b) Dosel intermedio denso raleado (T.S.F = 19.99 %).

fue 10 puntos porcentuales mayor en condiciones de dosel raleado que en condiciones de dosel cerrado.

4.2.2. Incrementos anuales en altura en brinzales y latizales

Se analizó el crecimiento anual en altura para la categoría brinzal, usando para cada especie los valores de media, mediana, máximo y mínimo (Cuadro 19 y Figuras 23A; 25A; 27A y 29A).

Cuadro 19. Valores de media, mediana, máximo y mínimo de los incrementos anuales en altura (m), por especie, para poblaciones de brinzales.

Especie	Año	Ma	Mana	Max	Min	C.V	n
<u>Casearia</u>							
<u>arborea</u>	1	0.13	0.13	0.90	-0.85	200	29
	2	0.12	0.09	0.45	-0.22	108	36
	3	0.25	0.23	1.21	-0.72	156	36
	4	0.37	0.22	1.60	-0.04	205	25
<u>Goethalsia</u>							
<u>meiantha</u>	1	0.48	0.39	1.83	-0.20	94	61
	2	0.24	0.10	1.62	-0.67	183	62
	3	0.83	0.28	3.53	-0.91	135	60
	4	0.60	0.35	2.74	-0.02	213	40
<u>Inga</u>							
<u>thibaudiana</u>	1	0.15	0.12	0.50	-0.14	113	36
	2	0.16	0.14	0.85	-0.14	106	35
	3	0.36	0.28	1.21	-0.82	122	36
	4	0.27	0.19	1.54	-0.21	266	31
<u>Rollinia</u>							
<u>microsepala</u>	1	0.37	0.27	1.29	-0.20	135	8
	2	-0.06	0.00	0.64	-0.86	683	11
	3	0.73	0.34	3.16	-0.14	138	10
	4	0.70	0.62	1.66	-0.24	201	7

nota:

Ma = media

Mana = mediana

Máx = máximo

Min = mínimo

C.V. = coeficiente de variación

n = número de observaciones

En la mayoría de las especies estudiadas, los valores de la media superaron a los de la mediana en cada período,

lo cual indica cierto grado de asimetría positiva de las distribuciones de los incrementos.

Los datos muestran que la mayor fuente de variación de los incrementos es de carácter interespecífico, mientras que el componente intraespecífico aunque considerable es de menor magnitud.

Otro aspecto posible de distinguir es el carácter no sincrónico de los incrementos de mayor magnitud, para los valores de mediana y máximos entre las especies.

En la categoría latizal se analizaron las mismas especies que en la categoría brinzal, estudiándose también el crecimiento a través de los valores de media, de mediana, máximos y mínimos de los incrementos anuales en altura (Cuadro 20 y Figuras 24A; 26A; 28A y 30A).

Cuadro 20. Valores de media, mediana, máximo y mínimo, de los incrementos anuales en altura(m), por especie, para poblaciones de latizales.

Especie	Año	Ma	Mana	Max	Min	C.V	n
<u>Casearia</u>							
<u>arborea</u>	1	0.46	0.46	0.77	0.14	58	4
	2	0.64	0.59	1.22	0.17	71	4
	3	1.16	0.69	2.34	0.46	87	3
	4	1.76	0.88	1.35	0.41	75	2
<u>Goethalsia</u>							
<u>meiantha</u>	1	0.48	0.38	1.55	-0.85	110	31
	2	0.34	0.40	1.50	-0.45	147	31
	3	0.76	0.52	3.70	-0.90	150	32
	4	0.32	0.27	1.33	-0.37	221	21
<u>Inga</u>							
<u>thibaudiana</u>	1	0.70	0.56	1.89	-0.10	91	14
	2	0.31	0.38	1.15	-0.33	125	17
	3	0.93	0.90	2.95	-2.16	136	16
	4	0.65	0.44	1.78	-0.40	232	7
<u>Rollinia</u>							
<u>microsepala</u>	1	0.11	0.18	0.98	-2.95	554	38
	2	0.19	0.28	1.00	-1.65	289	36
	3	0.24	0.12	2.02	-2.22	391	35
	4	0.47	0.63	1.51	-0.56	263	13

nota:

Ma = media

Mana = mediana

Máx = máximo

Mín = mínimo

C.V. = coeficiente de variación

n = número de observaciones

Todas las observaciones indicadas en el análisis de los incrementos de brinzales, son válidas también para el caso de latizales, agregando que los valores absolutos de mediana resultaron algo mayores para esta última categoría, en la mayoría de los períodos considerados.

Una descripción general del crecimiento para ambas categorías, integrada por la variación intraespecífica, interespecífica e interperiódica se muestra en el Cuadro 21.

Cuadro 21. Intervalos de variación de los incrementos anuales en altura (m), para los valores de mediana y máximos en brinzales y latizales.

Categoría	Mediana	Máximo
Brinzal	0.00 a 0.62	0.45 a 3.53
Latizal	0.12 a 0.90	0.77 a 3.70

Un análisis general permite distinguir la alta variabilidad que existe dentro de las poblaciones del conjunto de especies consideradas, pudiendo dimensionarse así el verdadero potencial de crecimiento que presentan las mismas. Además es posible observar que los límites de los intervalos analizados presentan valores algo mayores para latizales que para brinzales.

4.2.3 Dinámica de la estructura poblacional durante el período de crecimiento.

Con el objeto de conocer la dinámica estructural conjunta de la población de brinzales y latizales, se procedió a analizar la distribución de frecuencias de las clases de altura al inicio y al final del período de crecimiento. Además se estudió la distribución de plantas muertas y reclutas en función de las clases de altura, durante el período considerado.

El Cuadro 22 muestra los principales parámetros de las distribuciones de las clases de altura, al inicio y al final del período considerado.

Cuadro 22. Parámetros de las distribuciones de frecuencias de las clases de altura, para la población conjunta de brinzales y latizales, al inicio y al final del período de crecimiento. Plantas muertas y reclutas.

	inicio	final
media (m)	1.61	2.07
mediana (m)	1.23	1.29
máximo (m)	6.81	9.61
mínimo (m)	0.29	0.31
muertas		208
reclutas		326
n	260	378

La distribución de las clases de altura, presentó al inicio del periodo una forma del tipo exponencial negativa. Esta tendencia se mantuvo al final, pero con frecuencias de mayor valor absoluto y con la incorporación de tres clases adicionales (Figura 9).

La población en el período estudiado aumentó en el número de individuos (Cuadro 22), debido a que las plantas reclutadas superaron a las plantas muertas (Cuadro 22 y Figura 10).

La distribución de plantas muertas presentó las frecuencias mas altas en las categorías inferiores, quedando definida una forma exponencial negativa, mientras el reclutamiento que fue registrado anualmente se concentró prácticamente sólo en la primera categoría (clase 0-1 m) (Figura 10). Además la población de plantas reclutadas resultó diferente en su composición a la original, con una marcada predominancia de la especie Calophyllum brasiliense.

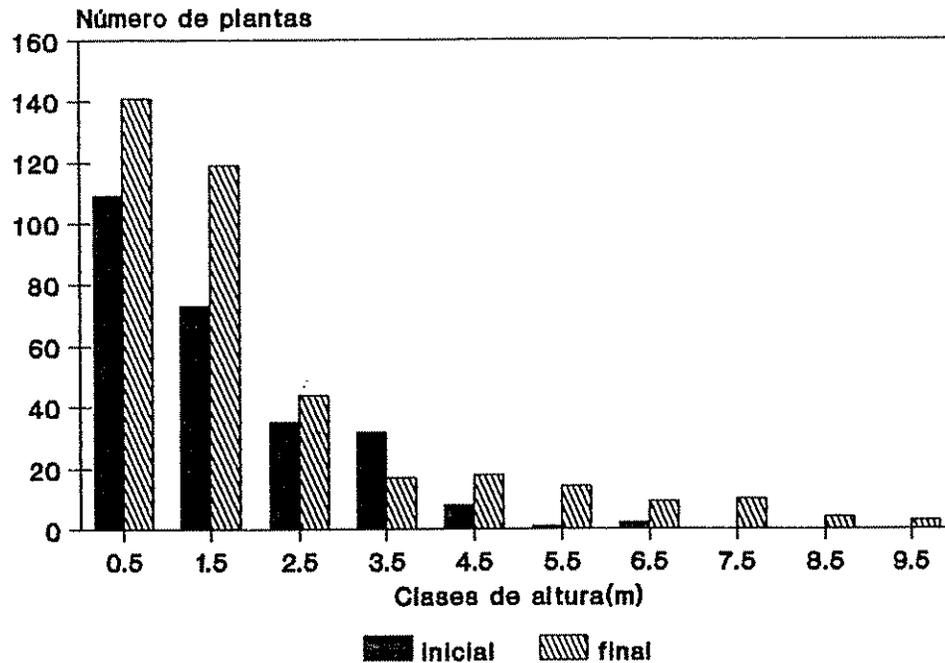


Figura 9. Número de plantas en función de las clases de altura (1 m), al inicio y al final de un periodo de 4 años, para brinzales y latizales de especies heliófitas durables, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

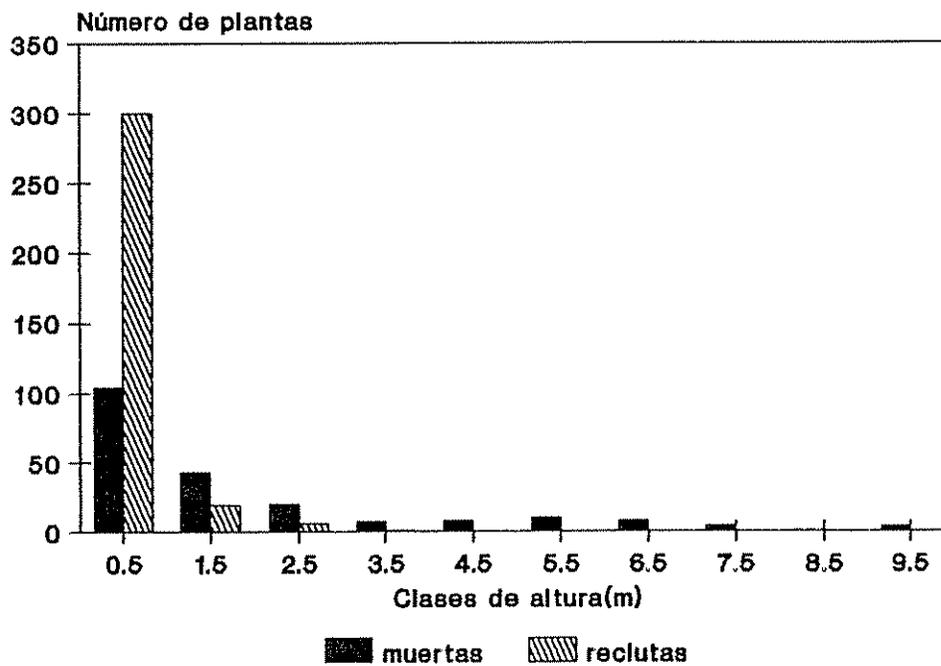


Figura 10. Número de plantas muertas y reclutas en función de las clases de altura (1 m), durante un periodo de 4 años, para brinzales y latizales de especies heliófitas durables, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

4.2.4. Correlación entre incrementos correspondientes a diferentes periodos.

Para conocer la posible asociación entre incrementos ocurridos en diferentes periodos anuales, se procedió a correlacionar los incrementos anuales en altura registrados durante cuatro años. El análisis se realizó por especie para la categoría brinzal (Cuadro 23) y latizal (Cuadro 24).

Para el estudio se aplicó el análisis de correlación no paramétrico de Spearman por las razones enunciadas en el ítem 3.3.

Cuadro 23. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre incrementos anuales en altura en diferentes periodos, por especie, para la categoría brinzal.

Especie	I_1 vs I_2	I_1 vs I_3	I_1 vs I_4	I_2 vs I_3	I_2 vs I_4	I_3 vs I_4
<u>Casearia</u> <u>arborea</u>	0.50**	0.47*	0.06ns	0.42*	0.22ns	0.60**
<u>Goethalsia</u> <u>meiantha</u>	0.39**	0.70**	0.37ns	0.51**	0.54**	0.52**
<u>Inga</u> <u>thibaudiana</u>	0.38ns	0.26ns	0.37ns	0.07ns	0.25ns	0.02ns
<u>Rollinia</u> <u>microsepala</u>	-0.14ns	0.80ns	0.50ns	0.24ns	0.20ns	0.90*

nota:

** = $P < 0.01$

* = $0.05 > P > 0.01$

ns = $P > 0.05$

Cuadro 24. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre incrementos anuales en altura en diferentes períodos, por especie, para la categoría latizal.

Especie	I_1 vs I_2	I_1 vs I_3	I_1 vs I_4	I_2 vs I_3	I_2 vs I_4	I_3 vs I_4
<u>Casearia arborea</u>	0.80ns	0.50ns	-	-	-	-
<u>Goethalsia meiantha</u>	0.38*	0.40*	0.48*	0.41*	0.05ns	0.28ns
<u>Inga thibaudiana</u>	0.38ns	0.21ns	-0.46ns	0.75**	-0.07ns	-0.29ns
<u>Rollinia microsepala</u>	0.29ns	0.15ns	-0.43ns	-0.09ns	0.00ns	-0.35ns

nota:

** = $P < 0.01$

* = $0.05 > P > 0.01$

ns = $P > 0.05$

Para la categoría brinzal puede observarse, como algunas especies presentaron cierto grado de correlación entre períodos (Casearia arborea y Goethalsia meiantha), mientras que en otras los incrementos no se hallaron asociados (Inga thibaudiana y Rollinia microsepala). Así mismo Casearia arborea mostró una tendencia a disminuir el grado de correlación, a medida que los incrementos comparados se hallaron más espaciados en el tiempo, mientras que para Goethalsia meiantha ese patrón no se cumplió.

En la categoría latizal, existió una diferenciación entre especies semejante a la ocurrida para brinzales, pero los valores de correlación resultaron inferiores.

4.2.5. Correlación entre tamaño inicial e incremento total

Se estudió la posible asociación entre altura inicial e incremento en altura, para períodos de un año o más, en brinzales (Cuadro 25) y latizales (Cuadro 26).

El análisis fue realizado por especie, usando la prueba de correlación no paramétrica de Spearman de acuerdo a lo expresado en el ítem 3.3.

Cuadro 25. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre altura inicial (A_0) e incremento en altura ($A_t - A_0$), para períodos de 1 a 4 años, por especie, para la categoría brinzal.

Especie	A_0 vs ($A_1 - A_0$)	A_0 vs ($A_2 - A_0$)	A_0 vs ($A_3 - A_0$)	A_0 vs ($A_4 - A_0$)
<u>Casearia arborea</u>	0.19ns	0.30ns	0.13ns	0.39ns
<u>Goethalsia meiantha</u>	0.15ns	0.14ns	0.01ns	-0.31ns
<u>Inga thibaudiana</u>	0.05ns	-0.09ns	0.06ns	-0.27ns
<u>Rollinia microsepala</u>	-0.07ns	0.14ns	0.20ns	0.50ns

nota:

- ** = $P < 0.01$
- * = $0.05 > P > 0.01$
- ns = $P > 0.05$

Cuadro 26. Coeficientes de correlación r_s (Spearman), entre altura inicial (A_0) e incremento en altura ($A_T - A_0$), para periodos de 1 a 4 años, por especie, para la categoría latizal.

