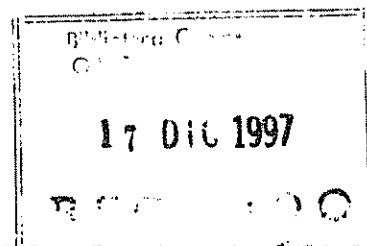


CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION

ESCUELA DE POSTGRADO



**ASIGNACION DE RECURSOS Y CARACTERISTICAS FOLIARES DE LA
REGENERACION DE 11 ESPECIES ARBOREAS DE DOSEL SUPERIOR DE UN
BOSQUE HUMEDO TROPICAL INTERVENIDO EN EL NORESTE DE COSTA RICA**

POR

ADRIANA ELIZABETH ORTIN VUJOVICH

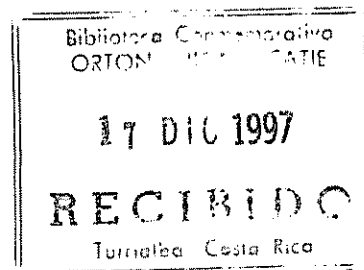


Turrialba, Costa Rica
1997

**CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y
ENSEÑANZA**

PROGRAMA DE ENSEÑANZA

AREA DE POSTGRADO



***ASIGNACION DE RECURSOS Y CARACTERISTICAS FOLIARES DE
LA REGENERACION DE 11 ESPECIES ARBOREAS DE DOSEL
SUPERIOR DE UN BOSQUE HUMEDO TROPICAL INTERVENIDO
DEL NORESTE DE COSTA RICA.***

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

MAGISTER SCIENTIAE

por

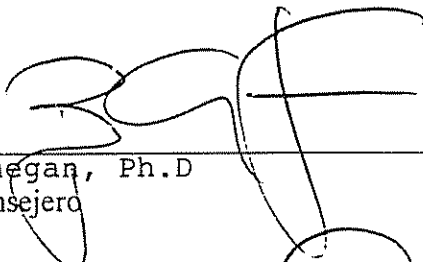
ADRIANA ELIZABETH ORTIN VUJOVICH

**CATIE
Turrialba, Costa Rica
1997**

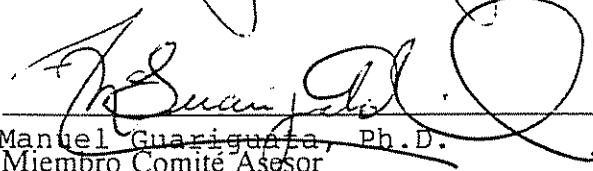
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Jefatura del Area de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:



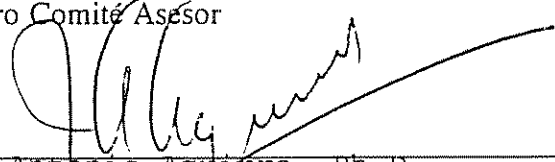
Bryan Finegan, Ph.D.
Profesor Consejero



Manuel Guariguata, Ph.D.
Miembro Comité Asesor



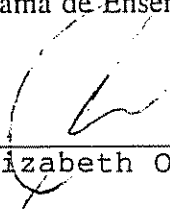
Marlen Camacho, M.Sc.
Miembro Comité Asesor



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



Markku Kanninen, Ph.D.
Director, Programa de Enseñanza



Adriana Elizabeth Ortín Vujovich
Candidato

AGRADECIMIENTOS

A Juan por su hermosa manera de compartir la vida. A mi familia y amigos por su apoyo constante, y el amor brindados.

Al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) que me permitió realizar los estudios de Postgrado y a su Oficina Regional para Centroamérica por la atención y apoyo recibidos.

A Bryan Finegan por su guía, la confianza otorgada y la paciencia.

A Manuel Guariguata y Marlen Camacho por las valiosas observaciones realizadas.

A Susu y Gerardo Habich por su calidez y exquisita amabilidad.

A todo el personal del Proyecto CATIE-COSUDE, que destacaron por su amabilidad y simpatía. A Lidiette, Grace, Jaime y Edwin que facilitaron todas las gestiones. Un gracias muy especial para el personal de campo sin cuyos conocimientos y disposición la tarea hubiera sido más difícil, en especial para Vicente, Marvin, Sergio y Boyner.

Al personal de los laboratorios de Análisis de Fertilidad de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas y de Nutrición Animal de CATIE por el apoyo brindados, la eficiencia y la rapidez en el procesamiento de las muestras.

ORTIN V., A.E. 1997. Asignación de recursos y características foliares de la regeneración de 11 especies arbóreas de dosel superior de un bosque húmedo tropical intervenido del noreste de Costa Rica. Tesis M.Sc., Turrialba, C.R., CATIE.

PALABRAS CLAVE: Costa Rica, bosque húmedo tropical, regeneración, características foliares, asignación de recursos, eficiencia, área específica foliar, nutrientes, dureza, lignina, fibra, taninos, herbivoría, producción de hojas, tolerantes, intolerantes, dependientes de claros.

RESUMEN

El presente trabajo buscó caracterizar brinzales y latizales de especies arbóreas del dosel superior de un bosque húmedo tropical del noreste de Costa Rica, que supuestamente pertenecen a distintos gremios ecológicos, en base a sus patrones de asignación de recursos, sus características foliares y su eficiencia en el uso de nutrientes.

Las especies consideradas en el estudio fueron *Croton smithianus*, *Apeiba membranacea*, *Rollinia microsepala*, *Laetia procera*, *Simarouba amara*, *Vochysia ferruginea*, *Qualea paraense*, *Calophyllum brasiliense*, *Pentaclethra macroloba*, *Tapirira guianensis* y *Virola sebifera* con dos clases de tamaño de regeneración y dos categorías de luz.

Las características foliares medidas fueron de tipo dinámicas (herbivoría y producción de hojas) y estáticas (área específica foliar, contenido de agua específico foliar, contenido de nutrientes en hojas verdes y hojarasca, dureza, taninos, fibra y lignina). También se estimó la biomasa relativa de hojas y la eficiencia en el uso de nutrientes.

Las variables se analizaron mediante comparaciones de a pares. Para dureza se utilizó la prueba de Tukey (entre las diferentes clases de tamaño e iluminación) y la de t (comparaciones entre especies), mientras que para las demás variables se utilizó en todos los casos la prueba U de Mann Whitney. Se realizó además un análisis de conglomerados (método Ward) con 11 de las variables y luego un discriminante canónico.

Las comparaciones de las diferentes clases de tamaño y de iluminación mostraron que las variables área específica foliar, el contenido de Mg y de taninos presentaron diferencias significativas en algunas especies para los individuos más pequeños y menos iluminados. En cambio el contenido de agua específico foliar, la dureza y el contenido de nitrógeno presentaron mayores valores para los individuos grandes y con una iluminación mayor.

Para las variables producción de hojas, área específica foliar, contenidos de P, N y K en hojas verdes y hojarasca, eficiencia de traslocación de N y P, dureza y

herbivoría, las comparaciones entre especies presentaron un patrón caracterizado por colocar en los extremos de los valores de cada variable un grupo de especies previamente clasificadas como intolerantes (*Croton*, *Apeiba* y *Rollinia*) y por el otro lado, *Calophyllum*, acompañado en algunos casos por *Pentaclethra*, *Qualea*, *Vochysia* y *Tapirira*. Para las demás variables se presentó un comportamiento mucho más difícil de interpretar en forma univariada.

El análisis de conglomerados formó tres grupos. El análisis discriminante canónico separó las especies más intolerantes (*Croton*, *Apeiba* y *Rollinia*) de las demás por el área foliar, contenido de P y K y a la asignación de biomasa relativa a hojas. Posteriormente separó las especies más tolerantes (*Calophyllum* y *Pentaclethra*) de las especies *Laetia*, *Tapirira*, *Vochysia*, *Virola*, *Qualea* y *Simarouba* por sus contenidos de lignina y fibra.

Se discute la agrupación de un grupo de especies como "dependientes de claros" o "generalistas", la asignación de gremios en individuos de regeneración y en adultos y los aportes de las clasificaciones cuantitativas al conocimiento de las especies.

ORTIN V., A. E. 1997. Assignment of foliar resources and foliar characteristics for the regeneration of eleven upper canopy arboreal species in a interfered tropical humid forest from the northeast of Costa Rica. Thesis M. Sc. Turrialba, C. R., CATIE.

Key Words: Costa Rica, tropical wet forest, regeneration, foliar characteristics, resource assignment, efficiency, specific leaf area, nutrients, toughness, lignin, fiber, tannins, herbivore, leaf production, tolerant, intolerant, clearing dependents.

SUMMARY

This study searched to characterize seedlings and saplings of upper canopy arboreal species, of a tropical wet forest from the northeast of Costa Rica, supposedly pertaining to different ecological associations, based on resource assignment patterns, foliar characteristics and its nutrient use efficiency.

The species considered in the study were *Croton smithianus*, *Apeiba membranacea*, *Rollinia microsepala*, *Laetia procera*, *Simarouba amara*, *Vochysia ferruginea*, *Qualea paraense*, *Calophyllum brasiliense*, *Pentaclethra maculoba*, *Tapirira guianensis* and *Virola sebifera* with two types of regeneration sizes and two illumination categories.

The measured foliar characteristics were of dynamic (herbivore and leaf production) and static type (specific leaf area, specific leaf water content, amount of nutrients in green and litterfall, toughness, tannins, fibers and lignin's). Relative leaf biomass was also considered and the nutrient use efficiency .

The variables were analyzed by pair comparisons. In order to determine toughness, the Tukey test (within the different types of sizes and illuminations) and T test (comparisons within species) were carried out; for the rest of the variables the Whitney Mann U Test was used. In addition, a conglomerate

analysis was carried out (Ward method) with 11 of the variables and then a canonic discriminant.

The comparisons between the different types of sizes and illumination, showed that the specific leaf area, the Mg content and tannins present significant differences in some species for the smaller and less illuminated individuals. On the other hand, specific leaf water content, toughness and nitrogen content present major values for the bigger and most illuminated individuals.

For leaf production, specific leaf area, P, N and K content in green leaves and litterfall, retranslocation of N and P, toughness and herbivore variables, the comparison between the species showed a characterized pattern: on the extremes of each variable a group of species previously classified as intolerant (*Croton*, *Apeiba* and *Rollinia*), on the other hand, *Calophyllum*, accompanied in some cases by *Pentaclethra*, *Qualea*, *Vochysia* and *Tapirira*. For the rest of the variables a much more difficult to interpret behavior was observed on an ununiformed pattern.