Especie	A_0 vs ($A_1 - A_0$)	A_0 vs ($A_2 - A_0$)	A_0 vs ($A_3 - A_0$)	A_0 vs ($A_4 - A_0$)
<u>Casearia</u>				
<u>arborea</u>	-0.40ns	0.20ns	-	-
<u>Goethalsia</u>				
<u>meiantha</u>	0.09ns	0.20ns	0.23ns	0.44*
<u>Inga</u>				
<u>thibaudiana</u>	0.47ns	0.64*	0.27ns	-0.30ns
<u>Rollinia</u>				
<u>microsepala</u>	0.18ns	0.42*	0.14ns	-0.08ns

nota:

** = $P < 0.01$

* = $0.05 > P > 0.01$

ns = $P > 0.05$

En general, salvo algunas pocas comparaciones que presentaron cierto grado de asociación positiva en latizales, la altura inicial no estuvo correlacionada con el incremento en altura. Esta última afirmación resultó válida para todas las especies estudiadas en ambas categorías, cuando los periodos de los incrementos fueron de 1 año o mas.

4.2.6. Relación entre incremento total y radiación total bajo dosel

Se analizó la posible relación causal entre el crecimiento y la radiación total bajo dosel.

El estudio fue realizado sobre la submuestra multiespecífica de 87 plantas, cuya especie dominante fue Calophyllum brasiliense (ítem 3.2.2.3).

El crecimiento se definió como el incremento en altura ocurrido durante el período de 7 meses que duró el estudio.

Las pruebas fueron realizadas tomando en cuenta toda la submuestra y también en forma particionada por tratamiento (parcelas testigo y raleadas). En todos los casos se probaron modelos lineales, logarítmicos, cuadráticos y exponenciales, en análisis de regresión múltiple. Las variables independientes incluidas fueron, el factor de sitio total (T.S.F) y el tamaño inicial de la planta (altura inicial).

Del total de modelos probados, la relación que presentó el mejor comportamiento estadístico se describe mediante la siguiente ecuación:

$$A_F - A_I = a + b \cdot T.S.F + c \cdot T.S.F^2 + d \cdot A_I \quad (7)$$

donde:

$$A_F - A_I = \text{Incremento en altura (m)}$$

$$T.S.F = \text{Factor de sitio total (\%)}$$

A_i = Altura inicial (m)

a = Intercepto.

b, c y d = Coeficientes

Los valores de los coeficientes y de los parámetros del análisis de regresión múltiple, que validan la ecuación anterior se muestran en el Cuadro 27.

Cuadro 27. Coeficientes y parámetros de validación del análisis de regresión múltiple, entre crecimiento, radiación total y tamaño inicial.

a	b	c	d	R ²	CV	n
0.20	-0.04	0.002	0.19	0.53	79	44

La relación explicó parte del crecimiento a través de las variables presentadas T.S.F y A_i , para un rango de valores de radiación entre 2.15 y 21.19 %.

La ecuación resultante correspondió a la partición de la submuestra, referida a las plantas ubicadas en las parcelas testigo.

Los mismos análisis de regresión, aplicados a la submuestra total y a la partición correspondiente a las parcelas raleadas, no presentaron resultados estadísticos satisfactorios.

4.2.7. Evaluación del efecto del raleo del dosel intermedio, sobre el crecimiento de brinzales y la radiación total relativa bajo dosel

Se estudió la posible influencia que podría tener sobre el crecimiento de brinzales, la apertura del dosel intermedio denso en la segunda etapa de la sucesión secundaria. Con tal motivo se procedió a comparar los incrementos en altura, durante el período de 7 meses que duró el experimento.

La submuestra total de 81 plantas distribuidas en las 10 parcelas, se particionó de manera tal que 5 parcelas recibieron tratamiento de raleo (43 plantas), y las otras 5 quedaron como parcelas testigo (44 plantas).

Se analizó también el posible efecto del tratamiento de apertura, sobre el aumento de radiación relativa bajo dosel recibida por cada planta.

Para el análisis comparativo se utilizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney, de acuerdo a lo expresado en 3.3 (Cuadro 28).

Cuadro 28. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Mann-Whitney), del análisis del efecto del raleo intermedio sobre el incremento en altura ($A_F - A_I$) y la radiación total (T.S.F), en brinzales. Se acompañan valores de mediana para cada variable por tratamiento.

Tratamiento	Testigo		Raleo
Mann-Whitney		$ Z $	
n	44		43
A_I (m)	0.65	1.278ns	0.66
$A_F - A_I$ (m)	0.14	2.637**	0.25
T.S.F. (%)	10.28	6.894**	19.32

nota:

- ** = $P < 0.01$
- * = $0.05 > P > 0.01$
- ns = $P > 0.05$

En el Cuadro 28 se observa que la altura inicial antes del raleo resultó no significativa entre las parcelas testigo y las raleadas. En cambio existió diferencia en el incremento en altura entre ambos tratamientos, con valores de mediana de 0.14 m. y de 0.25 m. para plantas bajo dosel cerrado y raleado, respectivamente.

Con referencia a la radiación total bajo dosel, el efecto del tratamiento silvícola también aumentó significativamente los valores del factor de sitio total. El valor de la mediana de T.S.F para las parcelas testigo fue de 10.28%, con un rango de variación entre 2.15 y 21.19%, mientras que para las raleadas la mediana fue de 19.32% con una amplitud entre 9.84 y 30.83 %.

A pesar de que entre ambas medianas hay una diferencia de alrededor de 10 unidades porcentuales, existe en ambas

situaciones un intervalo común de valores de T.S.F, que se encuentra entre el 10 y el 20 por ciento, aproximadamente.

5. DISCUSION

5.1. Bosque primario

5.1.1. Magnitud de la radiación bajo dosel

El análisis de la radiación bajo dosel, mostró a través de los valores promedios y máximos, un notable ingreso adicional de radiación como consecuencia de la apertura de la cubierta vegetal.

No obstante, cuando se analiza el rango total de valores de T.S.F en las dos situaciones estudiadas, se observa que existe un intervalo común de la variable. Es decir, que en los claros se pueden encontrar condiciones puntuales de dosel cerrado, mas otras que son exclusivas de dosel abierto.

En gran medida, este último aspecto puede ser atribuido al dosel intermedio, que posiblemente crea un gradiente vertical en el estrato de crecimiento ocupado por brinzales.

De esta manera es factible considerar al espacio físico del claro donde crecen los brinzales, como un retículo heterogéneo de microambientes de radiación, con gradientes horizontales y verticales que albergan condiciones de muy baja intensidad (propias de dosel cerrado), hasta otras de relativamente alta (exclusivas de dosel abierto).

5.1.2. Dinámica del crecimiento de la regeneración en claros de las especies heliófitas durables

La extrapolación anual de la mediana de los incrementos trimestrales en diámetro y altura para los brinzales (de 1 y de 2 años de edad) de las especies estudiadas, representó un primer indicador general aceptable de la productividad.

Sin embargo, un entendimiento mas acabado de la verdadera capacidad de crecimiento de la regeneración, debería tener en cuenta dos aspectos importantes:

- 1) Existió una significativa variabilidad en la distribución de los incrementos.
- 2) Los individuos de la población que presentaron los incrementos máximos, son probablemente los que en última instancia terminarán ocupando el sitio.

De acuerdo a lo expuesto anteriormente, la extrapolación anual de los valores máximos para las variables diámetro y altura, representó un indicador mas realista del verdadero potencial individual. Desde esta perspectiva, la magnitud del crecimiento resultó muy alentadora en relación a las expectativas generales.

Las especies estudiadas mostraron a pesar de pertenecer al mismo grupo ecológico, diferencias importantes en la magnitud de los incrementos trimestrales, sobre todo cuando se consideraron los valores máximos.

Estos resultados indicarían la necesidad de contar con estudios a nivel específico e individual, para lograr una estimación mas realista del potencial de crecimiento en

brinzales. En consecuencia los estudios de incrementos promedio por especie, o los análisis de productividad por unidad de superficie, sólo servirían como indicadores generales del crecimiento.

Los análisis en el tiempo mostraron diferencias en los incrementos dentro de una misma especie para diferentes periodos. Esto último indicaría cierta inestabilidad del potencial absoluto del microambiente para cada planta.

Por otro lado, cuando se comparó el crecimiento entre las especies en los diferentes periodos, se observó que los mayores incrementos no fueron sincrónicos entre las mismas. Esto último podría explicarse, debido a la existencia de posibles diferencias en los requerimientos microambientales entre las especies. En tal sentido se podría predecir, que a medida que aumenta el período de crecimiento considerado, el fenómeno enunciado se vería amortiguado.

Otro aspecto de la dinámica del crecimiento, consistió en analizar la capacidad individual de los brinzales de mantener su potencial de crecimiento relativo a través del tiempo. Se partió del supuesto que en el ambiente bajo dosel, son los factores microambientales los que inciden en el crecimiento de las plantas. Además que estos presentan cierto grado de variación en el espacio y en tiempo, en especial la radiación bajo dosel Whitmore, et al (*).

De acuerdo a lo anterior cabría preguntarse, ¿se modifica el nivel jerárquico de una planta referido al crecimiento, respecto a los otros individuos de la población? y si lo anterior es cierto, ¿durante cuánto tiempo la capacidad de crecimiento relativo se mantiene?.

(*) op. cit.

La correlación entre incrementos trimestrales mostró cierto grado de asociación, con periodos comprendidos dentro de un año de crecimiento, sobre todo cuando se consideraban periodos sucesivos. En consecuencia considerando incrementos trimestrales, los brinzales de las especies heliófitas durables estudiadas, mantuvieron en parte su potencial de crecimiento relativo dentro del lapso de un año. En términos generales Kohyama y Hara (1989), llegan a conclusiones análogas estudiando el crecimiento de la regeneración en claros, en el bosque húmedo tropical de Japón.

Esta capacidad de las plantas de mantener el nivel de crecimiento relativo dentro de la población, puede entenderse como una medida del grado de estabilidad del microclima, gobernado principalmente por el ingreso de radiación bajo dosel.

El tamaño inicial de la planta resultó ser una componente correlacionada positivamente con el crecimiento. Estos resultados son coincidentes con las expectativas generales (Mohler et al., 1978).

En tal sentido hay que considerar que además del tamaño inicial los factores del micrositio (en especial la radiación bajo dosel) actuaron también sobre el crecimiento, presentando cada uno de ellos un arreglo particular sobre la población de brinzales. De esta manera, es factible que el efecto del tamaño, estuvo confundido en el análisis en parte por los otros componentes. No obstante, es de suponer que los individuos de mayor porte contaron anteriormente con microclimas mas favorables.

Las plantas de 2 años presentaron mayor tamaño inicial, pero menor incremento con respecto a las de 1 año. A pesar de que la radiación total bajo dosel recibida por los brinzales de diferente edad no mostró diferencias; sin

embargo, es posible que la combinación entre radiación recibida y tamaño de planta haya sido más favorable al crecimiento en los sitios de 1 año respecto a los de 2 años. También sería factible atribuir los resultados a características ontogénicas de la especie utilizada (Laetia procera), donde un patrón cíclico de crecimiento podría haber definido mayores incrementos en poblaciones de 1 año respecto a las de 2 años.

La comparación entre claros permitió analizar el crecimiento y el tamaño de planta inicial dentro de la misma edad, en relación con el potencial del claro (T.S.F).

Los claros de la misma edad mostraron una gran uniformidad con respecto al tamaño inicial de planta. En el caso de los claros de 1 año, el resultado anterior fue independiente del potencial microclimático de los mismos.

Estos resultados hacen suponer que en las primeras etapas del crecimiento en claros (el primer año), el sotobosque amortigua en parte el microclima generado por la apertura del dosel superior. De esta manera se generarían ambientes semejantes, para poblaciones de brinzales que crecen en claros con diferente potencial; lo cual concuerda con lo enunciado en el ítem 5.1.1.

Los incrementos, por el contrario, resultaron estar estrechamente asociados con el potencial del claro (T.S.F), lo cual hace suponer que las plantas de mas de 1 año de edad, se encuentran creciendo en estratos que les permiten aprovechar gran parte del potencial del claro.

En claros de 2 años de edad, los aspectos mencionados anteriormente no pudieron ser analizados, debido a que los dos únicos claros comparados presentaron potenciales semejantes.

5.1.3. Dinámica de la estructura poblacional

La estructura de las poblaciones de brinzales pertenecientes a los grupos ecológicos estudiados sufrieron cambios considerables en el periodo analizado, los cuales se manifestaron a través de la variación de la forma de las distribuciones de las clases diamétricas

Las distribuciones al inicio fueron del tipo exponencial negativa, presentando al final del periodo la forma unimodal asimétrica positiva, pudiéndose observar al mismo tiempo una alta mortalidad relativa en las clases diamétricas inferiores.

Estos resultados son coincidentes con los encontrados por Mohler et al. (1978) y por Hough (1932), Schmur (1934), Johnson y Bell (1975), (citados por Mohler et al., 1978), para poblaciones coetáneas que se encuentran bajo condiciones de alta competencia.

Además, es factible que la mayor tasa de crecimiento encontrada en las categorías de mayor tamaño (ítem 4.1.5), sea también responsable de los cambios citados, coincidentemente con los resultados obtenidos por Mohler et al. (1978) y por Ford (1975), Koyama y Kira (1956), (citados por Mohler et al., 1978).

La mayor mortalidad relativa y el menor número inicial de plantas de las especies heliófitas efímeras respecto a las heliófitas durables, reveló que los microclimas generados bajo dosel producto de las aperturas, son adecuados desde un punto de vista silvícola, ya que favorecen en términos relativos la sobrevivencia de la regeneración comercial.

5.1.4. Influencia de la radiación total bajo dosel sobre el crecimiento de brinzales en el claro

Los resultados obtenidos del análisis de regresión múltiple entre crecimiento absoluto, factor de sitio y tamaño inicial de planta, indicaron que la radiación total bajo dosel fue uno de los factores microambientales del claro que influyó en mayor medida sobre el crecimiento de los brinzales.

Por lo expresado anteriormente, se desprende que la práctica de producir aperturas con valores de T.S.F de hasta 40 por ciento, resultó una medida silvicultural favorable que estimuló adecuadamente, el crecimiento de brinzales del grupo de especies heliófitas durables y efímeras.

El hecho de que la ecuación no explicó biológicamente (valores de incremento negativo) el crecimiento para situaciones de plantas pequeñas y bajos niveles de radiación, puede entenderse como parte de la simplificación del modelo en situaciones con crecimiento no relevante.

Los valores de los parámetros que validan el modelo ($R^2 = 0.53$ y $C.V. = 47\%$) fueron considerados satisfactorios, teniendo en cuenta la gran cantidad de otros factores del micrositio, que posiblemente afectaron el crecimiento y que no fueron considerados en este estudio.

Observaciones a campo indicaron que la destrucción del follaje de la planta por el ataque de insectos, la necrosis de su ápice y la invasión de la misma por especies trepadoras leñosas, fueron causas importantes que incidieron negativamente sobre el crecimiento individual y que explicarían gran parte de la variabilidad de los datos en el análisis.

Una consideración operativa que surgió como parte del proceso del estudio, fue la elección de la variable para cuantificar el crecimiento. El análisis de la información demostró que el diámetro cuadrático fue un mejor estimador del crecimiento, en comparación con las variables unidimensionales como el diámetro o la altura.

5.1.5. El factor de sitio como medida del potencial de crecimiento del claro

El crecimiento de brinzales en un claro se halla determinado básicamente por los factores microambientales inmediatos, donde la radiación bajo dosel cumple un rol fundamental Whitmore et al (*).

Con base en este principio Whitmore et al (*), demostraron la importancia del factor de sitio como medida del potencial de crecimiento del claro. Los resultados del presente trabajo son coincidentes con los obtenidos por los autores citados, a diferencia que en este estudio se evaluó el potencial de crecimiento, directamente a través de los incrementos de las variables dimensionales de las plantas.

El factor de sitio total tuvo mejor comportamiento que el indirecto (I.S.F.), esto también es coincidente con la investigación citada anteriormente.

Con respecto a la validación de la prueba estadística, es importante una interpretación adecuada de la magnitud del coeficiente de correlación de Spearman r_s , ya que el valor obtenido de 0.58 puede considerarse satisfactorio, teniendo en cuenta que la medición directa del crecimiento incorpora una importante fuente de variabilidad. En tal sentido, Whitmore et al (*) obtienen un valor del coeficiente de

(*) op. cit.

correlación r de 0.87, pero con medidas indirectas de tipo físico gobernadas linealmente por la radiación.

El mejor comportamiento obtenido por parte del T.S.F promedio (producto de 3 mediciones cada 5 metros de transecto) respecto al calculado con una sólo medición, indicó la necesidad de lograr una adecuada intensidad de muestreo, teniendo en cuenta la gran variabilidad que presenta el factor de sitio en cortas distancias.

5.2. Bosque secundario

5.2.1. Magnitud de la radiación bajo dosel

El raleo del estrato intermedio denso generó un aumento importante de la cantidad de radiación recibida bajo dosel, teniendo en cuenta las bajas intensidades de que se parte en condiciones de cobertura no perturbada.

Ambas situaciones (con y sin raleo) comparten un intervalo de valores de T.S.F, lo cual a semejanza de lo ocurrido en el bosque primario, el ambiente perturbado conserva algunas de las condiciones microambientales de dosel cerrado.

Sin embargo, en el bosque secundario el valor mínimo de las parcelas raleadas es considerablemente mas elevado que en las parcelas testigo. Esto último podría explicarse teniendo en cuenta que en este caso se raleó solamente el dosel intermedio, presumiblemente responsable de generar condiciones microambientales de dosel cerrado.

Por otro lado los valores máximos de T.S.F en las parcelas raleadas si bien fueron mayores que en las testigo, nunca alcanzaron los niveles de radiación de los claros en el bosque primario. Seguramente la remoción del dosel

superior es determinante sobre los valores máximos de radiación recibida bajo cubierta.

5.2.2. Dinámica del crecimiento de brinzales y latizales bajo dosel cerrado de las especies heliófitas durables

Los valores de mediana de los incrementos anuales en altura para la categoría brinzal, indicaron en primera instancia una modesta capacidad de crecimiento para esta categoría. Sin embargo, un análisis más exhaustivo que incluyó los valores máximos de los incrementos, mostró un aceptable potencial de crecimiento, teniendo en cuenta además que estos resultados fueron obtenidos en condiciones de dosel cerrado, es decir con bajos niveles de radiación (ítem 4.2.1). De esta manera, sería factible esperar un potencial aún mayor en caso de aplicarse un manejo adecuado.

En relación al comportamiento interespecifico, el análisis de los datos reveló pocas diferencias en el crecimiento anual entre especies a nivel poblacional (valores de mediana).

Con respecto a los incrementos máximos, las especies estudiadas mostraron diferencias en sus comportamientos, lo cual refuerza la idea de que es a través de estos valores, que se debería evaluar cabalmente el potencial de crecimiento de los brinzales.

Al igual que para las especies y condiciones del bosque primario, hubo una considerable variación de los incrementos a través del tiempo para cada especie, como así también una marcada falta de sincronía en las tendencias del crecimiento entre las especies.

Para la categoría latizal los valores de la mediana de los incrementos anuales en altura y sus correspondientes valores máximos permiten emitir consideraciones análogas a las expresadas para los brinzales. Estas consideraciones son válidas, tanto en lo relativo a la productividad como así también al comportamiento interespecífico. Sólo restaría hacer notar que los incrementos de los latizales fueron algo superiores a los de los brinzales. Estas diferencias posiblemente hubieran sido más marcadas, si se hubieran considerado incrementos en volumen o en peso de materia seca.

Los resultados obtenidos respecto a la capacidad individual de mantener el nivel de crecimiento dentro de la población, mostraron que cuando se consideran períodos de un año, la correlación de los incrementos es pobre y errática para los brinzales y prácticamente nula para los latizales.

Los cambios en el comportamiento individual respecto al crecimiento de brinzales en el ambiente bajo dosel, pueden explicarse teniendo en cuenta que en períodos relativamente prolongados, la propia planta y sus vecinos inmediatos modifican los factores microambientales que inciden en su crecimiento.

Con respecto al tamaño inicial de la planta, esta variable no estuvo asociada con el crecimiento ocurrido en períodos de un año o más, tanto en brinzales como en latizales.

La falta de correlación encontrada, puede ser atribuida a que (independientemente de la distorsión en el análisis por efecto de otros factores) en períodos de tiempo muy largos, el tamaño inicial de la planta no fue representativo de su dimensión actual relativa.

5.2.3. Dinámica de la estructura poblacional

Al inicio del período considerado la estructura de la población de las especies comerciales, representada por la distribución de las clases de altura, presentó una forma exponencial negativa. Esta tendencia se mantuvo al final del período, pero con valores de frecuencias más elevados y con un mayor intervalo total.

El efecto combinado debido a las diferencias en las tasas de crecimiento por clase y a la alta mortalidad en las categorías inferiores, no lograron disminuir la asimetría de la distribución como podría esperarse en poblaciones en estado de competencia (Mohler *et al.*, 1978), (Houg, 1932; Schnur, 1934; Johnson y Bell, 1975; citados por Mohler *et al.*, 1978).

Esta característica de mantener la asimetría de la distribución y aumentar la densidad de plantas, fue debida al continuo e intenso reclutamiento generado durante el período de crecimiento, que superó ampliamente a la mortalidad.

La tendencia al aumento de la densidad de plantas de las especies heliófitas durables es coherente con los resultados presentados en el mismo ambiente por Finegan (1992). En tal sentido, este grupo ecológico presentaría una alta capacidad de regeneración bajo dosel en los primeros años de la sucesión, para luego dominar el sitio a partir de los 15 años, aproximadamente.

5.2.4. Efecto de la radiación total bajo dosel, sobre el crecimiento de brinzales de especies heliófitas durables en el bosque secundario

El efecto de la radiación total bajo dosel cerrado, sobre el crecimiento de brinzales de las especies comerciales, quedó de manifiesto a través de la relación encontrada (7). Es necesario aclarar que los parámetros de validación de la ecuación $R^2 = 0.53$ y C.V. = 79% fueron considerados aceptables teniendo en cuenta las razones ya expuestas en el ítem 5.1.4.

Por otro lado la componente cuadrática del T.S.F en el modelo, revela que en el rango de radiación estudiado (ítem 4.2.1), los brinzales de las especies heliófitas durables son altamente sensibles respecto al crecimiento, ante pequeños cambios en la cantidad de radiación recibida.

La falta de asociación entre el crecimiento y la radiación bajo dosel en las parcelas raleadas, podría explicarse por la dinámica de los residuos del raleo en dichas parcelas. Dado que la población de brinzales estaba integrada por plantas de baja altura (ítem 4.2.7), las mismas quedaban en algunos casos ubicadas temporalmente bajo un estrato de material residual muy dinámico (debido a los procesos de descomposición). De esta manera, es posible que los microambientes de las plantas sufrieran modificaciones durante el período de crecimiento y, en consecuencia, los valores del T.S.F.

5.2.5. Efecto del raleo del estrato intermedio denso, sobre el crecimiento de brinzales de especies heliófitas durables y sobre la radiación total bajo dosel

La aplicación de un raleo al dosel intermedio denso, en la segunda etapa de la sucesión secundaria (Finegan, 1992), resultó una práctica justificable desde el punto de vista silvícola, ya que generó un aceptable estímulo en el crecimiento de brinzales de especies comerciales.

Al mismo tiempo, los resultados del experimento demostraron que el tratamiento aplicado generó un aumento significativo en la cantidad de radiación total que llegó bajo dosel. El raleo afectó no sólo el valor promedio de la radiación recibida, sino también su distribución, produciendo un aumento del valor mínimo y máximo del intervalo.

Si bien no pudo establecerse la relación causa-efecto entre los cambios en la radiación y el crecimiento, los antecedentes presentados en el ítem 2.4.6 permiten presumir una importante influencia de la radiación.

6. CONCLUSIONES

1) La extrapolación anual de los incrementos trimestrales máximos en diámetro y altura, indicaron un potencial de crecimiento alentador de la regeneración de especies heliófitas durables.

Estos resultados se obtuvieron, con aperturas del dosel que fueron cuantificadas en términos de la radiación relativa que ingresó (T.S.F), lo cual define las condiciones microambientales en que se produjo el crecimiento.

2) Los incrementos anuales máximos en altura para la categoría brinzal y latizal, ocurridos en las primeras etapas del bosque secundario, indicaron para las especies comerciales (heliófitas durables) un aceptable potencial de crecimiento en relación con las expectativas generales.

Si se considera además los modestos niveles de radiación que existieron bajo dosel cerrado, es factible que el potencial fuese aún mayor si se hubieran realizado prácticas adecuadas de manejo, relacionadas con la remoción parcial de la cubierta.

3) Para ambos tipos de bosque existieron diferencias en la capacidad de crecimiento de brinzales entre las especies heliófitas durables; por tal motivo los análisis sobre el potencial de la regeneración deberían ser de tipo específico.

4) Los individuos de la población de brinzales mantuvieron su capacidad relativa de crecimiento, cuando los períodos analizados fueron menores de un año.

5) El tamaño inicial de la planta fue un componente importante asociado al crecimiento en la categoría brinzal, cuando el periodo considerado fue menor de un año.

6) Los claros de mayor edad presentaron poblaciones de regeneración con mayor tamaño de planta, pero no necesariamente con mayor capacidad de crecimiento.

7) Los claros de 1 año de edad fueron uniformes en cuanto al tamaño inicial de la planta, independientemente del potencial microambiental que presentaron. Por el contrario, el crecimiento estuvo fuertemente asociado con las condiciones del ambiente bajo dosel.

8) La radiación total bajo dosel fue uno de los factores del microclima que mas incidencia tuvo en el crecimiento de brinzales de las especies heliófitas durables, tanto en el bosque primario como en el secundario.

9). En los claros la competencia entre plantas produjo una disminución gradual de la densidad, lo cual se reflejó en una pérdida de asimetría de la distribución de las clases de tamaño.

10). En la segunda etapa de la sucesión secundaria, la regeneración superó a la mortalidad aumentando la densidad y manteniendo así la forma exponencial negativa de su distribución.

11) El factor de sitio total (T.S.F) fue un indicador aceptable del potencial microambiental del claro, cuando se utilizaron valores promedio del parámetro producto de una adecuada intensidad de muestreo.

12) La aplicación de un tratamiento de apertura del dosel intermedio denso en la segunda etapa de la sucesión

secundaria, produjo un aumento significativo en el crecimiento de brinzales de especies heliófitas durables. El aumento que se generó en la cantidad de radiación recibida a consecuencia de esta práctica, hace suponer que este importante factor microambiental fue decisivo en la respuesta biológica.

7. RECOMENDACIONES

1) Continuar estudios de apertura del dosel que consideren claros con niveles de radiación mayores del 40 por ciento de T.S.F, a los efectos de completar el análisis de la dinámica del crecimiento de brinzales y otros aspectos ambientales de la regeneración.

Se considera que estos aportes adicionales podrían contribuir a terminar de definir una base sólida, sobre la cual diseñar las medidas de manejo más adecuadas tendientes a estimular la regeneración de especies valiosas en el bosque primario.

2) Investigar el posible efecto que otros factores del microambiente podrían tener sobre el crecimiento de brinzales, teniendo en cuenta las siguientes premisas:

- a) Priorizar el estudio de aquellos factores, que sean factibles de ser manejados silvícola y económicamente.
- b) Utilizar dentro de los posible metodologías de análisis bien fundamentadas y factibles de ser aplicadas a campo.

Con base en observaciones personales se recomienda analizar el impacto que podría producir sobre el crecimiento, la acción parásita de especies trepadoras leñosas y el ataque de insectos cortadores del follaje.

3) En los estudios de crecimiento de brinzales, es importante seleccionar adecuadamente la variable que represente el incremento individual. En tal sentido se recomienda priorizar medidas integrales, como peso de

materia seca, tasa foliar unitaria, tasa de crecimiento relativo, o en su defecto, medidas unidimensionales transformadas, como el diámetro cuadrático.

Para las condiciones estudiadas del bosque húmedo tropical, el incremento en altura resultó ser una medida muy afectada por factores no controlables del ambiente, por lo cual debería evitarse su uso debido a la distorsión que podría producir en los análisis.

4) Para lograr una medida del potencial de crecimiento de un claro, se sugiere utilizar un estimador promedio del factor de sitio total (T.S.F), producto de una adecuada intensidad de muestreo.

Para las condiciones estudiadas, una primera aproximación indicaría efectuar una toma fotográfica cada 15 metros cuadrados de terreno.

5) La concepción generalizada de que en las primeras etapas de desarrollo del bosque secundario, no se justifica aplicar ningún tipo de manejo, se considera errónea. Para la zona estudiada con sucesión entre 3 y 13 años aproximadamente, se recomienda aplicar un tratamiento de remoción del dosel intermedio denso. Esta práctica lograría un estímulo satisfactorio en el crecimiento de la regeneración de especies heliófitas durables.

8. BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, M.C. 1964. Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light condition. *Journal of Ecology* 52: 27-41.
- _____. 1966. Some problems of simple characterization of the light climate in plant communities. In R. Baindbridge, G.C. Evans & O. Rackham (editors), *light as an ecological factor*. Blackwell, Oxford, pp. 77-90.
- _____. 1971. Radiation and crop structure. In: S. Sestak, J. Catsky & P.G. Jarvis (editors), *light as an ecological factor*. Blackwell, Oxford, pp: 77-90.
- BARRIE, J.; GREATORIX- DAVIES, J.N.; PARSELL, R.J. & MARRS, R.H. 1990. A semi-automated method for analysing hemispherical photographs for the assessment of woodland shade. *Biological conservation*. 54: 327-334.
- BAUR, G.N. 1964. The ecological basis of rain forest management. Sidney, Australia, Forestry commission of New South Wales.
- BECKER, P.; ERHART, D.W. & SMITH, A.P. 1989. Analysis of forest light environments I. Computerized estimation of solar radiation from hemispherical canopy photographs, *agricultural and forest meteorology* 44: 217-232.
- BROKAW, N.V.L. and SCHEINER, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70: 538-541.
- CANHAM, CH. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69: 786-795.
- _____. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3): 548-550.
- CHAZDON, C.D.; WILLIAMS, U. & FIELD, C.B. 1988. Interactions between crown structure and light environment in five rain forest piper species. *American Journal of Botany*. 75: 1459-1471.
- CONNOVER, W.J. 1980. Practical nonparametric statistics. 2 ed. John Wiley & Sons, Inc. 493 pp.

- DAWKINS, H.C. 1958. The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda. Imperial Forestry Institute. Paper N° 34. 149 pp.
- DRAPER, N. and SMITH, H. 1981. Applied regression analysis. Second edition. John Wiley & Sons, Inc. 709 pp.
- DUCREY, M. 1975. Utilisation des photographies hemispheriques pour le calcul de la permeabilite des couverts forestiers au rayonnement solaire. Annales des sciences forestieres 32: 73-92, 205-221.
- EVANS, G.C. 1956. An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks. Journal of Ecology. 44: 391-428.
- _____. 1972. The quantitative analysis of plant growth. University of California Press, California, U.S.A. 734 pp.
- EVANS, G.C. & COOMBE, D.E. 1959. Hemispherical and woodland canopy photography and the light climate. J. Ecol., 47: 103-113.
- F.A.O (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 1981. Manual of Forest Inventory. Forestry Paper No. 27. 200 pp.
- FINEGAN, B. y SABOGAL, C. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: Un estudio de caso en Costa Rica. CATIE, Turrialba, C.R. El Chasquí No. 25: 3-24.
- FINEGAN, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. For. Ecol. Manage., 47: 295-321.
- FONTAINE, R.G.; GOMEZ-POMPA, A. y LUDLOW, B. 1980. Sucesiones secundarias. In: Ecosistemas de los bosques tropicales. Informe sobre el estado de conocimientos. UNESCO/CIFCA, Madrid, pp. 245-264.
- FORD, E.D. 1975. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. Journal of Ecology. 63: 311-333.
- _____. 1984. The dynamics of plantation growth. pp. 17-52. In: Bowen, G.D. and Nambiar, E.K.S. (Eds.). Nutrition of plantation forest. Academic Press. London.