The conglomerated analysis formed three groups. The discriminant canonic analysis separated the most intolerant species (*Croton*, *Apeiba* and *Rollinia*) from the rest, because of specific leaf area, P and K content and the relative assignment of leaf biomass. Subsequently, it separated the most tolerant species (*Calophyllum*, and *Pentaclethra*) from *Laetia*, *Tapirira*, *Vochysia*, *Virola*, *Qualea* and *Simarouba*, because of fiber and lignin content.

The grouping of a "clearing dependent" or "generalist" specie group, the assignment of regeneration adults and individual associations, and the contribution of qualitative classifications to specie knowledge were discussed.

INDICE DE CONTENIDO

1. INTRODUCCION	1
2. OBJETIVO GENERAL	2
3. OBJETIVOS ESPECIFICOS	2
4. HIPOTESIS	3
5. REVISION DE LITERATURA	3
5.1. Características foliares	3
5.1.1. Clasificación.....	3
5.1.2. Características foliares y grupos ecológicos	4
5.2. Clasificaciones previas en base a características foliares	15
6. METODOLOGIA	16
6.1. Descripción del área de estudio.....	16
6.2. Definición de la población	18
6.3. Características dinámicas	22
6.3.1. Herbivoría	22
6.3.2. Producción de hojas	23
6.4. Características estáticas.....	24
6.4.1. Area específica foliar y contenido de agua específico foliar.....	25
6.4.2. Dureza	26
6.4.3. Taninos, lignina y fibras.....	26
6.4.4. Contenido de nutrientes de hojarasca y hojas	27
6.4.5. Eficiencia	28
6.4.6. Biomasa relativa de hojas.....	28
6.5. Análisis de datos	29
7. RESULTADOS	31
7.1. Efecto de la iluminación y el tamaño sobre las características foliares.....	31
7.2. Características foliares en especies de diferentes historias de vida	39
7.2.1. Biomasa relativa de hojas.....	39
7.2.2. Producción de Hojas	40
7.2.3. Area Especifica Foliar y Contenido de Agua Especifico Foliar.....	42
7.2.4. Contenido de Nutrientes en Hojas Verdes	44
7.2.5. Contenido de Nutrientes en Hojarasca	51
7.2.6. Eficiencia de traslocación de nutrientes	55
7.2.7. Dureza	58
7.2.8. Taninos.....	59
7.2.9. Fibras y Lignina	61
7.2.10. Herbivoría	63
7.3. Clasificación de Especies en base a las características foliares.....	65
8. DISCUSION	70
8.1. Efectos de la iluminación y de las clases de tamaño	70
8.2. Las características foliares y los gremios ecológicos	71
9. CONCLUSIONES	75
ANEXOS	83

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1: Características defensivas de diferentes especies en un bosque tropical húmedo en Barro Colorado, Panamá. Los datos son extraídos de Coley (1983).....	12
Cuadro 2. Especies tomadas en cuenta en el censo preliminar, nombres comunes, familias y gremios ecológicos caracterizados por Díaz (1995).....	19
Cuadro 3 : Categorías de luz definidas por Dawkins y Field (1978, citados por Clark y Clark, 1992) y modificadas por Clark y Clark (1992).....	20
Cuadro 4. Número de individuos por especie, clases de regeneración y categorías de iluminación que forman la población base para el presente estudio.....	21
Cuadro 5. Categorías de daño utilizadas en la evaluación de herbivoría.....	22
Cuadro 6. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Biomasa Relativa de Hojas (% peso total partes aéreas). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	40
Cuadro 7. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Producción de Hojas (hojas/día). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	41
Cuadro 8. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), número de individuos donde se tomó la muestra, tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Area Especifica Foliar (cm^2/g). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	42
Cuadro 9. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), número de individuos de los que se tomó la muestra, tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Agua Especifico Foliar(g/m^2). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	43
Cuadro 10. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Nitrógeno Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	45
Cuadro 11. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Fósforo Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	47
Cuadro 12. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Potasio Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	48
Cuadro 13. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Calcio Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	49
Cuadro 14. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Magnesio Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	50
Cuadro 15. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Nitrógeno en Hojarasca (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	51

Cuadro 16. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Fósforo en Hojarasca (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	52
Cuadro 17. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Potasio en Hojarasca (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	53
Cuadro 18. Tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Calcio en Hojarasca (% peso).	54
Cuadro 19. Tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Magnesio en Hojarasca (% peso).	54
Cuadro 20. Tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Eficiencia de Traslocación de Nitrógeno (%).	56
Cuadro 21. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Eficiencia de Traslocación de Fósforo (%). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	56
Cuadro 22. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Pruebas t, $p < 0.05$), número de individuos de donde proviene la muestra, tamaño de la muestra, media (\pm SD) para la variable Dureza (en Newtons). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	58
Cuadro 23. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Taninos (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	60
Cuadro 24. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Lignina (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	61
Cuadro 25. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Fibras (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	62
Cuadro 26. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Herbivoría. Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.....	64
Cuadro 27. Resultados del procedimiento jerárquico aglomerativo por el método Ward. Especies, grupo al que fue asignado, frecuencia y porcentaje del total por grupo.....	66
Cuadro 28. Correlaciones de las variables originales con las variables canónicas CAN1 y CAN2.....	67
Cuadro 29. Clasificaciones cualitativas y cuantitativas en gremios ecológicos.....	74

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Medianas de Area Especifica Foliar para 9 especies en dos categorías de luz, CI1 (luz baja, barras llenas) y CI2 (luz alta, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).....	32
Figura 2. Medianas de Area Especifica Foliar (cm^2/g) para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).....	32
Figura 3. Medianas de Contenido de Agua Especifico Foliar (g/m^2) para 9 especies en dos categorías de luz, CI1 (luz baja, barras llenas) y CI2 (luz alta, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).....	33
Figura 4. Medianas del Contenido de Agua Especifico Foliar (g/m^2) para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).....	34
Figura 5. Medianas de contenido de Magnesio (% de peso) en hojarasca para 8 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).....	35
Figura 6. Medianas de contenido de Magnesio (% de peso) en hojas verdes para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).....	36
Figura 7. Medianas de contenido de Nitrógeno (% de peso) en hojas verdes para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).....	36
Figura 8. Medias de Dureza (Newtons) para 8 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (ANOVA, Prueba de Tukey, $p < 0,05$).....	37
Figura 9. Medias de Dureza (Newtons) para 8 especies en dos categorías de luz, CI1 (luz baja, barras llenas) y CI2 (luz alta, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (ANOVA, Prueba de Tukey, $p < 0,05$).....	38
Figura 10. Medianas de contenido de Taninos (% peso) para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).....	39
Figura 11 . Proyección de los grupos conformados sobre los dos primeros ejes del análisis discriminante canónico.....	68

1. INTRODUCCION

En los últimos años, los esfuerzos de investigación de los patrones de regeneración de las especies arbóreas en bosques tropicales húmedos se ha concentrado en conocer la influencia de uno de los factores mas importantes - la luz - , en la sobrevivencia, distribución y crecimiento. Más aún, tomando en cuenta que los árboles juegan un papel preponderante en la distribución de otras especies y que, hasta ahora, son los elementos económicos de mayor relevancia dentro del bosque, es que la gran cantidad de literatura versa sobre estos.

Sin embargo, los componentes de la dinámica del bosque y de su distribución no se explican totalmente por la disponibilidad de luz.

Una de las formas de entender la abundancia y distribución de las plantas es estudiando sus respuestas fisiológicas al ambiente. Según Fetcher *et al.* (1994) los caminos hacia este entendimiento pasan a través del estudio de los patrones de uso y asignación de recursos de individuos en su ambiente.

El comportamiento de las diferentes especies a sus ambientes y las características inherentes a estos, sobre todo con respecto a las especies arbóreas, son insumos importantes de las actividades de manejo, especialmente en los complejos y biodiversos bosques tropicales. Más aun, una de las etapas más frágiles y de mayor importancia es la de la regeneración.

Algunos autores mencionan la carencia que existe en el conocimiento de los diferentes aspectos de la fisiología y morfología de las especies tropicales asociadas a su reproducción, sobrevivencia y crecimiento (Grubb 1995 ; Medina 1995 ; Gomez-Pompa y Burley 1991), como una base donde asentar las actividades de manejo de bosques.

Por otra parte, Grubb (1995) menciona que no se conocen las bases sólidas para entender el rol de la nutrición mineral en la diversidad de los arboles de bosques de los trópicos.

2. OBJETIVO GENERAL

Caracterizar brinzales y latizales de 11 especies arbóreas de dosel superior, que supuestamente pertenecen a distintos gremios ecológicos, en base a sus patrones de asignación de recursos, sus características foliares y su eficiencia en el uso de nutrientes.

3. OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Determinar, para cada especie, la asignación de recursos, en términos de biomasa relativa de hojas , en dos diferentes etapas de desarrollo de individuos de regeneración.
2. Determinar las características foliares estáticas (peso específico y área específica foliares, contenido de nutrientes, compuestos secundarios, dureza,) y dinámicas (longevidad de hojas y grado de herbivoría) de individuos de dos tamaños de regeneración de cada especie, bajo condiciones de iluminación alta e iluminación baja.
3. Evaluar la eficiencia en la utilización de nutrientes de las especies.

4. Poner a prueba clasificaciones ecológicas existentes de las especies de estudio, a través de diferentes estrategias de análisis multivariado utilizando los parámetros anteriores.

4. HIPOTESIS

Especies con diferentes características de historia de vida difieren en sus requerimientos por, y su asignación a sus diferentes órganos de, los recursos; dichas diferencias están relacionadas a, y a la vez repercuten sobre, sus características foliares.

5. REVISION DE LITERATURA

5.1. *Características foliares*

5.1.1. Clasificación

Muchas son las características foliares que se han estudiado en bosques tropicales, buscando incorporar conocimientos sobre el comportamiento de las especies y las relaciones entre estas características y la fisiología de la planta.

Entre las características foliares podemos diferenciar entre características estáticas (aquellas que no están asociadas con el paso del tiempo) y dinámicas (las que necesariamente para su estimación debe transcurrir un período).

Entre las características más conocidas podemos citar (Evans, 1972 ; Bazzaz y Pickett, 1980)

- área específica foliar (AEF; relación entre el área foliar y su biomasa seca, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
- peso específico foliar (PEF, peso seco de hojas / área foliar , g.m^{-2} , en forma práctica es la inversa de la AEF)
- contenido específico de agua foliar (CAEF, peso de hojas totalmente saturadas- peso seco de hojas / área foliar, g.m^{-2}).
- contenido de nutrientes (especialmente N, P y K)
- eficiencia en el uso de nutrientes
- contenido de compuestos secundarios (taninos)
- otros compuestos foliares (fibras y lignina)
- dureza
- producción de hojas
- herbivoría

5.1.2. Características foliares y grupos ecológicos

Existe una relativamente extensa literatura sobre características foliares de especies tropicales. Un gran esfuerzo de investigación se ha centrado en el reconocimiento de rasgos asociados a ambientes de sol o de sombra, y también a características que puedan relacionarse a especies pioneras (intolerantes) o aquellas tolerantes a la sombra.