- GOMEZ-POMPA, A. y VASQUEZ-YAÑES, C. 1976. Estudio sobre sucesión secundaria en los tropicos calido-humedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. *In*: Gomez-Pompa, A.; del Amo, R.S.; Vasquez-Yañes, C. & Butanda, C.(Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECSA, México, D.F. pp. 579-593.
- HARTSHORN, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. *In*: Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H.(Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press pp. 617-638.
- _____. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12. 20-30.
- HILL, R. 1924. A lens for whole sky photographs *Quart. J.R. Met. Soc.* 50: 227-235.
- HOLDRIDGE, L.R. 1978. Ecología, basada en zonas de vida. Trad. por Humberto Jiménez Sar. San José, Costa Rica, IICA. 216p.
- HOUGH, A.F. 1932. Some diameter distributions in forest stands of northwestern Pennsylvania. *Journal of Forestry* 30: 933-943.
- HUBELL, S. P. & FOSTER, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest *In*: Crawley, M.J.(Eds.). *Plant Ecology*. Blackwell, London pp. 77-98.
- JHONSON, F.L. & BELL, D.T. 1975. Zise-class structure of three streamside forests. *American Journal of Botany*.
- JONKERS, W.B.J. 1987. Vegetation structure, logging damage and silviculture in a tropical rain forest in Suriname. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- JORDAN, C.F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. New York, USA. John Wiley & Sons. 190 pp.
- KOHYAMA, T. & HARA, T. 1989. Frequency distribution of tree growth rates in natural forest stands. *Annals of Botany* 64, 47-57.
- KOYAMA, H. & KIRA, T. 1956. Intraespecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaccion between plants. *Journal of the Institute of Polytechnics. Osaka City University. Series D. Biology.* 7: 73-94.

- MANTA NOLASCO, M. 1988. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque húmedo de bajura en la vertiente atlántica de Costa Rica. Tesis M. Sc. Turrialba, C.R. UCR-CATIE. 120 p.
- MAZZARINO, M.; EWEL, J.; BERISH, C. y BROWN, B. 1988. Efectos de una sucesión de cultivos en la fertilidad de suelos volcánicos respecto a la sucesión natural. Turrialba (C.R.) 38(4): 345-351.
- MOHLER, C.L.; MARKS, P.L. and SPRUGEL, D.G. 1978. Stand structure and allometry of tress during self-thinning of pure stands. J. Ecol, 66: 599-614.
- MONTEITH, J.L. & UNSWORTH, M.H. 1990. Principles of Environmental Physics. Arnold, London, 291 pp.
- NUÑEZ, J. y UGALDE, M. 1987. Estudio de reconocimiento de suelos de la región huetar norte, San José, Costa Rica. 162 p.
- OBBERBAUER, S.F. and DONNELLY, M.A. 1986. Growth analysis and successional status of Costa Rica rain forest trees. New Phytol 104: 517-521.
- PERALTA, R.; HARTSHORN, G.S.; LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. (1987). Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en La Selva, Costa Rica. In: Clark, D.A., Dirzo, R. y Fetcher, N. (Eds.). Ecología y Ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Revista de biología tropical 35. Suplemento 1. pp. 23-40.
- RICH, P.M. 1989. A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Department of Biological Sciences, Stanford University. LA-11733-M Manual.
- RICHARDS, P.W. 1976. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge, United Kingdom, University Press.
- SANCHEZ, P.A. 1976. Properties and management of soils in the tropics. New York, USA. John Wiley & Sons. 618 pp.
- SAS INSTITUTE INC. 1982. SAS User's guide: statistics, 1982 edition. Cary, nc: SAS Institute Inc, 1982. 584 pp.
- SCHNUR, G.L. 1934. Diameter distributions for old-field loblolly pine stands in Maryland. Journal of Agricultural Research 49: 731-743.

- TERBERG, J. & ROBINSON, S. 1986. Guilds and thier utility in ecology. pp. 65-89 In Kikkawa, J. & Anderson, D.J.(Eds.). Community ecology: Pattern and process. Oxford, United Kingdom : Blackwell Scientific.
- UHL, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. Journal of Ecology (U.K) 75(2): 377-408.
- UNESCO/PNUMA/FAO. 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales: Informe sobre el estado de los conocimientos. Investigaciones sobre los recursos naturales XIV. Unesco, Madrid. 717 pp.
- VITOUSEK, P.M. and SANFORD, R.L. 1986. Nutrient cycling in tropical moist forest. Annual review of ecology and sistematics (USA). 17: 137-167.
- WERNER, P. 1986. La reconstitution de la foret tropicale humide du Costa Rica: Analyse de croassance et dynamique de la végétation. Tesis Ph. D., Universite de Lausanne, Suisse 130 pp.
- WHITMORE, T.C. and WONG, Y.K. 1959. Patterns of sunlight and shade in tropical rain forest. Malayan Forester 21: 50-62.
- WHITMORE T.C. 1982. On pattern and process in forest. pp. 45-60 In Newman, E.I.(Ed.) The plant community as a working mechanism. Oxford, United Kingdom : Blackwell Scientific. Publicación especial N° 1 de la British Ecological Society.
- _____. 1984. Tropical rain forest of the far east. Oxford, United Kingdom, Clarendon Press.

ANEXO

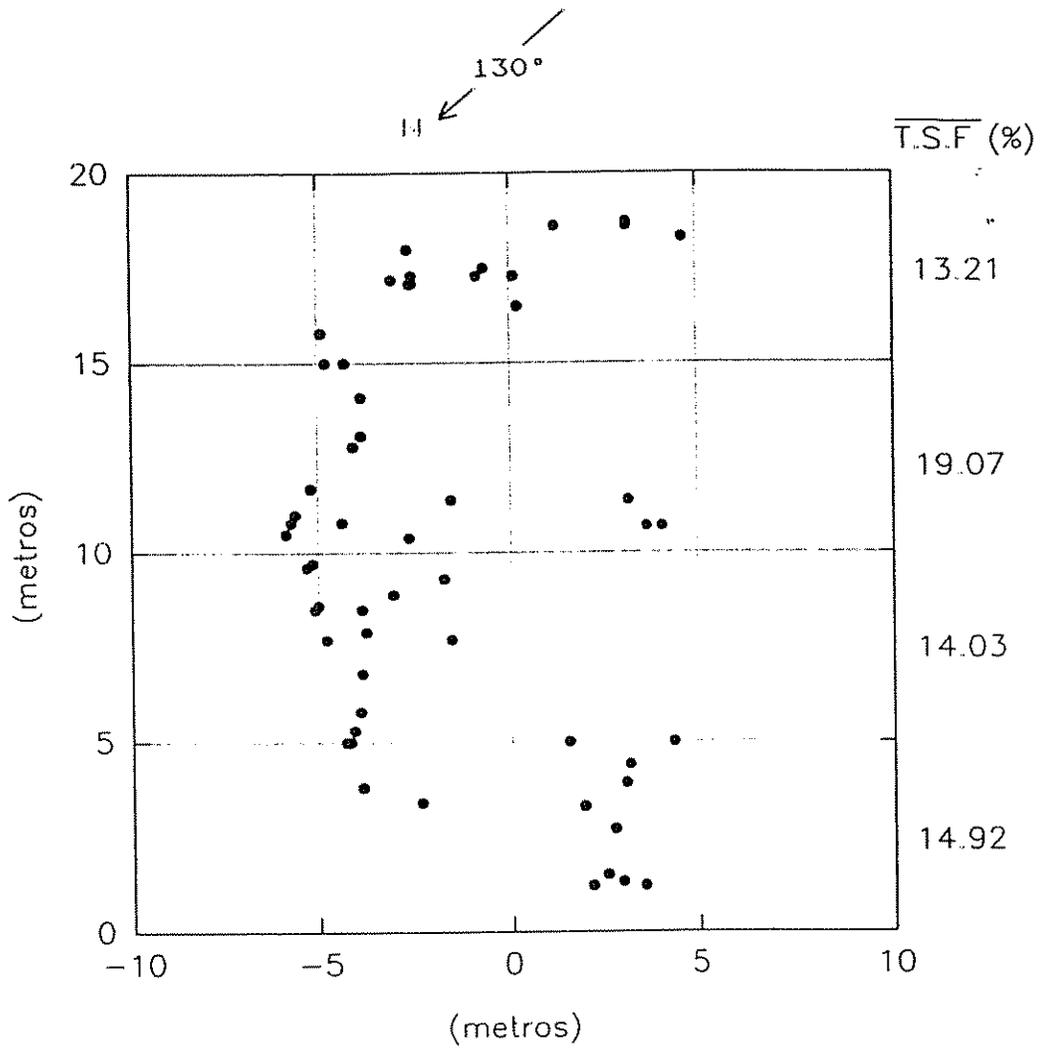


Figura 1A. Localización de brinzales en el claro 1 (edad = 1 año, n = 65), valores de T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.

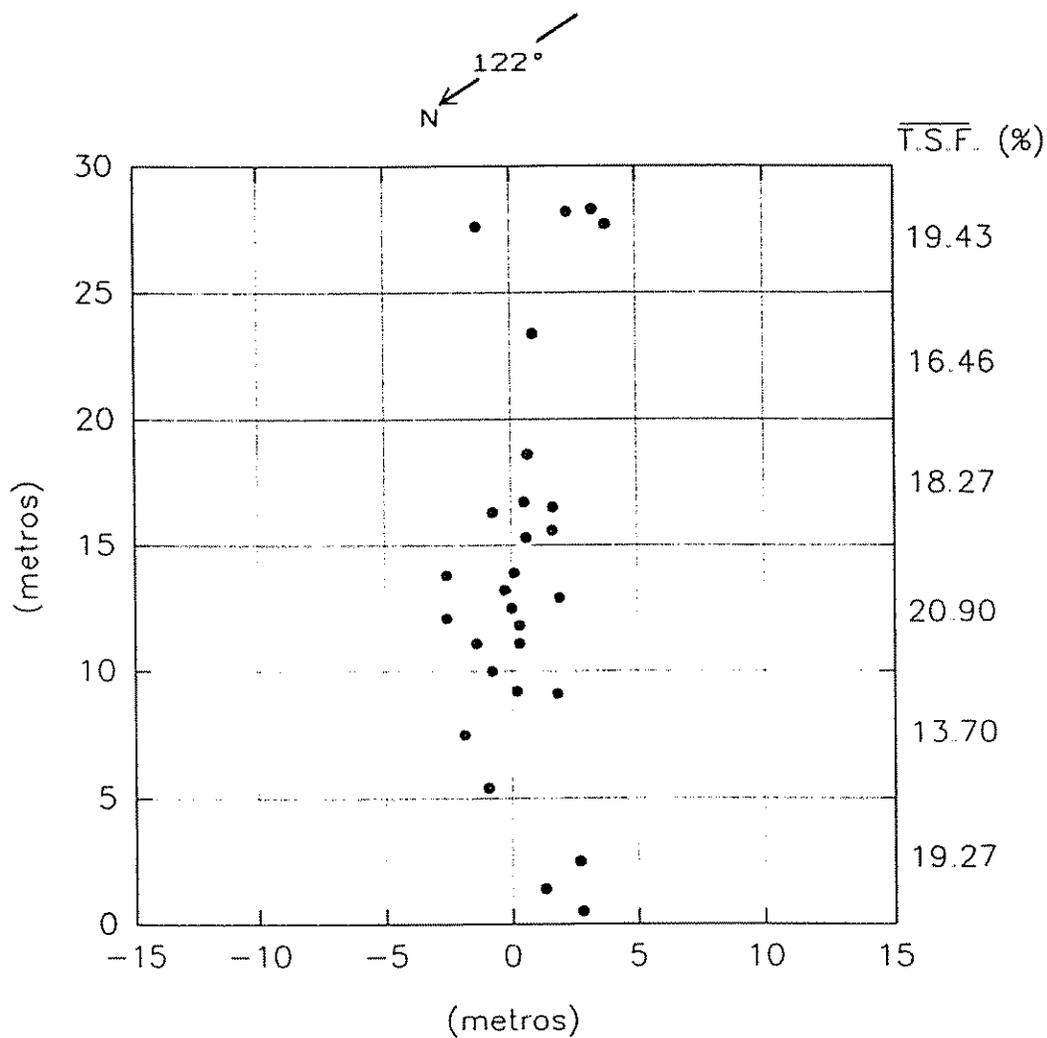


Figura 2A. Localización de brinzales en el claro 2 (edad = 1, año, n = 30), valores de T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.

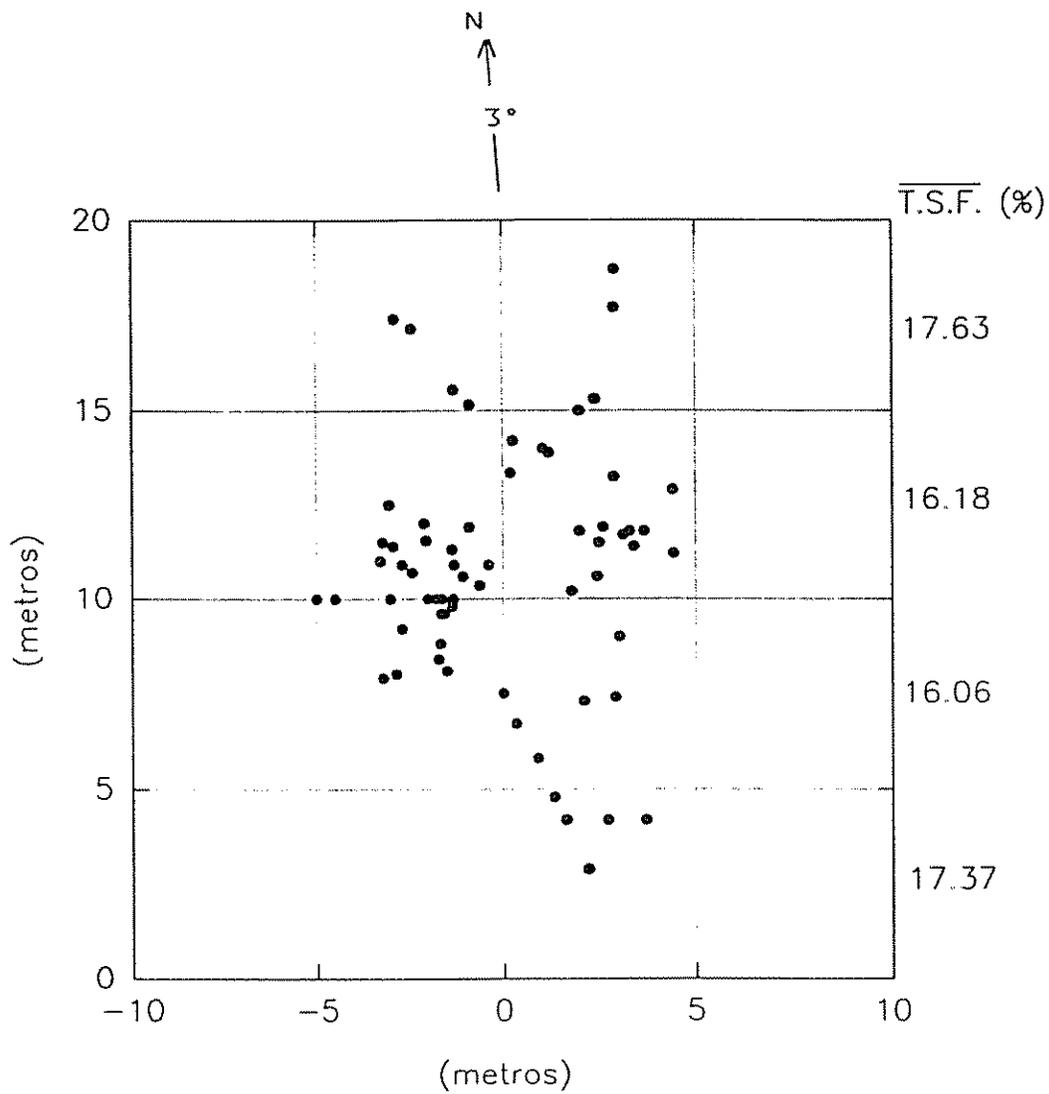


Figura 3A. Localización de brinzales en el claro 3 (edad = 1 año, n = 75), valores de T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.

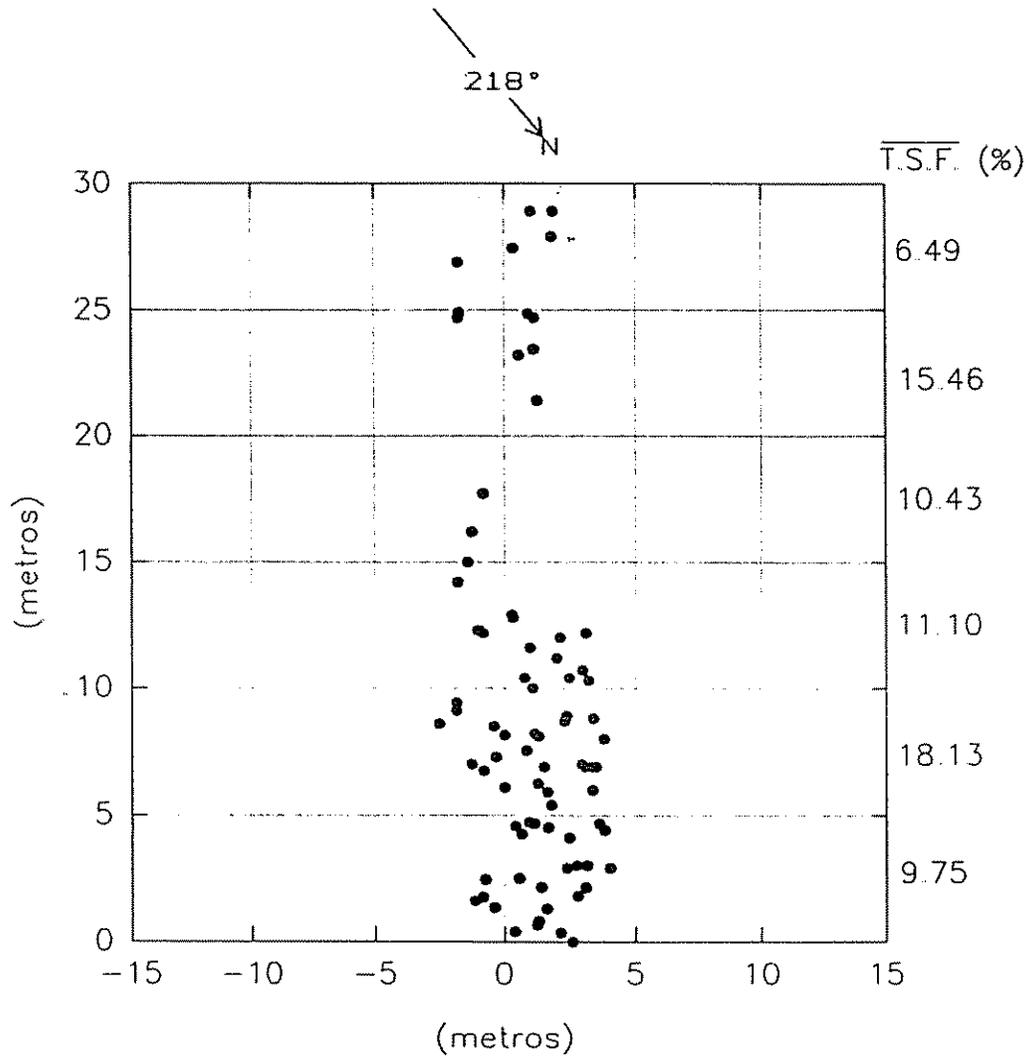


Figura 4A. Localización de brinzales en el claro 4 (edad = 2 años, n = 94), valores de T.S.F promedio por sector y orientación cardinal.

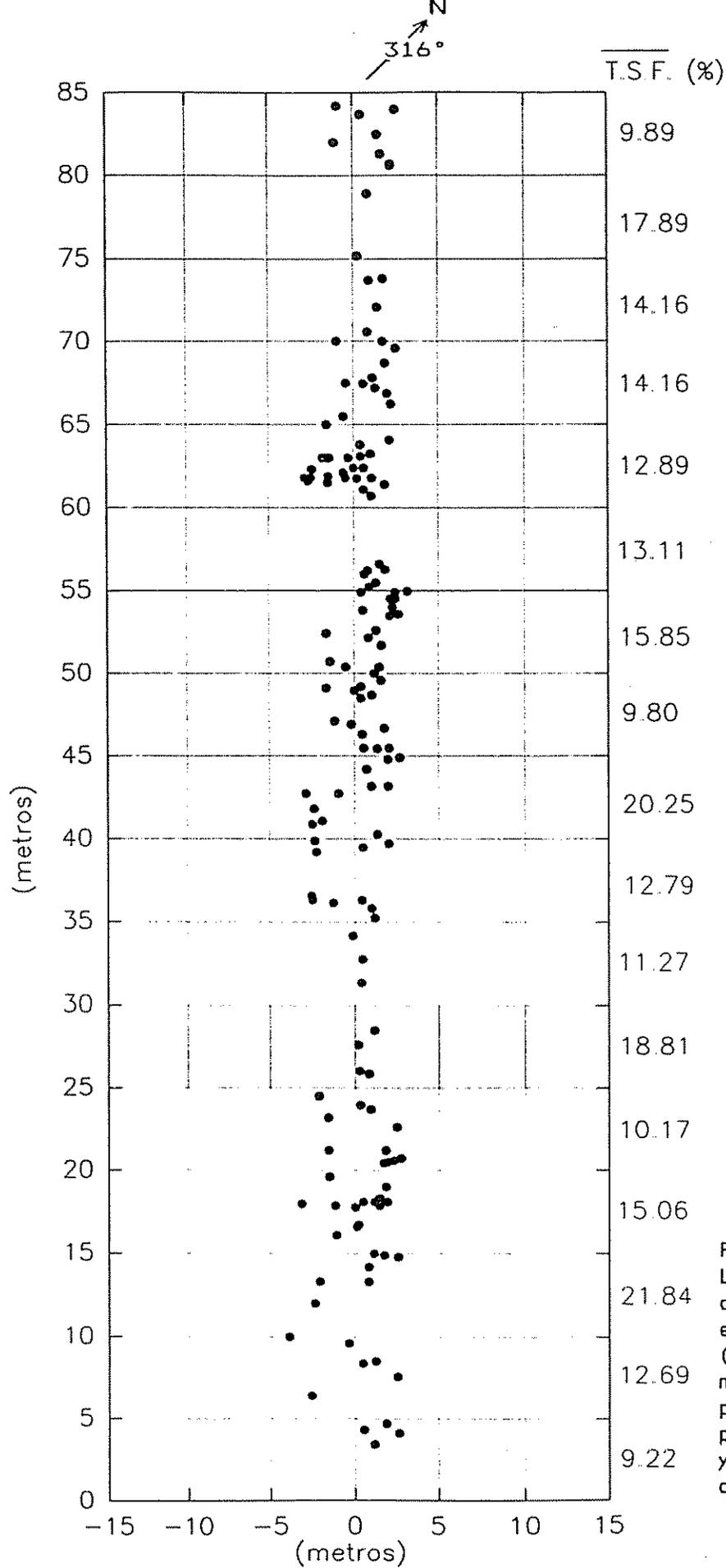


Figura 5A.
Localización
de brinzales
en el claro 5
(edad = 2 años
n=167), TSF
promedio
por sector
y orientación
cardinal.

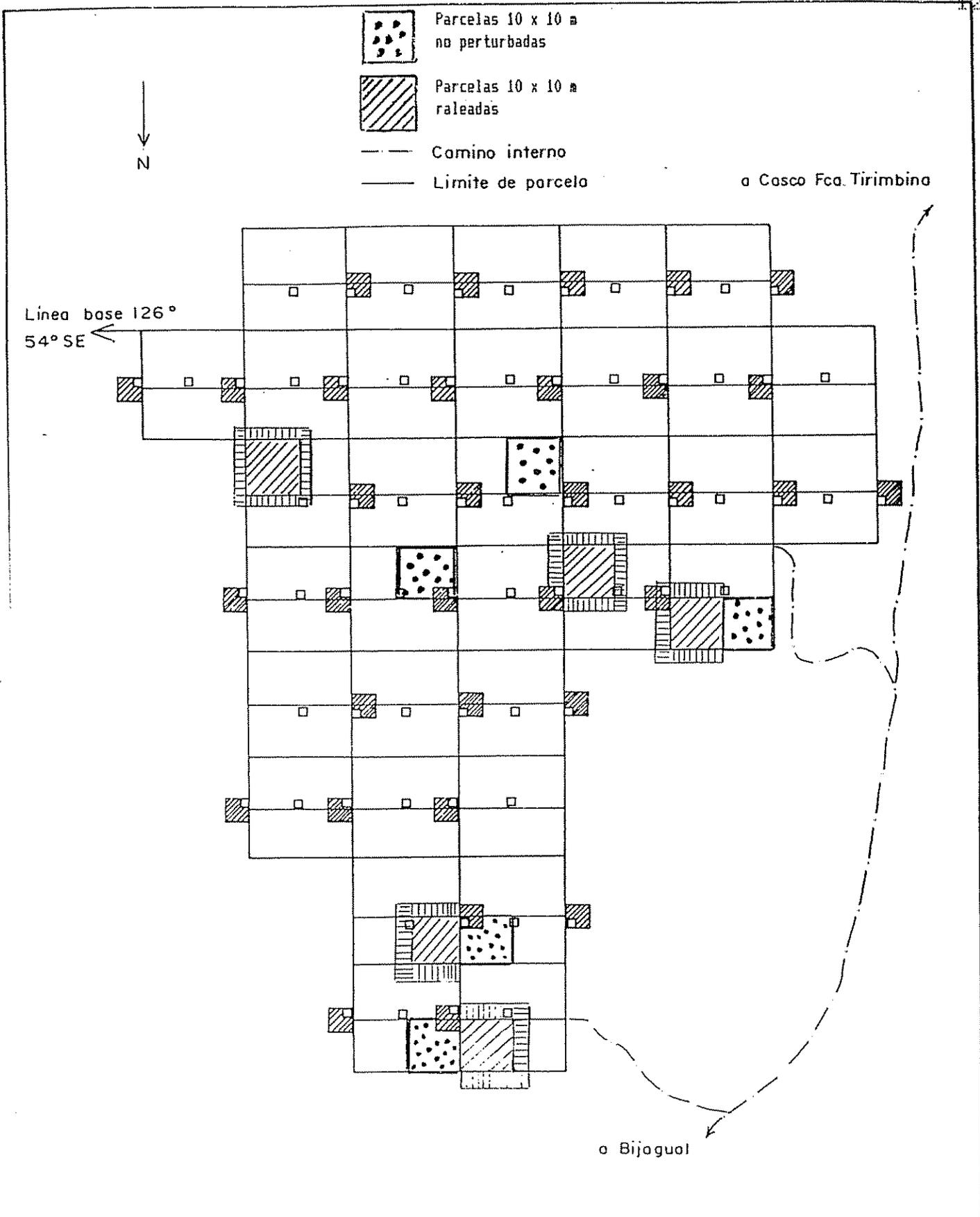


Figura 6A.	BOSQUE NATURAL SECUNDARIO, EL ARROZAL, FCA. TIRIMBINA LA VIRGEN, SARAQUI, COSTA RICA	Esc. 1:1000
Elaboración R. Herrero	CENTRO AGRONOMO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA	1989

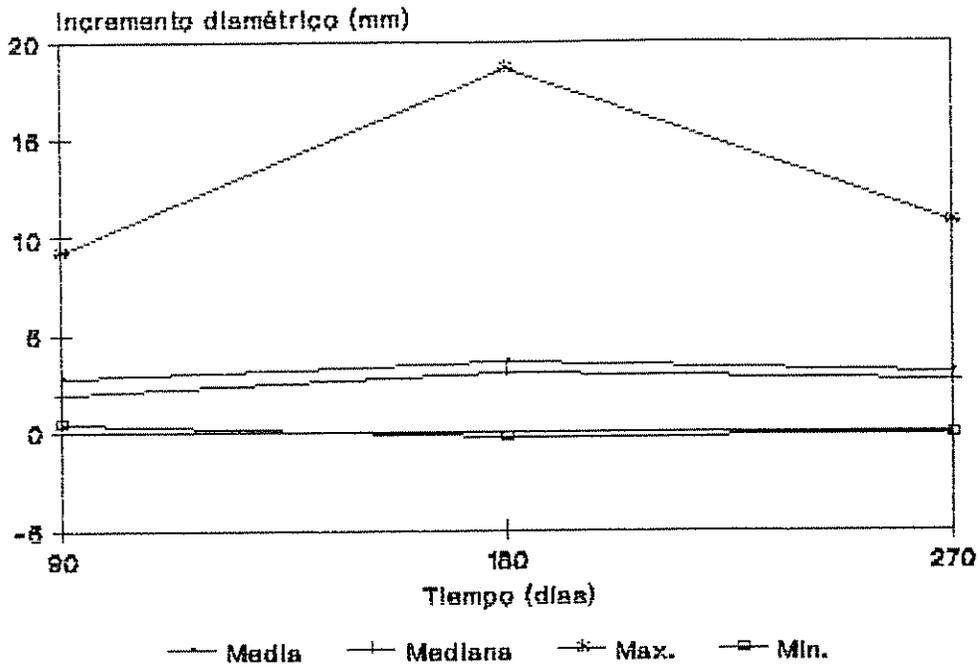


Figura 7A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie *Cecropia* spp., creciendo en claros del bosque primario.

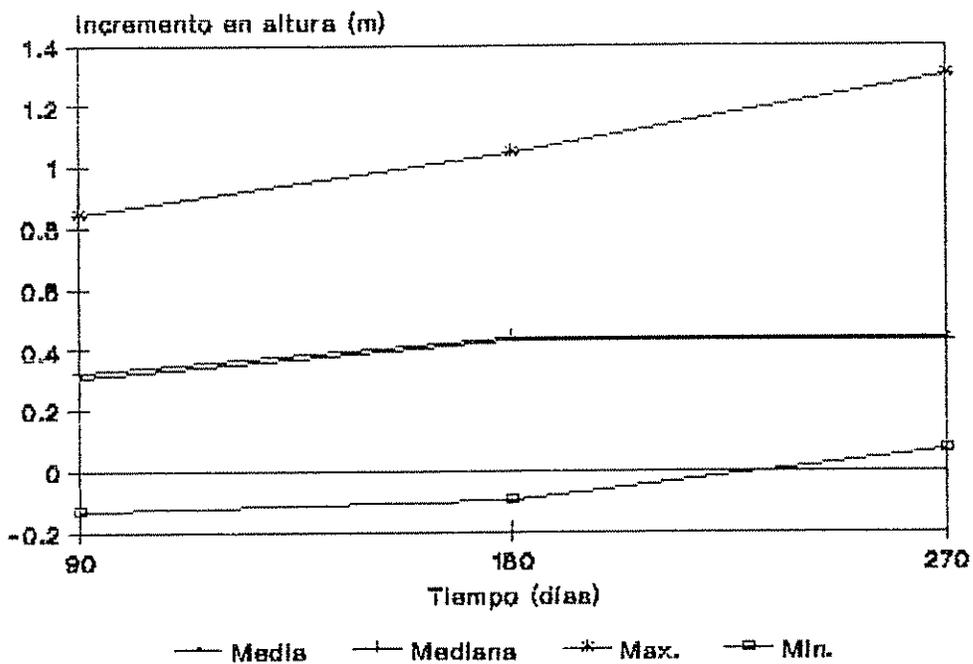


Figura 8A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie *Cecropia* spp., creciendo en claros del bosque primario.