Un esfuerzo interesante es el de Bongers y Popma (1988a) quienes establecen la importancia del estudio de las diferencias de los rasgos en hábitats sombreados y expuestos para estimar la probabilidad que el estado y la plasticidad fenotípica de

un rasgo foliar provenga de una adaptación a esas condiciones del ambiente. Agregan varias posibilidades a este respecto:

- 1) Si en un sitio la diferencia de rasgos entre especies entre los mencionados ambientes es significativo en un gran rango taxonómico, puede sugerirse que la variación en el rasgo es de convergencia evolutiva. Por lo tanto, el rasgo puede reflejar una adaptación al ambiente.
- 2) Los rasgos que muestran una gran variación debida a diferencias del ambiente pueden asumirse como mas críticas con respecto al funcionamiento de la hoja en esos ambientes.
- 3) Si la variación de un rasgo entre especies es menor en uno de los ambientes, puede asumirse que ese rasgo es crítico para el funcionamiento de la hoja en ese ambiente.
- 4) Si un cierto rasgo foliar (tomando sólo hojas de sombra o de sol) asociado con un rango de especies cambia de un ambiente a otro, y los rasgos asociados también cambian, es probable que sean rasgos adaptativos.

Bongers y Popma (1988a) sintetizan en las siguientes características las expresiones de varios autores: para una misma especie o individuo, las hojas de sol tienen un área superficial foliar menor, un alto peso específico foliar, altas concentraciones de nutrientes sobre la base del área, y un menor grosor de la lámina.

Los rasgos que se incrementan de hojas de sol a las de sombra son: K/peso, área foliar, P/peso y N/peso. Entre los que decrecen están: peso específico foliar, N/área, P/área y el contenido específico foliar de agua. Las varianzas en área

foliar, y K/peso son mayores dentro de hojas de sombra mientras que la varianza en PEF y N/área son mayores en hojas de sol (Bongers y Popma 1988a)

Analizando las variaciones encontradas dentro y entre especies en diferentes ambientes, y tomando en cuenta los argumentos mencionados, Bongers y Popma (1988a) encontraron cuatro rasgos donde la probabilidad de la variación encontrada tiene una significancia adaptativa relativamente alta. Estos rasgos son: área foliar, PEF, K/peso y N/área. Concluyen que una reducción del área foliar y de la relación K/peso son probablemente adaptaciones a ambientes soleados, y la reducción de PEF y N/área a ambientes sombreados.

Dentro de esta línea, las especies dependientes de claros tienen un mayor PEF, hojas más gruesas y mayores concentraciones de N,P y K por unidad de área foliar que los otros grupos y son capaces de mayores tasas de fotosíntesis máxima (Popma *et al.* 1988).

El estudio de Fetcher *et al.* (1987) apoya estas consideraciones ya que encontró que el peso específico foliar de las especies tempranas de la sucesión que crecieron en sombra fue menor que para las especies tolerantes a la sombra. Sin embargo en insolación total, la diferencia entre los dos grupos fue menor. También menciona que no parece existir una asociación entre la capacidad de ajuste de las tasas fotosintéticas máximas y el grado de tolerancia a la sombra.

Sin embargo, en un estudio de 2 especies de árboles de dosel y 2 arbustos del sotobosque en un bosque tropical húmedo semi-perennifolio en la isla de Barro Colorado, Panamá, Rundel y Becker (1987) encontraron que los pesos específicos foliares eran similares en todas las especies. Las hojas de las especies de árboles que se desarrollaban en el sotobosque fueron por lo menos dos veces más grandes que aquellas, de las mismas especies, que se desarrollaban en el dosel, aunque el peso específico de las primeras fue menor.

No encontraron tampoco diferencias significativas en el contenido de nutrientes de las hojas del dosel y de sotobosque para todas las especies estudiadas.

Especies tolerantes presentan además un área foliar mayor (Oberbauer *et al.* 1989) que muchas veces están acompañadas por ramificaciones más grandes y relativamente más diámetro que las especies intolerantes. Sin embargo, Bazzaz y Pickett (1980) comparando entre especies pioneras y las tolerantes mencionan que las hojas de las pioneras son grandes mientras que las de dosel son pequeñas.

Existe escasa información sobre características foliares estáticas de las especies objeto del presente estudio. Podemos mencionar el trabajo de Oberbauer y Donnelly (1986) quienes estimaron el AEF de 6 especies de árboles tropicales, como parte de un estudio de crecimientos en comparación con *Helianthus annuus*. *Pentaclethra macroloba* obtuvo el menor valor (151 m²/g) entre las especies.

Bongers y Popma (1988a) encuentran que el área foliar correlaciona positivamente con el contenido de agua específico foliar y con las relaciones de nitrógeno, fósforo y potasio con el peso. El peso específico foliar (g.m⁻²) se correlaciona positivamente con las relaciones entre nutrientes (N,P y K) y el área foliar, pero no con el peso foliar.

Reich *et al.* (1995) estudiaron el área específica foliar y los contenidos de nutrientes en especies de diferentes etapas sucesionales en San Carlos de Río Negro, Venezuela. Encontraron que el área específica foliar y las concentraciones foliares de calcio y magnesio fueron mayores en las especies de sucesión temprana y menores en especies comunes en etapas tardías de la sucesión. A pesar que las concentraciones de fósforo y nitrógeno fueron mayores

en las especies de sucesión temprana, las diferencias con las otras especies (de sucesión tardía) no fueron significativas.

De los resultados de varios autores Lambers y Poorter (1992) afirman que las especies de rápido crecimiento tienen una mayor concentración de nitrógeno total y orgánico por unidad de peso seco que las especies de lento crecimiento. Esto es debido en parte a la alta inversión en hojas y también a la gran concentración de nitrógeno en todas los órganos vegetativos.

Por otra parte, el fósforo inorgánico especialmente, se acumula en mayor cantidad en las especies de rápido crecimiento, aunque existen datos contradictorios. Otras generalizaciones de los mismos autores muestran que las especies de lento crecimiento contienen mas componentes de pared celular (como lignina y hemicelulosa) y contienen menores cantidades de agua en hojas, tallos y raíces.

De los estudios de los nutrientes foliares, la eficiencia en la utilización de los nutrientes ha llamado la atención en el intento de clasificar las especies. Se define a la eficiencia en la utilización de nutrientes (NUE) como la razón entre la producción de materia orgánica y la cantidad de nutrientes tomados por la planta durante un determinado período (Medina 1995, Chapin 1980), aunque algunos autores consideran que puede estimarse como la razón entre la materia orgánica acumulada y el contenido total de nutrientes (la inversa de la concentración de nutrientes) (Medina 1995).

También se considera como la capacidad de fijar carbón por unidad de nutriente o por la reabsorción de nutrientes de partes senescentes de las plantas (Vitousek 1984). Vitousek (1982, 1984) ha utilizado como un índice de la eficiencia la razón entre la masa seca de la hojarasca sobre su contenido de nutrientes.

La eficiencia en el uso de nutrientes puede ser una adaptación a condiciones de stress de nutrientes como lo ha sugerido Chapin (1980) aunque afectada por muchos procesos. En este sentido, el autor menciona que especies de crecimiento lento de hábitats infértiles responden al stress de nutrientes a través del mantenimiento de altas concentraciones de nutrientes en tejidos, en parte por "luxury consumption" (acumulación de nutrientes sin ser utilizados por las plantas), o por una reducida tasa de crecimiento y no muestran síntomas marcados de deficiencia de macroelementos. A bajas disponibilidades, las especies de rápido crecimiento muestran bajas concentraciones asociadas con deficiencias visuales.

Los procesos de respuesta del crecimiento a diferentes factores incluyendo la toma de nutrientes, difieren según la etapa de desarrollo de la planta en estudio (Medina, 1995). La eficiencia en el uso de nutrientes en condiciones naturales, según Medina (1995) tiene que ser referida a características genéticas y fisiológicas que se seleccionan. Aparentemente especies que son capaces de reducir su crecimiento bajo condiciones de stress ambiental, especialmente de baja disponibilidad de nutrientes, tienden a tener altos NUE. Especies de rápido crecimiento son generalmente menos eficientes en el uso de nutrientes.

Algunas consideraciones en cuanto a la eficiencia de diferentes gremios pueden resumirse en las apreciaciones de Popma *et al.* (1988). Los autores sugieren que las especies independientes de claros, maximizan la ganancia de carbón en relación a los costos, produciendo hojas "baratas", con pocas inversiones en peso y nutrientes por unidad de área. Las hojas de las especies dependientes de claros son mas costosas, con mayores cantidades de peso seco y nutrientes. Las especies obligadas de claros, también tienen hojas "baratas", pero de mucho mayor tamaño.

Reich *et al.* (1995) evaluaron la traslocación de nutrientes como $[(\text{máxima concentración de nutrientes de hojas verdes} - \text{concentración de nutrientes en hojarasca de hojas}) / \text{máxima concentración de nutrientes de hojas verdes}] \times 100\%$, en especies de diferentes etapas sucesionales. Sus resultados indican que la traslocación de nitrógeno fue mayor en cultivos y especies colonizadoras tempranas que en otras especies de sucesión temprana o tardía.

Sin embargo Killingbeck (1996) cuestiona las mediciones puntuales de traslocación de nutrientes. Según su experiencia, existen diferencias entre lo que se considera resorción potencial (máxima resorción) y la realizada, que es la que se puede medir en un momento determinado y que puede diferir entre diferentes años de medición. Sin embargo, considera que se pueden realizar estimaciones del grado en que la resorción realizada se aproxima a la potencial a través de un detallado análisis de los niveles a los cuales las especies reducen sus nutrientes en las hojas senescentes.

Una de las variables dinámicas más estudiadas en relación a otras variables foliares es la herbivoría. Existen muchas aproximaciones para explicar el herbivorismo diferencial que se encuentra entre especies tolerantes e intolerantes. Coley (1990) afirma que las menores tasas de consumo de hojas y tasas más uniformes de daño de las hojas maduras de las especies persistentes pueden reflejar las respectivas características de crecimiento y dispersión. Las especies persistentes están dispersas en todo el sotobosque por lo que los herbívoros pueden encontrarlas con facilidad. Entonces estas especies deben invertir más en defender eficazmente sus hojas. En cambio, las pioneras crecen rápidamente, en claros dispersos en el bosque, e invierten más en un crecimiento rápido que en defensa contra herbívoros.