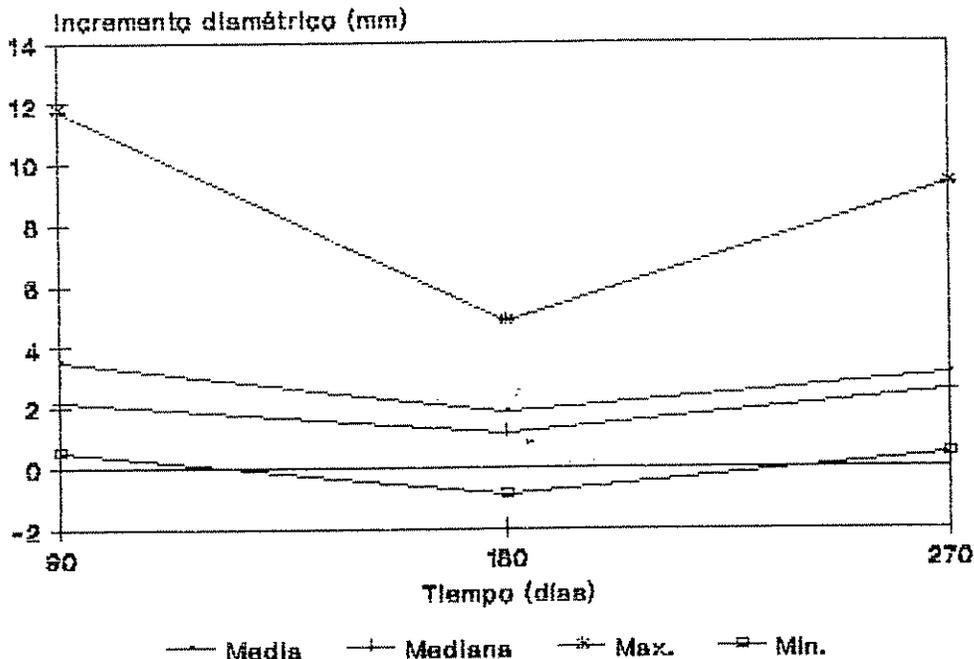


Figura 9A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie *Rollinia microsepala*, creciendo en claros del bosque primario.

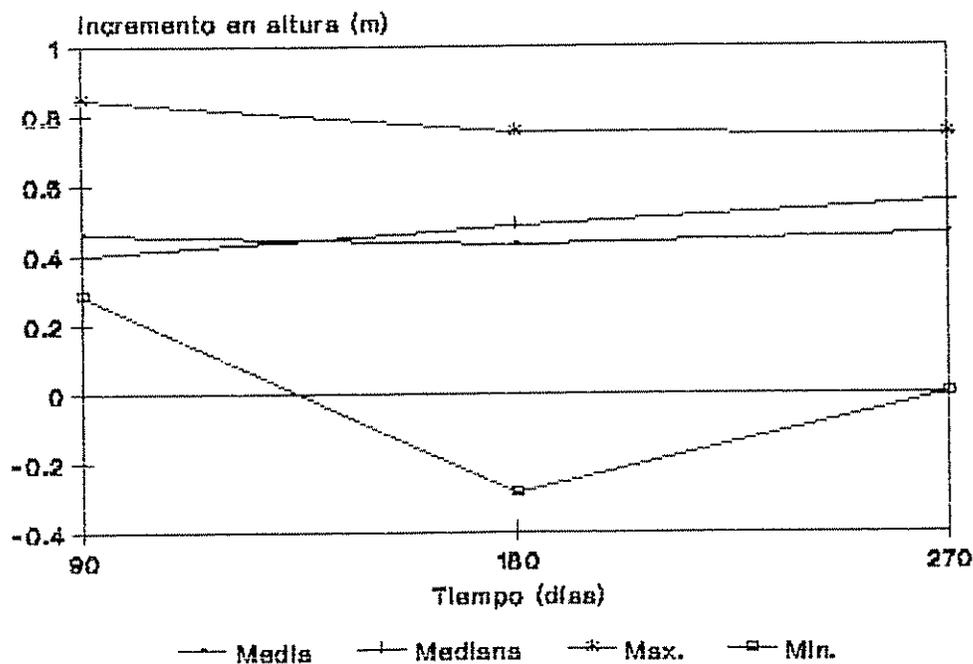


Figura 10A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie *Rollinia microsepala*, creciendo en claros del bosque primario.

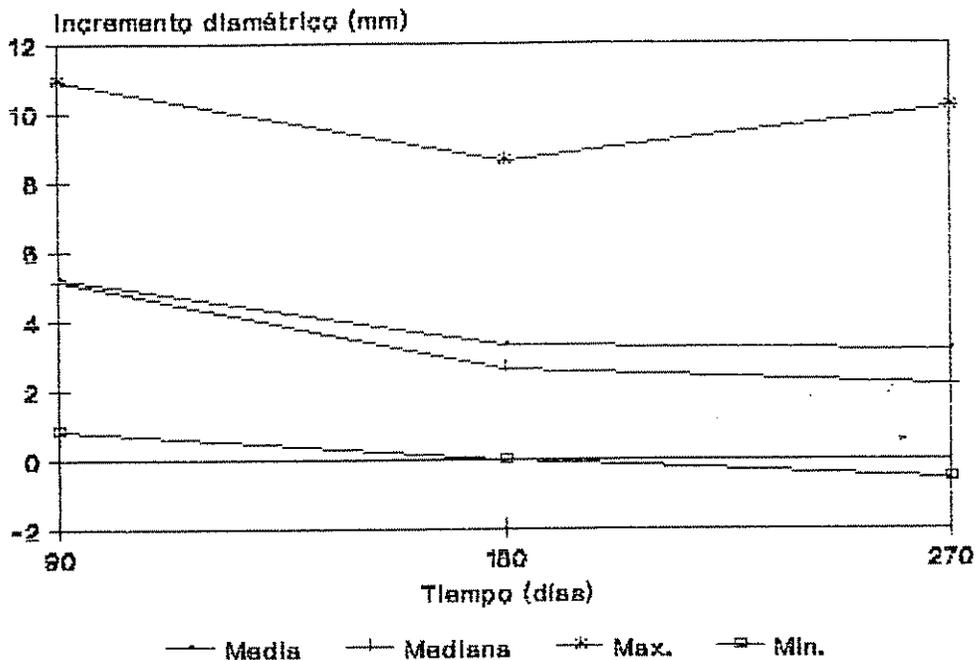


Figura 11A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Apeiba membranacea, creciendo en claros del bosque primario.

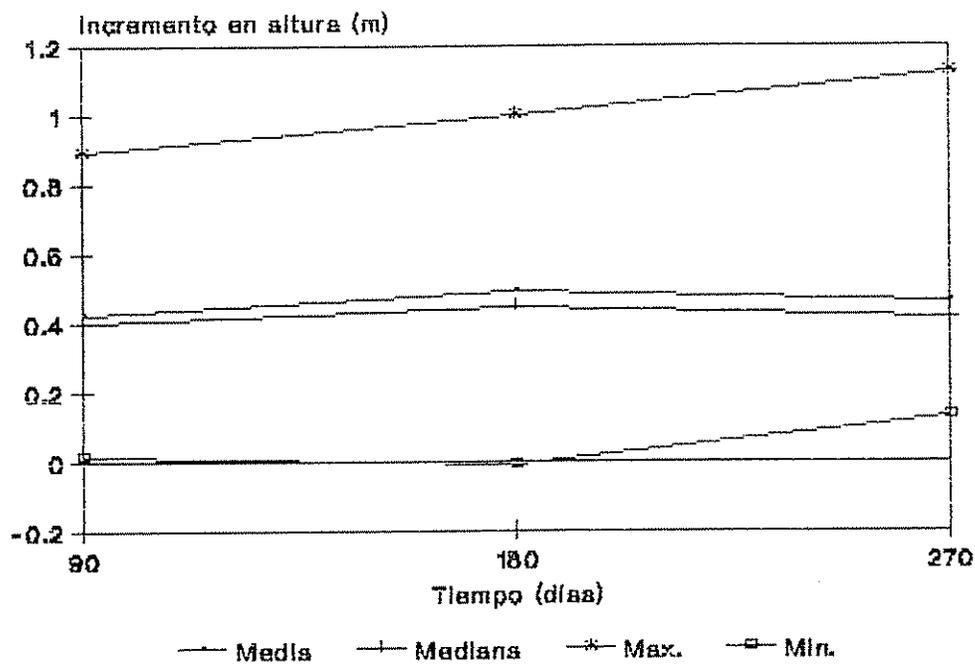


Figura 12A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie Apeiba membranacea, creciendo en claros del bosque primario.

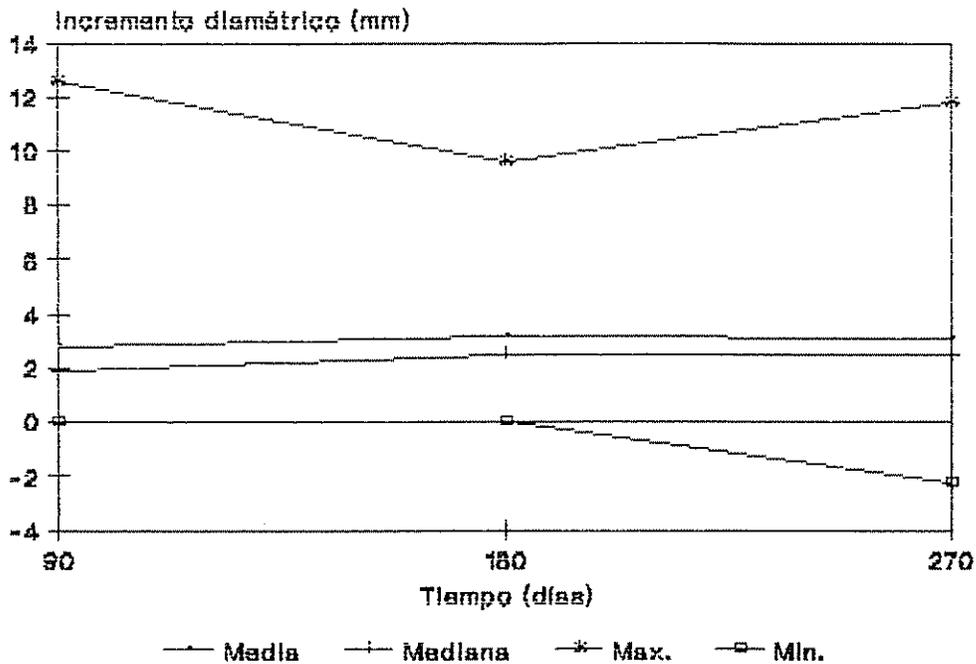


Figura 13A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie *Laetia procera*, creciendo en claros del bosque primario.

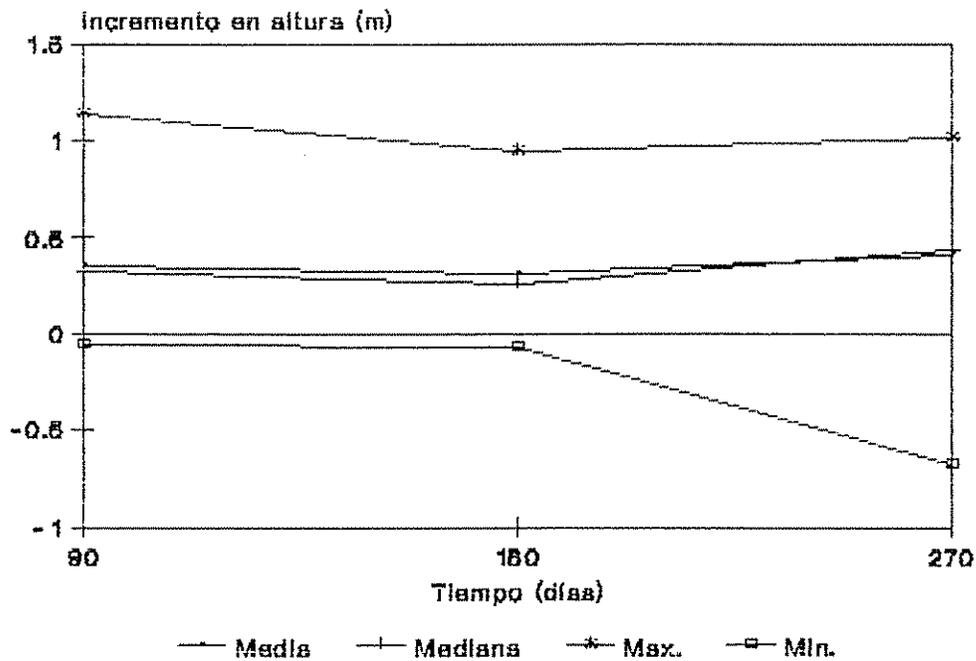


Figura 14A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 1 año de edad de la especie *Laetia procera*, creciendo en claros del bosque primario.

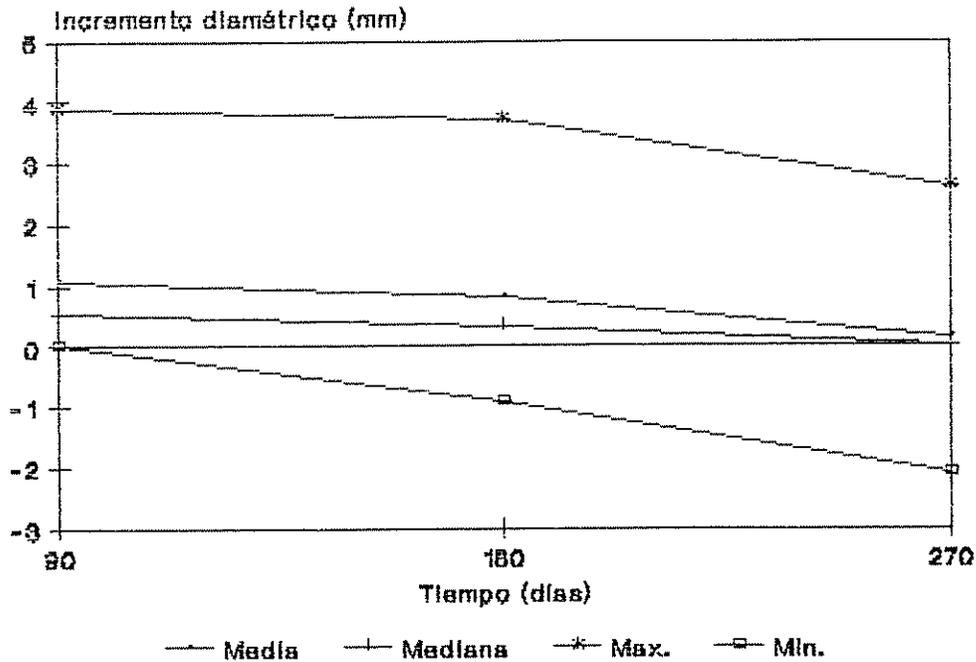


Figura 15A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie *Cecropia* spp., creciendo en claros del bosque primario.