También explica las mayores tasas de daño en hojas maduras de especies pioneras, como un mayor consumo de herbívoros especializados, que al encontrar una hoja, la consumen casi totalmente. En tanto, las especies persistentes por lo general son atacados por herbívoros generalistas que se alimentan una vez y luego abandonan la hoja.

La herbivoría en bosques tropicales ha sido estudiada con más profundidad desde el punto de vista del herbívoro, y en los últimos tiempos se ha convertido en uno de los rasgos diferenciales entre especies con diferentes gremios ecológicos, o entre diferentes ambientes dentro del bosque (claro, no claro).

Los niveles de daño promedio en bosques tropicales de herbívoros es de un 10% del área foliar. En el caso de plántulas un daño promedio es de 9.3 % y el ataque se da principalmente por insectos, ya que la eliminación completa de hojas es de una probabilidad baja (1%) (Dirzo (1987).

La herbivoría se ha correlacionado a muchos parámetros como el contenido de nitrógeno (Kursar y Coley 1991, Coley 1987). También altos valores de dureza y de contenido de fibra y la pobre calidad nutricional se correlacionan negativamente con el herbivorismo (Coley 1987). Sin embargo, Cooke *et al.* (1984) en su estudio de 4 especies en un bosque tropical húmedos en Sarawak, encontraron que el daño por herbívoros estaba correlacionado con la química foliar y la estructura por lo menos en hojas jóvenes. Sin embargo, en la comparación de hojas jóvenes y maduras la química foliar no pudo explicar el daño. El único factor que correlacionó con el daño fue el área específica foliar.

Muchos estudios han enfatizado la diferencia en el grado de herbivoría entre hojas jóvenes y maduras. Coley (1990) muestra que las hojas jóvenes de las especies pioneras y de las persistentes son atacadas con una frecuencia mayor que las hojas maduras. Mientras que las hojas maduras de las especies pioneras son

consumidas de 3 a 10 veces más rápidamente que las hojas maduras de las especies persistentes. También las especies pioneras muestran una mayor varianza en las tasas de daños de una hoja a otra. Las tasas de consumo fueron de 0,499 y 0,048 para las hojas maduras de las especies pioneras y maduras respectivamente. En el Cuadro N° 1 se presentan los datos obtenidos por Coley (1983), en Barro Colorado, Panamá, para algunas de las especies elegidas para el presente estudio. Se incluyen sólo los datos de hojas maduras.

Cuadro 1: Características defensivas de diferentes especies en un bosque tropical húmedo en Barro Colorado, Panamá. Los datos son extraídos de Coley (1983).

Características	<i>Apeiba membranaceae</i>	<i>Simarouba amara</i>	<i>Virola sebifera</i>
Gremio ecológico	pionera		
Pastoreo	0.234	0.052	0.013
Fenoles	74.8	139.7	113.0
Taninos condensados	0.3	4.4	3.8
NDF	55.0	43.1	49.8
ADF	30.1	29.1	29.4
Lignina	12.8	5.9	5.8
Celulosa	17.0	22.8	23.5
Dureza	3.06	4.99	4.51
% agua	69	66	68
N2	2.19	2.36	2.71
Area foliar	1640	6910	2800

* Pastoreo = % área foliar comida/día; NDF = fibra detergente neutral; ADF = fibra detergente neutra; N2 = nitrógeno total.

Kursar y Coley (1991) han mencionado que los herbívoros pueden seleccionar las hojas jóvenes ricas en nitrógeno de rápida expansión o por el contrario las de lenta expansión con menores contenidos de nitrógeno. Las hojas de rápida expansión pueden tener un escape temporal de los herbívoros y las de lenta expansión menos palatabilidad por su bajo contenido de nitrógeno.

Kitajima (1996) en relación a gremios ecológicos sugiere que las especies tolerantes a la sombra pueden tener una asignación mayor a defensa y a reserva que las especies intolerantes, y por lo tanto tasas de crecimiento menores.

Dirzo (1987) también aporta los resultados de un experimento de forrajeo por insectos, que muestra que no existe diferencias significativas en el consumo de las pioneras, nómades y tolerantes, apoyando la teoría de que las plantas pioneras escapan al ataque de insectos por su baja probabilidad de ser descubiertas y las tardías escapan por sus defensas.

Ahora bien, el herbivorismo diferencial se ha referido a contenido de compuestos secundarios. Las hojas de las especies de claros son consumidas 6 veces más rápido que las especies tolerantes, presentan concentraciones menores de taninos, son menos fibrosas, solo tiene la mitad de los valores de dureza y contienen significativamente más agua y proteínas. Estas especies tienen además un mayor valor nutricional para los herbívoros porque contienen más agua y proteína (Coley 1987).

También se han hecho consideraciones en cuanto al crecimiento diferencial de especies y los compuestos secundarios. Las especies de lento crecimiento acumulan más compuestos secundarios de tipo cuantitativo que las de rápido crecimiento. Mientras que consideran que las especies de rápido crecimiento sólo acumulan compuestos secundarios cualitativos (Kitajima 1996).

Es conocida la importancia de los compuestos secundarios en la palatabilidad de las plantas, y en bosques tropicales han sido estudiados como uno de los factores que influyen las diferentes tasas de herbivoría, especialmente referido a insectos. Lambers y Poorter (1992) mencionan que las plantas tienen una cantidad de compuestos secundarios que sirven a distintas funciones ecológicas,

incluyendo alelopatía, disuasión de herbívoros, atracción de polinizadores y de organismos predadores de herbívoros

En la literatura se menciona que los rasgos defensivos de las plantas pueden ser estructurales (cutícula gruesa, altos contenidos de lignina) o químicos (Kitajima 1996). Dentro de estos últimos y como extremos de un continuo se mencionan (Marquis y Braker 1994 ; Lambers y Poorter 1992):

- defensas cuantitativas : son compuestos de sólo carbono, hidrógeno y oxígeno, tienen tasas de cambio muy bajas y actúan como reductores de la digestibilidad cuando se presentan en grandes cantidades. Están frecuentemente asociados con especies de larga vida y gran tamaño. La cantidad de estos compuestos en los tejidos de una planta están relacionados con el efecto deletéreo que tienen sobre los herbívoros.
- por otro lado las defensas cualitativas, asociadas con especies pequeñas y de sucesión temprana, que tienen una menor abundancia o un ciclo de vida corto. Estos compuestos tienden a ser toxinas específicas y se encuentran en pequeñas cantidades, pueden ser rápidamente renovados y son extremadamente tóxicos para algunos especialistas. Algunas de estas toxinas contienen nitrógeno (alcaloides) pero otros no (saponinas).

En relación a la interacción de la asignación de recursos para defensa con otros rasgos fisiológicos de las especies Kitajima (1996) menciona que las tasas de crecimiento están determinadas por la asignación relativa en crecimiento, mantenimiento, almacenamiento y defensa. Un incremento en asignación para defensas, inevitablemente disminuirá la asignación para la construcción de órganos asimiladores como hojas.

Otra característica foliar que presenta diferencias entre especies de diferentes gremios ecológicos es la longevidad y producción de hojas. En un estudio sobre

estas características Popma y Bongers (1988) encontraron que la tasa de producción de hojas de todas las especies fue mayor en claros grandes y menores bajo dosel. Para *Cecropia*, una típica especie heliófita, la tasa de pérdida de hojas fue mayor en todos los ambientes estudiados. Las tasas de producción y pérdida de hojas se incrementa cuando la disponibilidad de luz se incrementa (grandes claros).

En otras palabras el cambio de hojas tiende a decrecer cuando se incrementa la tolerancia a la sombra. La diferencia en la tasa de pérdida de hojas entre ambientes mostró que las hojas viven más en ambientes bajo dosel y claros pequeños que en claros grandes. El porcentaje de sobrevivencia de hojas fue menor en grandes claros y muy alto bajo dosel, sin embargo para *Cecropia* el porcentaje de sobrevivencia fue similar para todos los ambientes.

Encontraron también que especies con una alta tasa de pérdida foliar tendían a bajos PEF y altos CAEF. Especies con un alto PEF en grandes claros tenían altas tasas netas de ganancia foliar. Sin embargo no encontraron correlaciones entre la tolerancia a la sombra y la tasa de producción de hojas. Concluyen que especies con un rápido cambio de hojas tienen mayores ventajas que otras con cambios mas lentos cuando están sujetas a cambios ambientales

5.2. Clasificaciones previas en base a características foliares

Algunos autores han utilizado las características foliares como base para comparar distintos bosques tropicales (Bongers y Popma 1988b) demostrando las posibilidades que presentan estas mediciones en estudios ecológicos. En este sentido las comparaciones hacen hincapié en el peso específico, concentraciones foliares, relaciones entre nutrientes y peso específico, y entre nutrientes.

Coley (1983) realizó un análisis discriminante para 44 especies del dosel (en Barro Colorado, Panamá) para determinar si las especies pioneras y persistentes pueden ser separadas con precisión en base a sus diferencias defensivas. Según la autora, el análisis basado en las características de hojas maduras clasificó correctamente un 96 % de las especies. Las características que tenían una mayor correlación con la función discriminante fueron la dureza y el contenido de agua en hojas maduras, seguido por las medidas de fibra, nitrógeno y finalmente los contenidos de fenoles.

Vera (1994) realizó una clasificación en gremios en muchas de las especies tomadas para el presente estudio (Ver Cuadro 2) de acuerdo a las variables cuantitativas medidas en su estudio. Ellas son: tasa fotosintética, área foliar, peso específico foliar y cociente diámetro/altura. Las variables que dominan la correlación son, para la variable canónica 1, el área foliar y la tasa fotosintética, mientras que para la variable canónica 2 fueron el peso específico foliar y el cociente diámetro/altura.

6. METODOLOGIA

6.1. Descripción del área de estudio

Los estudios se realizaron en el noroeste de Costa Rica, distrito La Virgen, Cantón Sarapiquí, provincia de Heredia. Las coordenadas del área son 1° 25' latitud norte y 84° 47' longitud oeste. La altitud varía entre 160 y 220 m snm (Quirós y Finegan, 1996). El sitio donde se realizó el estudio pertenece a la Finca La Tirimbina.

Las precipitaciones alcanzan los 3833 mm anuales (período 1982-1986), con ausencia de meses secos, aunque enero, febrero, marzo y abril sean los meses menos lluviosos. Los registros de temperatura indican una media anual de 25,3 °C y máximas y mínimas promedio anuales de 30,3 °C y 20,2 °C respectivamente (datos de la Estación Biológica La Selva, a 7 km. del sitio de estudio, IMN 1992).