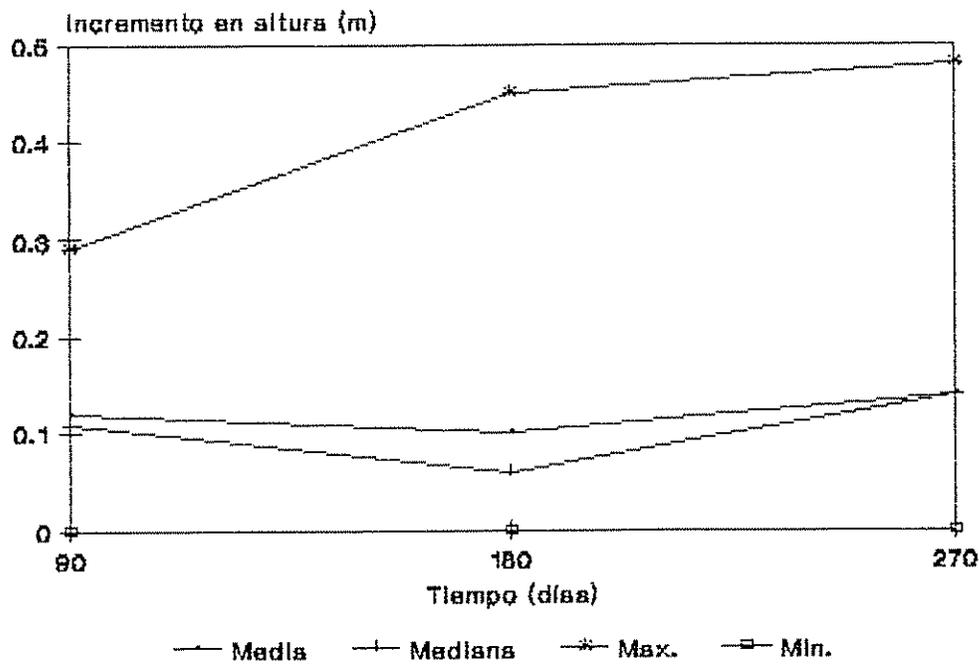


Figura 16A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie *Cecropia* spp., creciendo en claros del bosque primario.

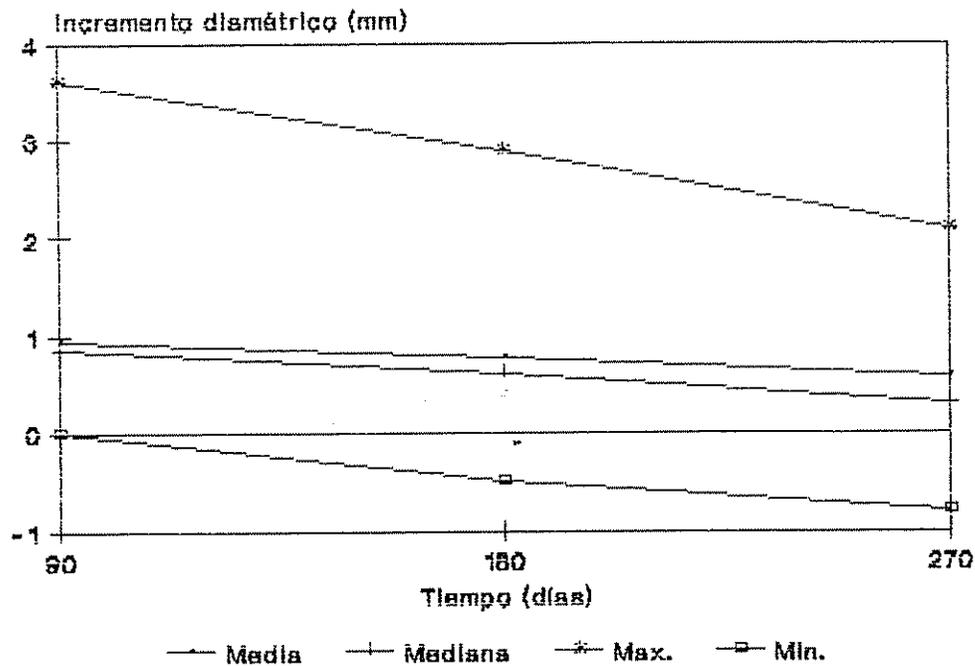


Figura 17A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie *Rollinia microsepala*, creciendo en claros del bosque primario.

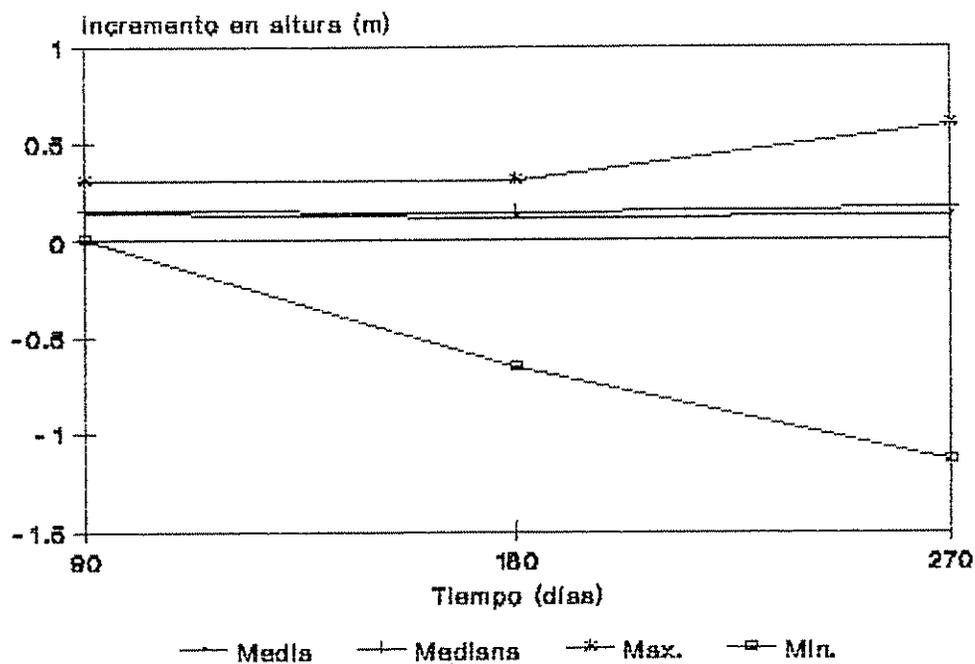


Figura 18A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un periodo de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie *Rollinia microsepala*, creciendo en claros del bosque primario.

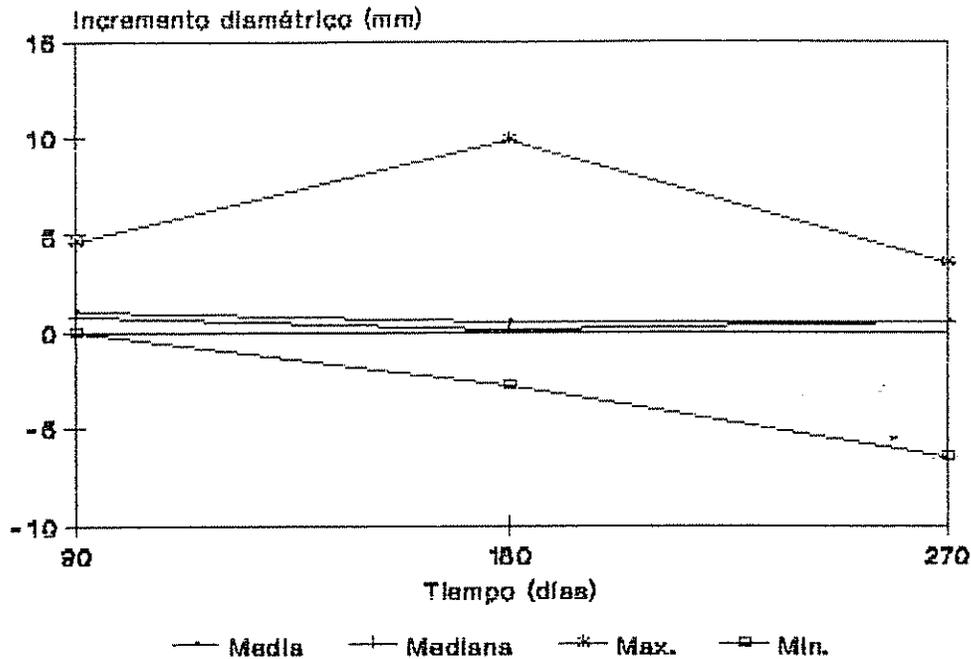


Figura 19A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie *Apeiba membranacea*, creciendo en claros del bosque primario.

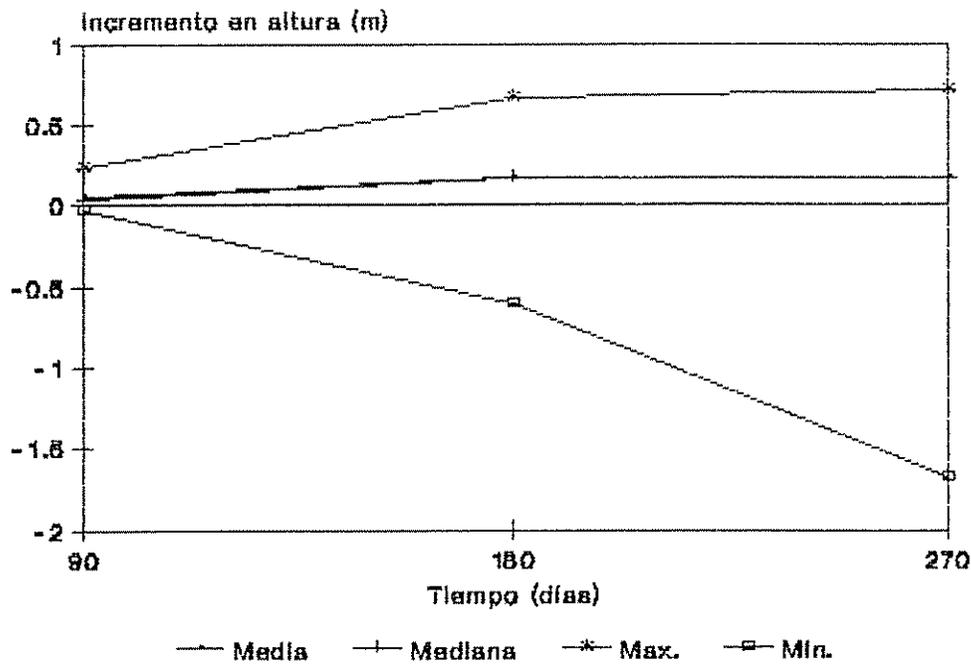


Figura 20A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie *Apeiba membranacea*, creciendo en claros del bosque primario.

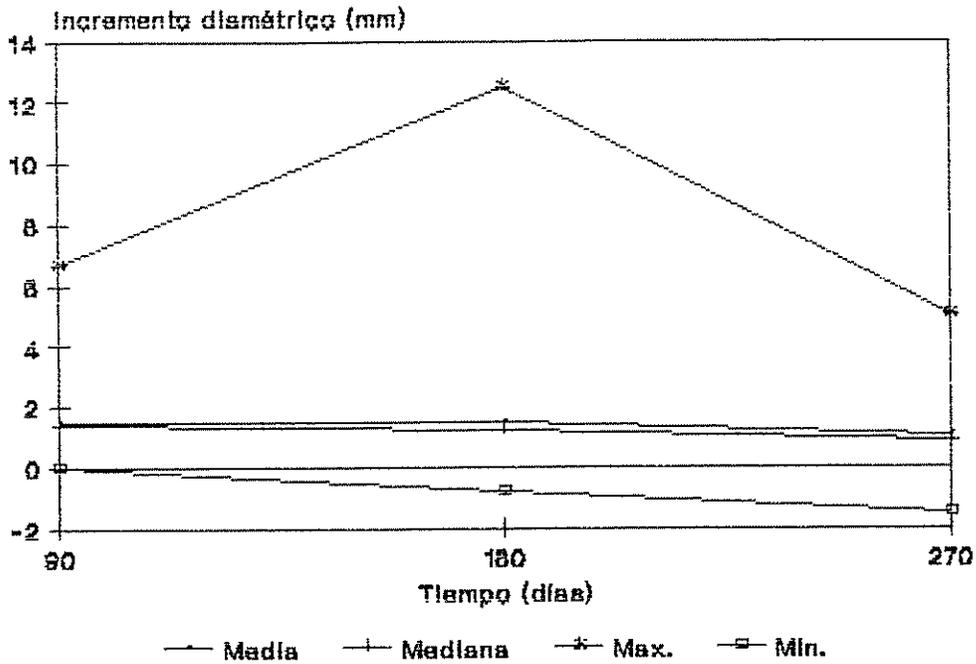


Figura 21A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en diámetro, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Laetia procera, creciendo en claros del bosque primario.

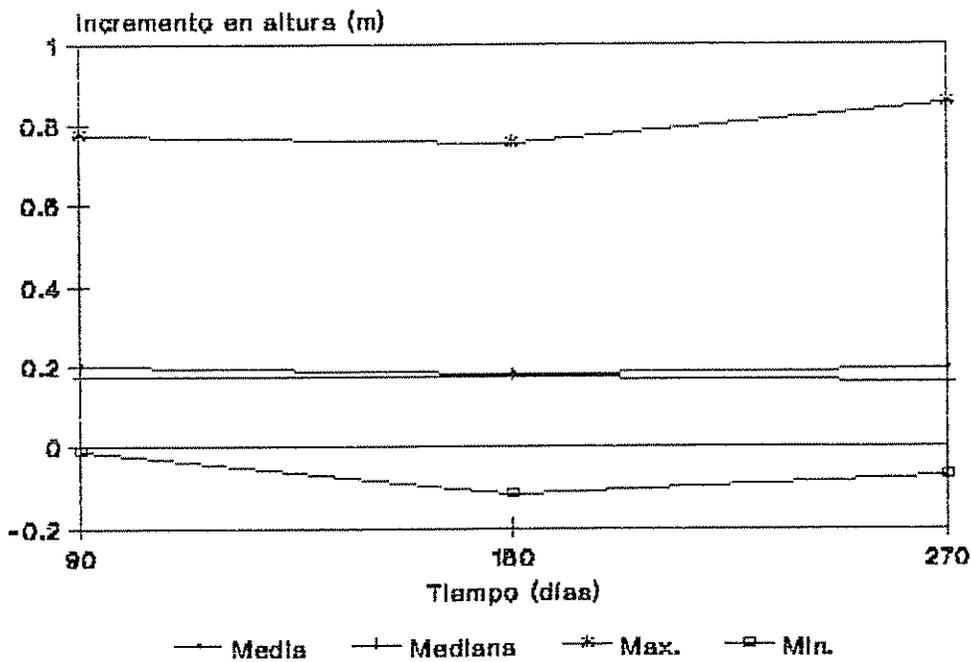


Figura 22A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos trimestrales en altura, durante un período de 9 meses, en brinzales de 2 años de edad de la especie Laetia procera, creciendo en claros del bosque primario.