Según la clasificación de Holdridge (1987) basada en zonas de vida, el sitio pertenece a la transición entre el bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P) y bosque muy húmedo tropical (bmh-T).

Se trata de un bosque primario aprovechado de aproximadamente 80 has que fue intervenido comercialmente por lo menos en dos ocasiones. En 29,2 has de este bosque, la Unidad de Manejo de Bosques Naturales de CATIE mantiene parcelas permanentes de investigación. En estas parcelas se aplicaron tratamientos silviculturales de liberación con refinamiento parcial, dosel protector y testigo, los que pueden ser analizados con mas detalle en Quirós y Finegan (1994) y Camacho y Finegan (1997).

En general el paisaje se presenta como un conjunto de lomas y colinas bajas producto de coladas de lava, muy metereorizadas en un clima de alta temperatura y alta precipitación. El relieve incluye pendientes fuertes y cortas (entre 23-50%), muy fuertes (> 60%) y cimas de lomas (entre 3 y 15% de pendiente). Los suelos de los sitios de cima, donde se concentró este estudio, se clasifican taxonómicamente como Andic Haplohumults y se caracterizan por pendientes moderadamente onduladas, muy profundos, de fertilidad baja, de toxicidad y salinidad leve (Mata, 1997).

El área presenta unos 450 arboles con dap > 10 cm por hectárea. La altura del dosel es aproximadamente 30 m con emergentes de hasta 40 m. La especie dominante es gavilán (*Pentaclethra maculosa*) hasta con un 15 % del total de los

árboles y un 35 % del área basal total ($dap > 10$ cm). Otras arbóreas importantes son botarrama (*Vochysia ferruginea*), manga larga (*Laetia procera*) y manú (*Minuartia guianensis*). El bosque presenta muchos individuos comerciales, un 38 % con $dap > 10$ cm y no menos del 68 % del área basal (Quirós y Finegan, 1994).

Díaz (1995) estimó un total de 2321 individuos por hectárea en latizal bajo de las especies incluidas en su estudio (individuos ≥ 150 cm de altura y diámetro a la altura del pecho $\leq 4,9$ cm) y 4495 brinzales (individuos mayores a 30 cm pero menores de 150 cm de altura), con una clara abundancia de *Pentaclethra macroloba*.

6.2. Definición de la población

Dentro de la parcela experimental, el estudio se concentró en áreas de cimas, para homogeneizar en lo posible, las condiciones de suelos y pendientes. Previo al muestreo se definieron las cimas como las partes altas de las colinas con hasta un 20 % de pendiente. Sin embargo, muchas veces en campo se observa una transición entre la parte alta y las partes medias de las colinas con pendientes menores a 20 %, pero con cambios en los suelos (Mata, 1997). En estos casos se decidió tomar 15 m hacia el valle, desde lo que subjetivamente se consideró el límite entre la parte alta y la parte media de la colina.

Cuadro 2. Especies tomadas en cuenta en el censo preliminar, nombres comunes, familias y gremios ecológicos caracterizados por Díaz (1995).

Nº	Especie	Nombre común	Familia	Código	GE#
1	<i>Croton smithianus</i> Croisat *	algodoncillo	Euphorbiaceae	CROTKI	HB
2	<i>Cecropia insignis</i> Liebm.	guarumo rojo	Cecropiaceae	CECRIN	HA
3	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol	guarumo blanco	Cecropiaceae	CECROB	HA
4	<i>Laetia procera</i> (Poeppig) Eichl. *	manga larga	Flacourtiaceae	LAETPR	HA
5	<i>Apeiba membranacea</i> Spruce ex Benth. *	peine de mico	Tiliaceae	APEIME	IN
6	<i>Rollinia microsepala</i> Standley	anonillo	Annonaceae	ROLLMI	HA
7	<i>Simarouba amara</i> Aublet *	aceituno	Simaroubaceae	SIMAAM	IN
8	<i>Vochysia ferruginea</i> Martius *	botarrama	Vochysiaceae	VOCHF	IN
9	<i>Qualea paraense</i> Ducke *	areno	Vochysiaceae	QUALPA	HB
10	<i>Calophyllum brasiliense</i> Standley *	cedro maría	Guttiferae	CALOBR	HB
11	<i>Pentaclethra maculosa</i> (Willd.) Kuntze *	gavilán	Mimosoideae	PENTMA	IN
12	<i>Tapirira guianensis</i> Aublet	cedro manteco	Anacardiaceae	TAPIGU	TO
13	<i>Viola sebifera</i> Warb.	fruta dorada	Myristicaceae	VIROSE	TO
14	<i>Viola koschnyii</i> Aublet	fruta dorada	Myristicaceae	VIROKO	HB

:Gremios ecológicos: HA: Heliófitas A; HB: Heliófitas B; IN: Intermedias; TO: Tolerantes

* : Especies estudiadas por Vera (1994)

Posteriormente en esta superficie así definida, se realizó un censo total de la regeneración, considerándose las 14 especies inicialmente para el estudio, las que figuran en el Cuadro 2. Se excluyeron del censo los individuos regenerados por rebrote.

Los individuos se registraron en dos clases de regeneración (CR), tomando en cuenta el tamaño. Así :

CR1 : individuos mayores de 30 cm de altura y menos de 1 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP)

CR2 : individuos entre 1 cm y 5 cm de DAP.

Asimismo, se registró para cada individuo la categoría de iluminación en que se encontraba, de acuerdo con la clasificación de Dawkins y Field (1978, citados por Clark y Clark, 1992) y modificada por Clark y Clark (1992) (Cuadro 3).

Cuadro 3 : Categorías de luz definidas por Dawkins y Field (1978, citados por Clark y Clark, 1992) y modificadas por Clark y Clark (1992).

CLAS E	DEFINICION
5	Copa completamente expuesta (luz vertical y lateral dentro de un cono invertido de 90° sobre la copa).
4	Luz vertical por arriba (≥ 90 % de la proyección vertical de la copa expuesta a luz vertical; luz lateral bloqueada total o parcialmente dentro del cono invertido de 90° por sobre la copa).
3	Alguna luz por arriba (10-90 % de la proyección vertical de la copa expuesta a la luz vertical).
2	Luz lateral (< 10 % de la proyección vertical de la copa expuesta a luz vertical; copa iluminada lateralmente)
2.5	Luz lateral alta
2.0	Luz lateral media
1.5	Luz lateral baja
1	Ninguna luz directa (copa no iluminada directamente ni vertical ni lateralmente).

De acuerdo a los objetivos del estudio se establecieron dos categorías de iluminación, luz alta y luz baja, que, en función de los resultados del censo preliminar se determinó constituir de la siguiente manera:

Luz baja (CI1) : Valores de la categoría 1

Luz alta (CI2) : Valores de las categorías 2 ; 2,5 y 3.

Por este motivo los individuos en la clase de iluminación 1,5 no se tuvieron en cuenta para la definición de la población base.

Cuadro 4. Número de individuos por especie, clases de regeneración y categorías de iluminación que forman la población base para el presente estudio.

ESPECIE	CR1-CI1	CR1-CI2	CR2-CI1	CR2-CI2
APEIME			9	10
CROTKI				14
CALOBR	10		18	11
LAETPR		6	6	45
PENTMA	93	83	15	31
QUALPA	17	9		7
ROLLMI		6		10
SIMAAM	33	23	6	20
TAPIGU	33	44	8	29
VIROSE	15	11	12	11
VOCHFÉ	35	42	6	17
TOTALES	236	224	80	205

Por combinación de las dos categorías de regeneración y las dos clases de iluminación, se formaron cuatro grupos (CR1-CI1; CR1-CI2; CR2-CI1; CR2-CI2). Los grupos que se tomaron en cuenta para las posteriores mediciones fueron aquellos que contaran con más de 5 individuos. Con este criterio se excluyeron del estudio las especies *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia* y *Virola koschnyi*, por carecer de individuos suficientes. En el Cuadro 4 figuran las especies, categorías de regeneración, clases de iluminación y el número de individuos que representan la población base de este estudio.

Se identifican entonces para las mediciones posteriores, 11 especies y 4 grupos. Algunas especies no tienen representantes en todos los grupos.

6.3. Características dinámicas

Las características dinámicas que se estudiaron fueron la herbivoría y la producción de hojas.

6.3.1. Herbivoría

Para los estudios de herbivoría, dentro de cada grupo se eligieron individuos al azar y en cada uno se marcaron e identificaron hojas maduras, en lo posible poco afectadas por herbivoría. Las estimaciones de herbivoría se realizaron por categorías de daño como se indica en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Categorías de daño utilizadas en la evaluación de herbivoría

CATEGORIA	DESCRIPCION	PUNTO MEDIO DE CLASE
0	0% de daño por herbivoría	0
1	$0\% < x \leq 5\%$ de daño	2.5
2	$5\% < x \leq 25\%$ de daño	15.0
3	$25\% < x \leq 50\%$ de daño	37.5
4	$50\% < x \leq 75\%$ de daño	62.5
5	$> 75\%$ de daño	87.5

La categoría 1 se tomó con un rango menor porque de esta manera es posible apreciar y detectar los grados de herbivoría pequeños. Con este rango el punto medio de clase es de 2.5 mientras que si el rango fuera de 0 a 25 % el punto medio de clase fuera de 12.5, sobreestimando los valores pequeños.

En cada individuo se marcó un mínimo de dos hojas y un máximo de 18, de acuerdo a las hojas sanas y maduras que presentaba y a la accesibilidad para el

monitoreo. Se realizó una medición inicial y luego 5 mediciones más con intervalos de 28 días aproximadamente. En el caso de *Simarouba amara* y *Tapirira guianensis*, que presentan hojas compuestas pero de gran tamaño, se marcaron los folíolos como base para estimar la herbivoría. En el caso de *Pentaclethra maculosa* se tomó la hoja compuesta como la unidad de medición.

La tasa de herbivoría total se calculó para cada hoja como :

$$TH = (HF - HI) / T$$

donde:

TH = tasa de herbivoría

HF = herbivoría final ; punto medio de clase de la categoría observada en campo en la última medición

HI = herbivoría inicial ; punto medio de clase de la primera medición

T = tiempo en días transcurridos desde la primera medición.

Luego, para cada individuo se estimó la tasa media de herbivoría como el promedio de las tasas de herbivoría de las hojas pertenecientes a ese individuo.

6.3.2. Producción de hojas

Se estudiaron brotes como una medida de la capacidad de producción de hojas de las diferentes especies. Dentro de la muestra realizada para herbivoría, se marcaron brotes, con un mínimo de 1 y un máximo de 7 brotes por individuo, dependiendo de las características propias de las especies y de la cantidad de brotes que se encontraba por individuo.