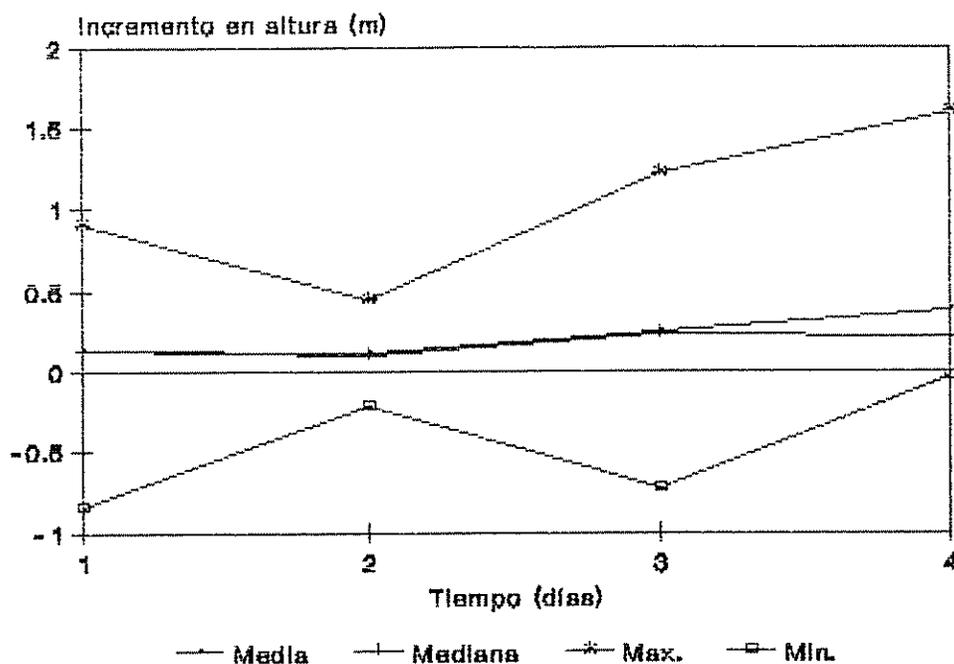


Figura 23A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en brinzales de la especie *Casearia arborea*, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

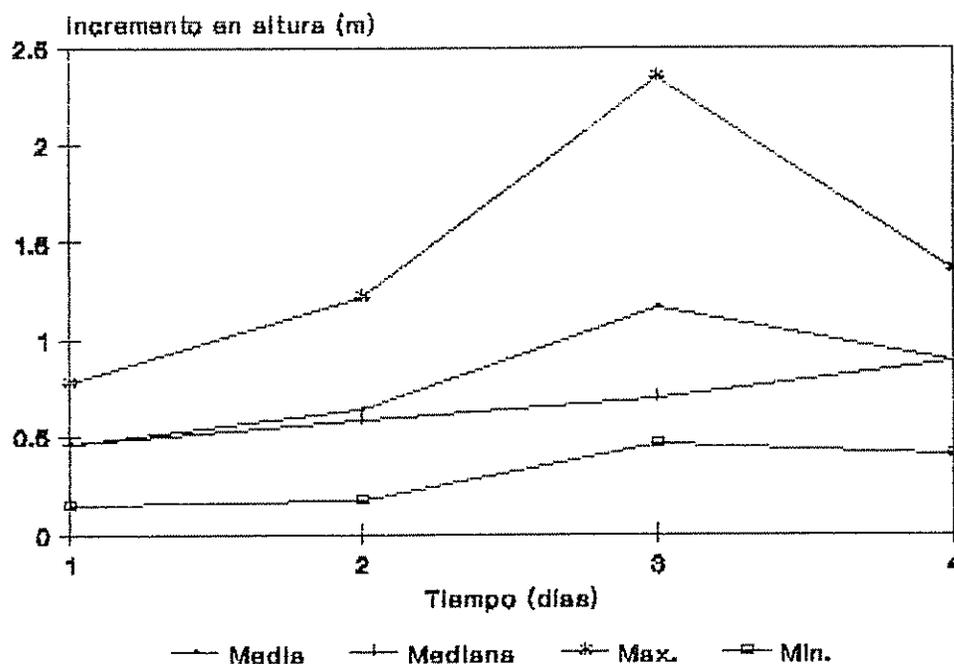


Figura 24A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en latifoliales de la especie *Casearia arborea*, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

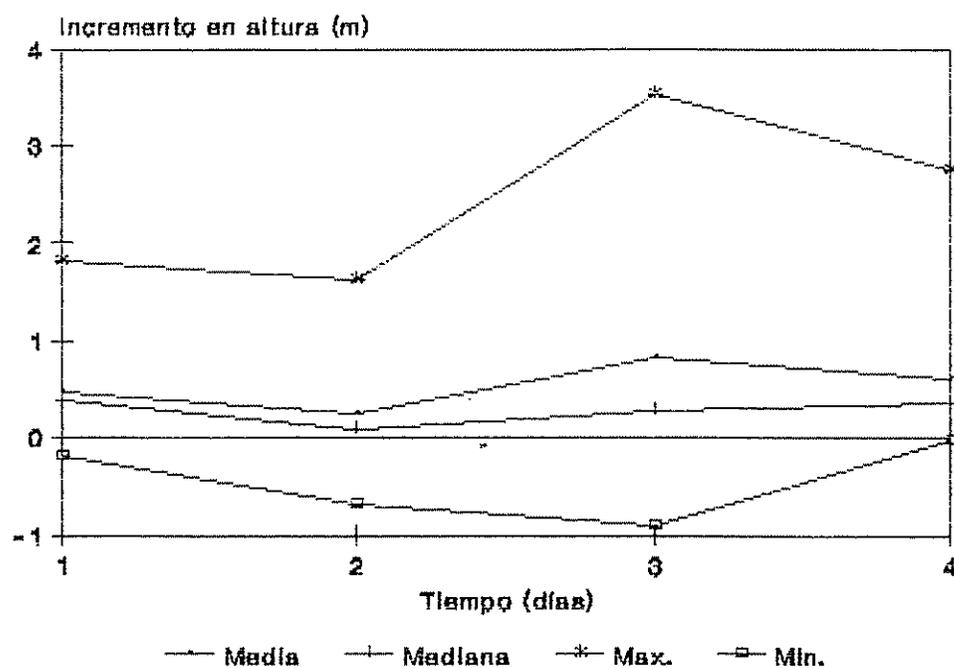


Figura 25A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en brinzales de la especie *Goethalsia meiantha*, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

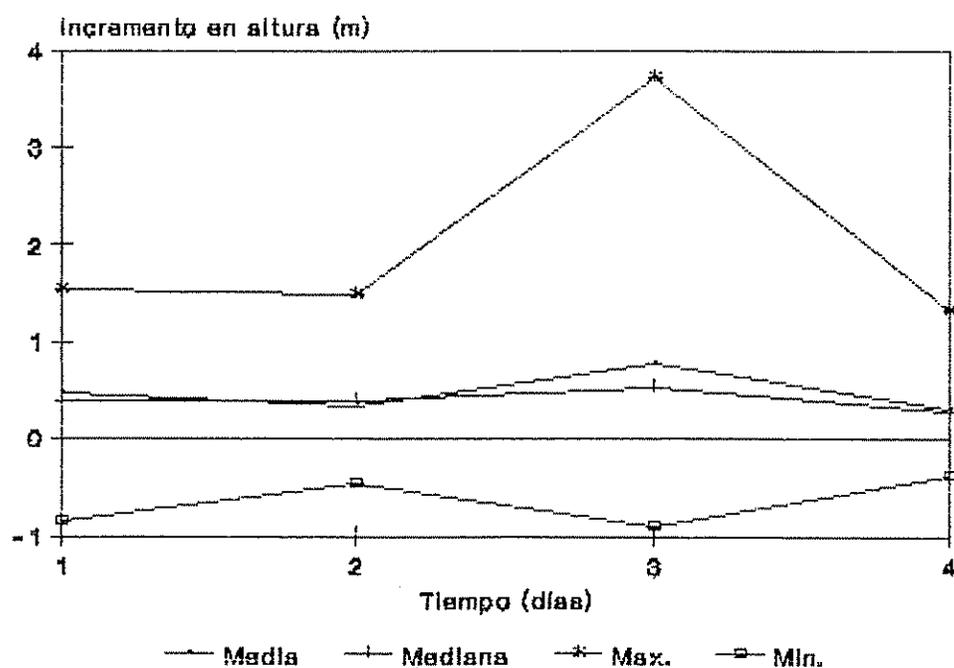


Figura 26A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en latizales de la especie *Goethalsia meiantha*, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

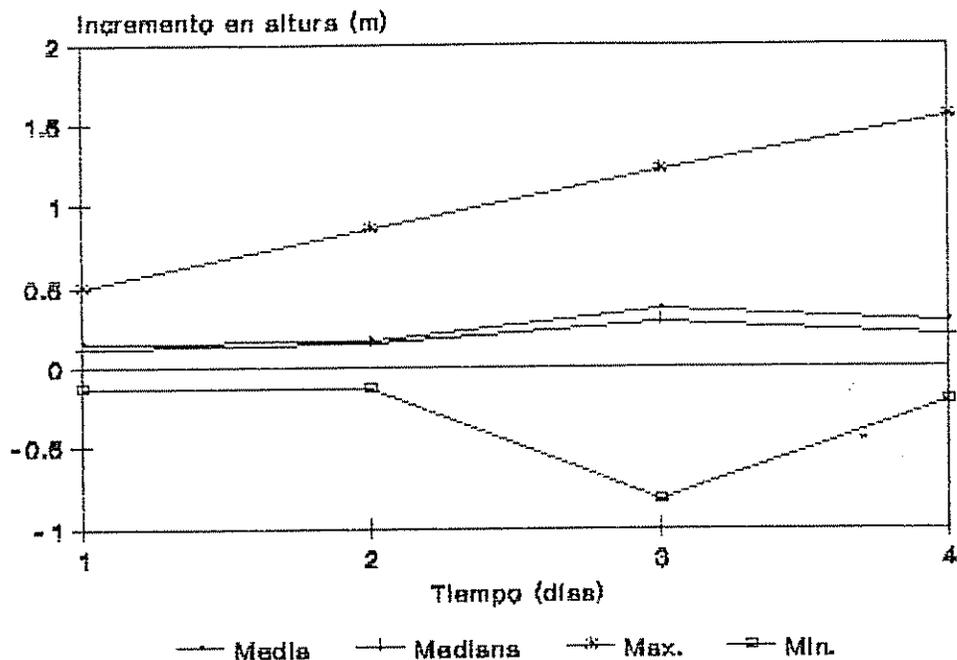


Figura 27A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un periodo de 4 años, en brinzales de la especie *Inga thibaudiana*, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

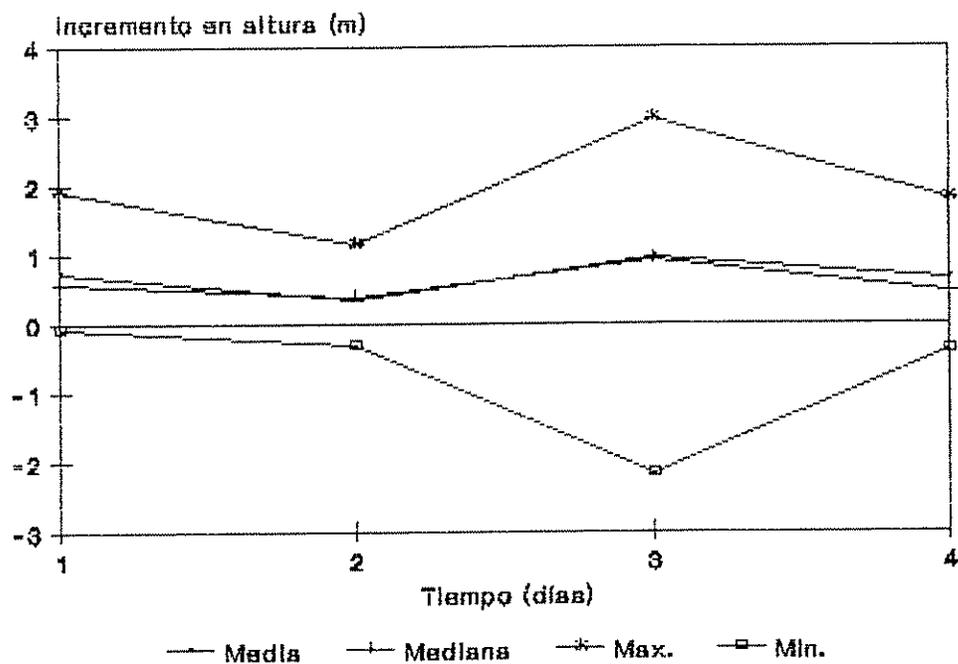


Figura 28A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un periodo de 4 años, en latizales de la especie *Inga thibaudiana*, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

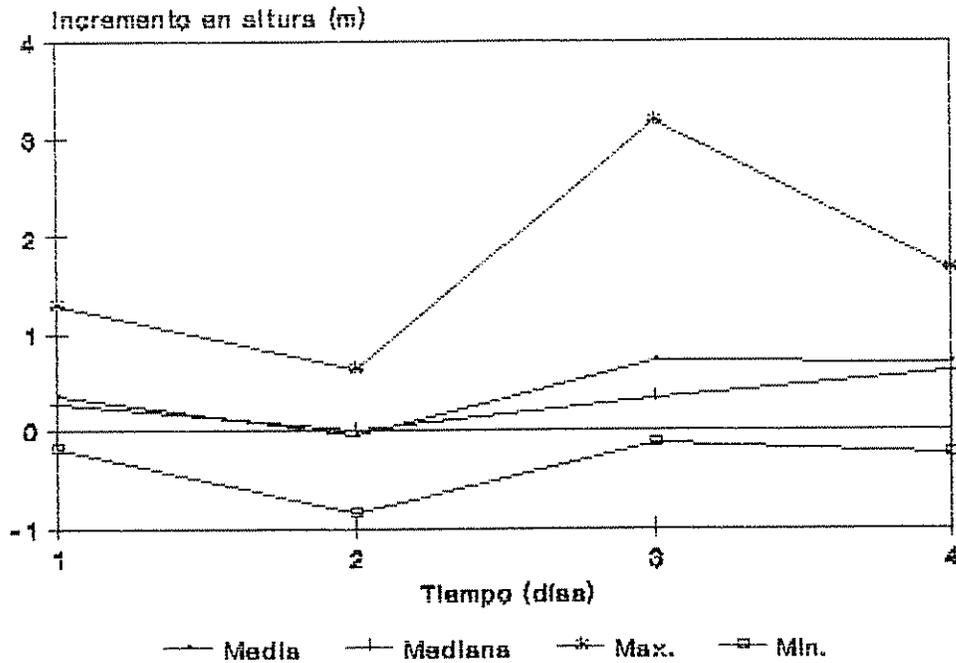


Figura 29A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en brinzales de la especie Rollinia microsepala, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.

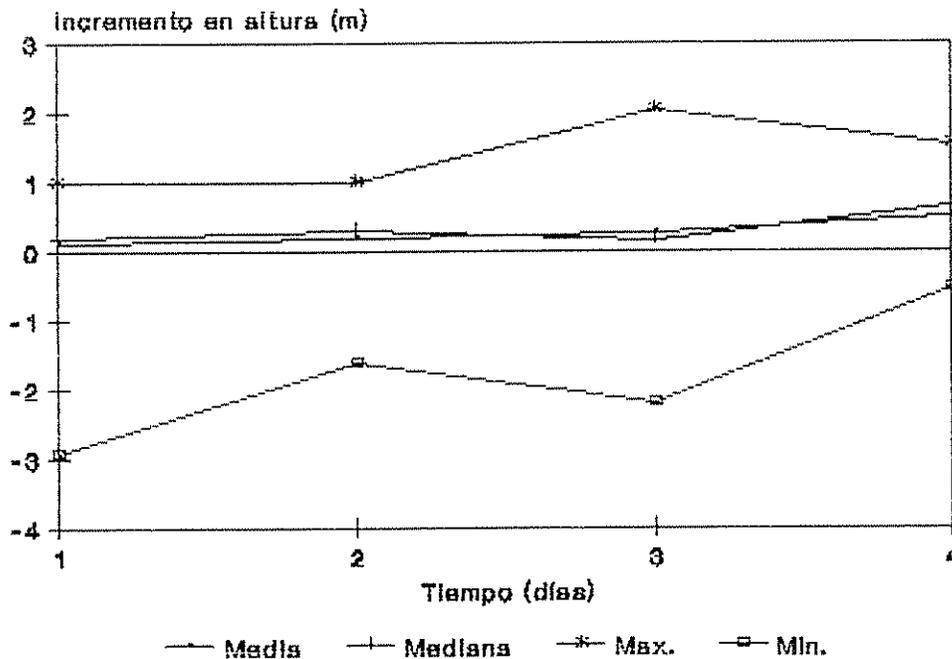


Figura 30A. Valores de medias, de medianas, máximos y mínimos de incrementos anuales en altura, durante un período de 4 años, en latifoliales de la especie Rollinia microsepala, creciendo en la segunda etapa de la sucesión secundaria.