Las mediciones se realizaron conjuntamente con las de herbivoría y en cada una de ellas se anotó la producción de hojas nuevas. Se consideraban hojas nuevas cuando exhibían la forma de las hojas adultas aún cuando su tamaño no excedía los 2 cm, tanto para hojas simples como compuestas. En cada medición se marcó la ubicación de la última hoja considerada.

Se consideró una tasa total de producción de hojas por individuo, estimada como :

$$TTH = (\Sigma HP) / T$$

donde:

TTH = tasa total de producción de hojas por individuo

HP = hojas producidas en cada medición

T = tiempo transcurrido entre la primera y última medición

6.4. Características estáticas

Las características estáticas consideradas en el presente estudio son:

- Area específica foliar y contenido de agua específico foliar
- Dureza
- Taninos, Lignina y Fibras
- Nutrientes en hojas verdes y en hojarasca (N, P, Ca, Mg, K)
- Eficiencia en el uso de nutrientes
- Biomasa

6.4.1. Área específica foliar y contenido de agua específico foliar

Para cada especie, los estudios de las características foliares, área específica foliar y contenido de agua específico foliar, se realizaron mediante una selección al azar de los individuos que conforman los grupos que forman parte de este estudio (Cuadro 4).

De estos individuos se extrajeron hojas maduras, preferiblemente sin daño. En muchos casos las hojas presentaban un daño considerable pero se las tomó en cuenta ya que fue muy difícil encontrar hojas sanas. Estas hojas se transportaron en cámara fría hasta los laboratorios. Todas estas mediciones se realizaron sin peciolo en el caso de las hojas simples y sin el raquis en las hojas compuestas. Como primera medida se tomó el peso húmedo (PH) de las hojas en gramos, con una aproximación de 0,001 gramo. Posteriormente se estimó el área foliar (AF) con un medidor de área foliar LI-COR 3100, con mediciones en cm^2 y con una aproximación de 0,01 cm^2 . El área foliar se estimó como el promedio de tres mediciones. Para tomar el peso seco (PS), las hojas se llevaron a estufa a 70°C hasta peso constante.

Estas mediciones se utilizaron para la estimación del área específica foliar (AEF) y contenido de agua específico foliar (CAEF) mediante las siguientes fórmulas :

$$\text{AEF (cm}^2\text{g}^{-1}) = \text{área foliar (cm}^2) / \text{peso seco foliar (g)}$$

$$\text{CAEF (g m}^{-2}) = (\text{peso de hojas saturadas (g) - peso seco foliar (g)}) / \text{área foliar (m}^2)$$

6.4.2. Dureza

La dureza de las hojas se midió con un penetrómetro el cual se construyó siguiendo el modelo de Feeny (1970). Se tomaron muestras de hojas en individuos elegidos al azar para todas las especies de los grupos especificados en el Cuadro 4.

Dadas las características de *Pentaclethra maculoba* no fue posible medir la dureza, pues no fue posible retener con seguridad los folíolos dentro del penetrómetro.

6.4.3. Taninos, lignina y fibras

Para los análisis de taninos, ligninas y fibras se tomaron cinco muestras por cada grupo especificado (Cuadro 4). Solo de algunas clases el número de muestras es menor, debido a la escasez de material vegetal.

En los casos donde los individuos presentaban suficiente material, la muestra se obtuvo de un solo individuo. Cuando no se presentaba suficiente cantidad de hojas, las muestras se tomaron de varios individuos pertenecientes al mismo grupo. Las muestras se transportaron en hielo hasta los laboratorios.

Los análisis se hicieron en el laboratorio de Nutrición Animal de CATIE. Para taninos la metodología seguida fue la de Reed (1986), mientras que para lignina y fibra se siguió la metodología de Van Soest (1963).

6.4.4. Contenido de nutrientes de hojarasca y hojas

Para el análisis de nutrientes en hojas verdes, se tomaron cinco muestras por grupo especificado. Como en el caso de análisis de ligninas, fibras y taninos, algunas muestras pertenecen a varios individuos (no mas de 3), especialmente en la CR1, por la escasez de material foliar.

En el caso de la hojarasca, para asegurar que el material provenía de los grupos que se estaban evaluando, se ataron las hojas mas viejas en varios individuos por grupo. La recolección del material que quedaba suspendido se realizó cada 15 días aproximadamente, se secó a estufa y se guardó en cámara seca.

Las muestras de hojarasca puede provenir de un sólo individuo (la mayoría de las muestras de CR2) o de varios individuos (máximo 5 en la CR1), de acuerdo a las cantidades recolectadas en el período de estudio.

Se realizaron análisis de nitrógeno total (N), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca) y magnesio (Mg), tanto para hojas verdes como para hojarasca, en el laboratorio para Análisis de Fertilidad de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas de CATIE.

Para el caso de nitrógeno, los análisis se realizaron por el método de Kjeldahl. Para los restantes, se realizó una digestión del material vegetal con mezcla nítrico perclórica y se determinó por absorción atómica (K, Ca y Mg) mientras que para fósforo la determinación se realizó por el método colorimétrico.

6.4.5. Eficiencia

La eficiencia se evaluó como translocación de elementos (Reich *et al.*, 1995) :

$$TN = (\% HV \text{ max} - \% N H / \% HV \text{ max}) \times 100$$

donde :

TN = translocación de nutrientes

% HV max = porcentaje máximo de nutrientes en hojas verdes

% N H = porcentaje de nutrientes en hojarasca de hojas

Para realizar el análisis de eficiencia con la fórmula mencionada, si la hojarasca provenía de un sólo individuo, la muestra para los análisis de hojas verdes, se obtuvo de ese mismo individuo. En el caso de mezclas para la obtención de la muestra de hojarasca, la muestra de hojas verdes se obtuvo de aquel individuo que aportaba la mayor cantidad de materia seca a la muestra de hojarasca.

6.4.6. Biomasa relativa de hojas

Para la estimación de la asignación de recursos en biomasa de hojas, se cortaron cinco individuos elegidos al azar por especie, de acuerdo a los grupos previamente separados (Cuadro 4).

Se separó la biomasa correspondiente a tallos y a hojas y se secó a estufa a 70°C hasta peso constante. Las mediciones se realizaron con aproximación de un decimal.

La asignación de recursos en hojas se evaluó como:

$$\text{BRH} = (\text{BH} / \text{BTT}) * 100$$

donde:

BRH = biomasa relativa de hojas

BH = Biomasa de hojas

BTT = Biomasa total (suma de la biomasa de hojas y tallos)

6.5. Análisis de datos

Se analizaron las variables con estadística descriptiva y se probaron los supuestos de normalidad y de homogeneidad de varianzas.

Solo en el caso de la variable dureza se encontró homogeneidad de varianzas con los datos transformados ($\log(\text{dureza} + 1)$). También se encontró normalidad de los datos por lo que se utilizó la media y desviación standard para caracterizar esta variable. Las demás variables no presentaron homogeneidad de varianzas ni normalidad por lo que se optó por trabajar con medianas y rangos.

Para la variable dureza, las comparaciones entre los tamaños de regeneración y categorías de luz se realizaron a través de un análisis de varianza (ANOVA, Prueba de Tukey, $p < 0,05$).

Para las demás variables en las comparaciones entre tamaños de regeneración y categorías de luz se usó la prueba no paramétrica U de Mann Whitney ($p < 0,05$) para los valores sin transformar.

Las comparaciones interespecíficas de las variables se hicieron con pruebas individuales, entre pares de especies, para tratar de minimizar el error tipo 1 de las pruebas de comparación múltiple (Glass y Stanley, 1988 ; Norman y Streiner, 1996).

En el caso de dureza, se realizaron pruebas t por pares de especies ($p < 0,05$), mientras que para las demás especies se utilizaron pruebas U de Mann Whitney ($p < 0,05$), también por pares de especies.

La clasificación de especies en base a sus características foliares se realizó mediante un análisis de conglomerados y posteriormente se utilizó un discriminante canónico para conocer cual o cuales variables aportaban mas a la clasificación encontrada.

Se excluyeron del análisis aquellas variables que no presentaban datos para las 11 especies del estudio. Las variables que no se tomaron en cuenta, en base a este requisito fueron: dureza, contenido de nutrientes en hojarasca, eficiencia de traslocación para nitrógeno y fósforo. También se eliminó el contenido de agua específico foliar.

En todos los casos se utilizó la mediana de la variable. Se utilizó el método Ward como método jerárquico aglomerativo (Andelberg, 1973 ; Kaufman y Rousseeuw, 1990). El análisis de las variables más significativas que contribuyeron a la formación de los grupos se estudió con un análisis discriminante canónico.

7. RESULTADOS

7.1. Efecto de la iluminación y el tamaño sobre las características foliares

Las diferentes comparaciones realizadas para las especies entre categorías de iluminación y clases de regeneración mostraron una gran variabilidad de resultados. El resumen de las especies que presentan diferencias significativas por efecto de la iluminación y del tamaño de regeneración se presenta en el Anexo 1.

Los resultados para área específica foliar (AEF) y para el contenido de agua específico foliar (CAEF) fueron coincidentes con los encontrados en la literatura (Bongers y Popma 1988a, Lambers y Poorter 1992). El AEF fue en general mayor para hojas desarrolladas en la sombra, seis de las 9 especies consideradas presentaron diferencias significativas, con los mayores valores en la clase de iluminación mas baja (Figura 1).

Característicamente, en los individuos de menor tamaño se presentó una situación similar que con luz baja. El AEF fue significativamente mayor para 4 especies en la categoría de tamaño mas pequeña (Figura 2), mientras que las demás especies mostraron la misma tendencia, sin que las diferencias fueran significativas. Esta similaridad de comportamiento entre luz y tamaño de regeneración es coherente por la menor disponibilidad de luz en las categorías mas pequeñas de regeneración.

Figura 1. Medianas de Area Especifica Foliar para 9 especies en dos categorías de luz, CI1 (luz baja, barras llenas) y CI2 (luz alta, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).

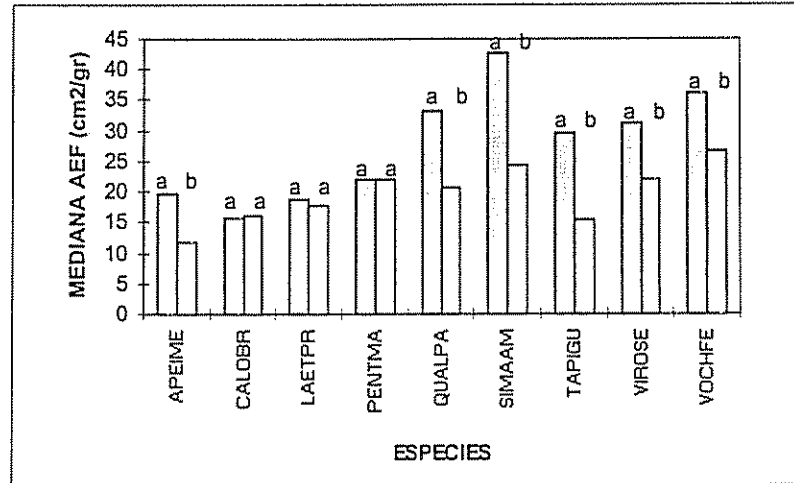
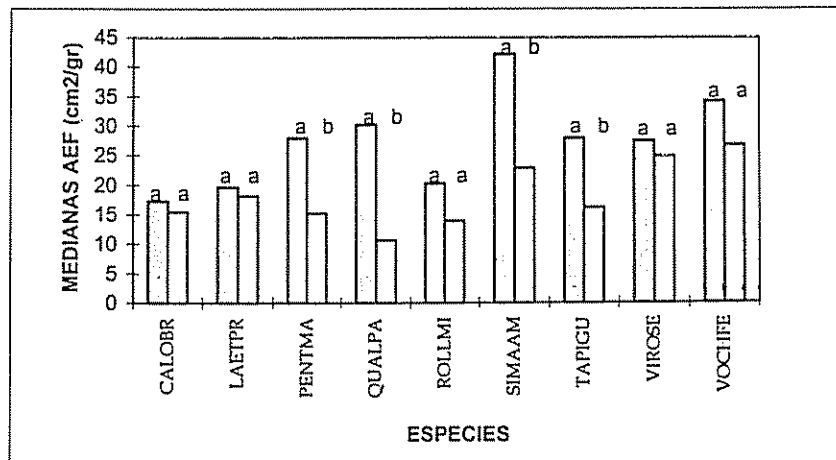


Figura 2. Medianas de Area Especifica Foliar (cm^2/g) para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).



De igual manera que para el AEF, para el contenido de agua específico foliar existió un comportamiento similar entre la categoría de luz alta y los individuos de mayor tamaño. Tres especies mostraron diferencias significativas, con valores mayores en la categoría de luz mas alta, aunque las otras especies presentaron tendencias diferentes (Figura 3).

Figura 3. Medianas de Contenido de Agua Específico Foliar (g/m^{-2}) para 9 especies en dos categorías de luz, C11 (luz baja, barras llenas) y C12 (luz alta, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).

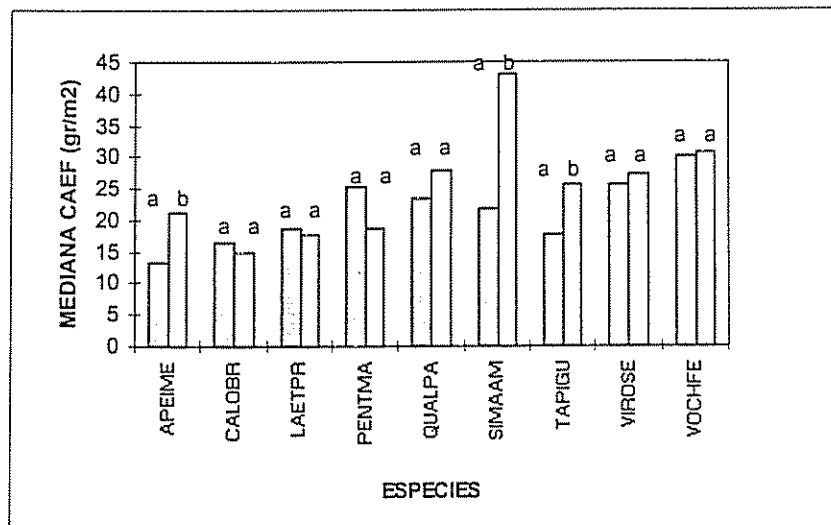
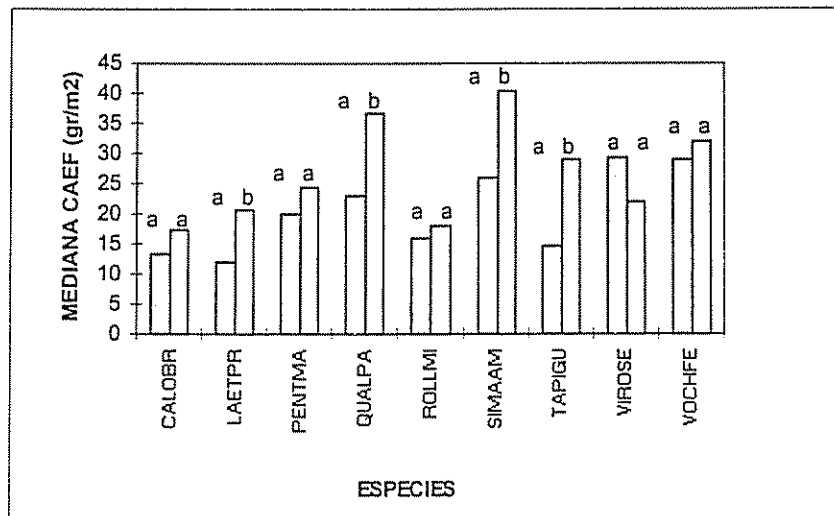
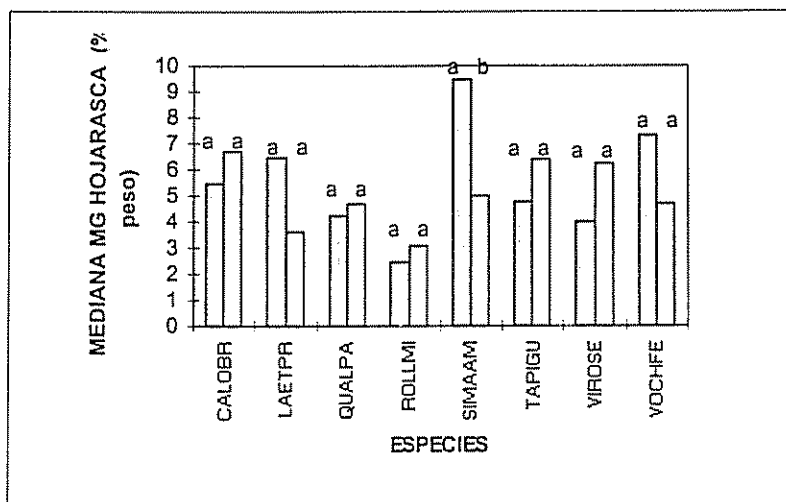


Figura 4. Medianas del Contenido de Agua Específico Foliar (g/m^2) para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).



El comportamiento del contenido de nutrientes tanto en hojarasca como en hojas verdes fue muy variable dentro de las diferentes especies. Los individuos pequeños de *Simarouba* sobresalieron por presentar mayores contenidos de fósforo (Anexo 1) y magnesio (Figura 6) en hojas verdes que los grandes, y también mayores contenidos de magnesio y nitrógeno en hojarasca (Anexo 1). El contenido de Mg en hojas verdes mostró una tendencia a mayores valores en individuos pequeños (Figura 6). También los individuos menos iluminados de *Simarouba* presentaron los mayores valores de fósforo y nitrógeno en hojas verdes (Anexo1).

Figura 5. Medianas de contenido de Magnesio (% de peso) en hojarasca para 8 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).



El contenido de nitrógeno en hojas verdes fue superior en individuos de mayor tamaño, para 3 de las 9 especies consideradas, *Tapirira*, *Vochysia* y *Virola*, aunque el comportamiento que se observó de las especies en la Figura 7 es dispar. Aunque se podría considerar que los individuos de mayor tamaño presentan una mayor disponibilidad de luz, este resultado en nitrógeno en hojas verdes, es contrario a lo encontrado por Bongers y Popma (1988a) que hallaron mayores contenidos de este macronutriente en hojas sombreadas.

Figura 6. Medianas de contenido de Magnesio (% de peso) en hojas verdes para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).

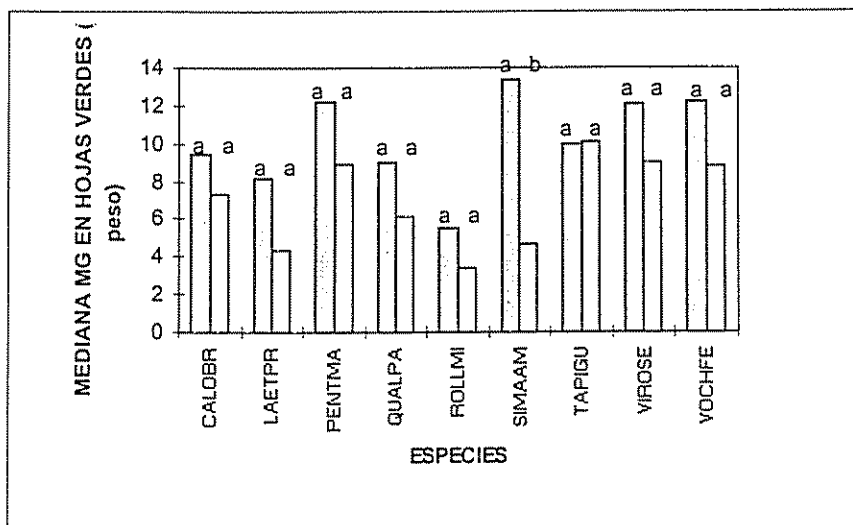
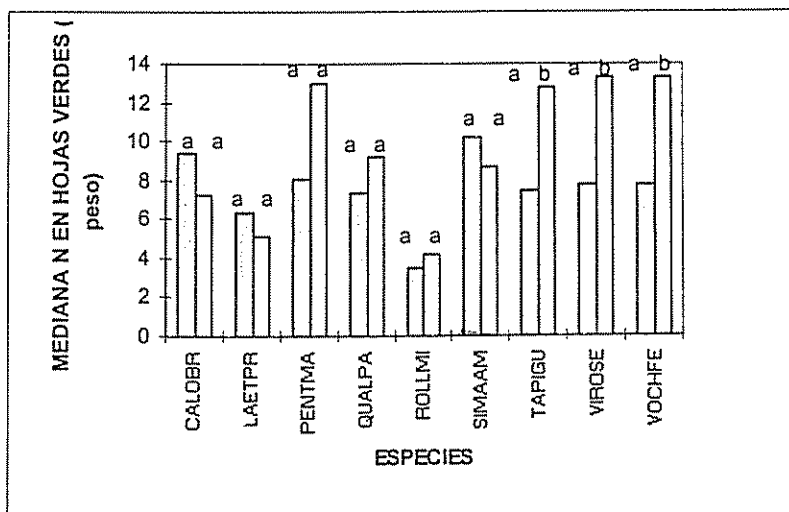


Figura 7. Medianas de contenido de Nitrógeno (% de peso) en hojas verdes para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).



Característicamente *Qualea* y *Simarouba* presentaron valores mayores de dureza en individuos mas grandes y también con una mejor iluminación. Esto es coincidente con la literatura (Dudt y Shure 1994), que en general, muestra esa tendencia en la iluminación con la variable dureza.

Figura 8. Medias de Dureza (Newtons) para 8 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (ANOVA, Prueba de Tukey, $p < 0,05$).

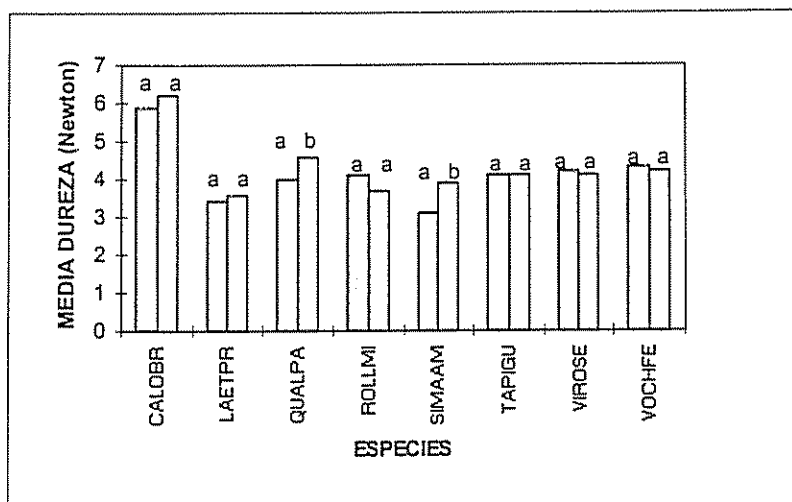
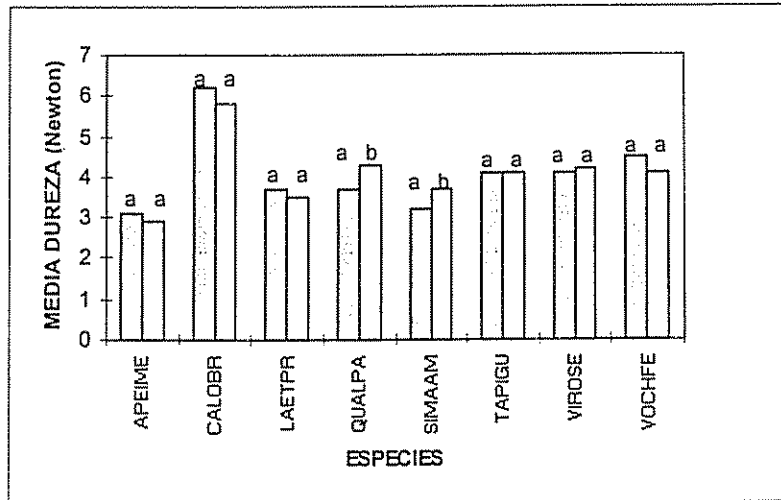
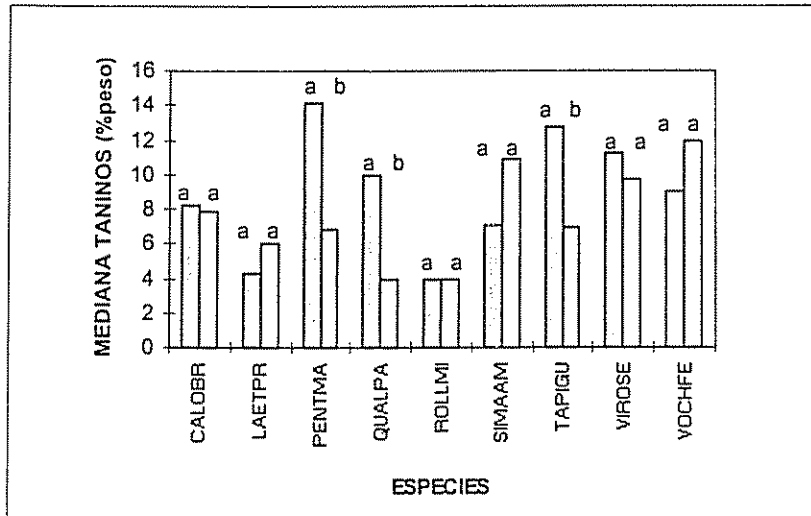


Figura 9. Medias de Dureza (Newtons) para 8 especies en dos categorías de luz, CI1 (luz baja, barras llenas) y CI2 (luz alta, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (ANOVA, Prueba de Tukey, $p < 0,05$).



Los individuos pequeños de *Tapirira*, *Pentaclethra* y *Qualea* presentaron diferencias significativas en el tamaño mayor de regeneración por sus contenidos de taninos (Figura 10). Esta situación fue estudiada por Coley (1987). En este trabajo la autora menciona que en experimentos de forrajeo, los herbívoros prefirieron las hojas de los individuos más grandes y que los contenidos de taninos en *Cecropia* disminuyeron con la edad de los individuos.

Figura 10. Medianas de contenido de Taninos (% peso) para 9 especies en dos tamaños de regeneración, CR1 (categoría de tamaño menor, barras llenas) y CR2 (categoría de tamaño mayor, barras abiertas). Barras con la misma letra no son significativamente diferentes. (Prueba no paramétrica U de Mann Whitney, $p < 0,05$).



7.2. Características foliares en especies de diferentes historias de vida

7.2.1. Biomasa relativa de hojas

Los menores valores de biomasa relativa los presentaron 4 especies que se consideran intolerantes, *Croton*, *Rollinia*, *Apeiba* y *Laetia*. Estas especies asignaron mayores recursos a biomasa de tallos. Típicamente, estas especies también presentaron los mayores valores de AEF (Acápite 7.2.3).

Pentaclethra y *Calophyllum* les siguieron con valores intermedios, mientras que *Virola*, *Vochysia*, *Tapirira*, *Qualea* y *Simarouba* presentaron las mayores asignaciones relativas a hojas.

Cuadro 6. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Biomasa Relativa de Hojas (% peso total partes aéreas). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
TAPIGU	18	0.246	0.528
QUALPA	14	0.263	0.361
VIROSE	21	0.175	0.381
VOCHF	20	0.170	0.292
SIMAAM	15	0.141	0.477
PENTMA	20	0.145	0.220
CALOBR	13	0.130	0.202
ROLLMI	7	0.087	0.197
LAETPR	12	0.088	0.191
APEIME	10	0.037	0.108
CROTKI	6	0.042	0.039

7.2.2. Producción de Hojas

Las tasas de producción de hojas fueron mayores en especies supuestamente más intolerantes como *Laetia*, *Rollinia* y *Croton* (Cuadro 7). Las más tolerantes como *Pentaclethra*, *Calophyllum*, *Tapirira* y *Virola* se comportaron como un grupo con los menores valores. *Apeiba*, si bien se encuentra dentro de este último grupo, presenta un recambio estacional total de hojas muy marcado y una débil producción foliar a partir de los brotes (observaciones personales). A comienzos del estudio, sólo un individuo de los marcados, produjo un cambio total de hojas.

Cuadro 7. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Producción de Hojas (hojas/día). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
LAETPR	8	0.069	0.180
ROLLMI	8	0.052	0.072
CROTKI	3	0.047	0.053
VOCHF*	22	0.041	0.085
QUALPA	16	0.033	0.058
SIMAAM*	22	0.025	0.095
APEIME	9	0.019	0.052
VIROSE	20	0.012	0.047
TAPIGU	21	0.010	0.048
CALOBR	14	0.005	0.043
PENTMA	21	0	0.048

* *Vochysia* no es similar a *Simarouba* a un nivel de probabilidad de 5%. Ver Matriz de probabilidades para Producción de Hojas en el Anexo 2, Cuadro 3.

Qualea y *Vochysia*, dos especies de mayor tolerancia a la sombra, presentan tasas de producción de hojas 9 veces mayor que su similar *Calophyllum* y parecidas a las intolerantes *Rollinia* y *Croton*.

La tasa de producción de hojas en los estudios de Bongers y Popma (1988c) fue mayor en grandes claros que bajo dosel. Las especies mas intolerantes en el estudio de ellos presentaron tasas similares a las encontradas para *Laetia* y *Rollinia*. En el mencionado estudio *Cecropia* presentó bajos valores de producción neta de hojas, explicado por los autores por la tendencia a una muerte lenta de los individuos. Una situación similar se presentó en el presente trabajo en la tasa de producción bruta para *Croton* con valores relativamente bajos.

Las tasas encontradas son relativas al tiempo de medición pues la producción de hojas en especies tropicales presentan ciclos estacionales (Leigh y Windsor, 1990) que no se han podido abarcar en el presente estudio.

7.2.3. Area Especifica Foliar y Contenido de Agua Específico Foliar

Las especies se comportaron de una manera similar a la esperada para la variable Area Específica Foliar. Una de las especies mas intolerantes, *Apeiba*, presentó la mayor área específica, seguida por otras especies de similares características, *Croton*, *Rollinia*, *Simarouba* y *Laetia* (Cuadro 8). Estas se separaron de un grupo conformado por *Virola*, *Vochysia* y *Pentaclethra*. *Calophyllum* y *Qualea*, conforman el otro extremo, de un rango que solo varía en 2.2 veces.

Cuadro 8. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), número de individuos donde se tomó la muestra, tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Area Específica Foliar (cm^2/g). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	ARBOL	N	MEDIANA	RANGO
APEIME	15	32	355.9	378.1
CROTKI	5	17	281.2	251.6
ROLLMI	13	33	261.8	188.5
SIMAAM	47	65	254.8	3723.1
LAETPR	23	36	246.6	157.2
VIROSE	32	52	221.8	155.7
VOCHF	45	60	218.4	201.7
PENTMA	32	43	201.8	210.6
TAPIGU	32	43	184.9	108.3
CALOBR	22	31	163.2	73.5
QUALPA	24	51	161.5	131.1

Popma y Bongers (1988b) trabajando con brinzales, encontraron que especies creciendo en el sotobosque y en pequeños claros presentaban un peso específico foliar menor (una variable que se comporta de forma inversa a AEF) que aquellos de claros grandes. Coincidentemente con lo encontrado en el presente estudio, especies consideradas tolerantes obtuvieron los mayores valores de PEF (por ende, los menores de AEF) aún en grandes claros, mientras que la intolerante *Cecropia*, obtuvo los menores valores (también en grandes claros). Los valores, obtenidos por ellos son similares a los encontrados para las especies en el presente estudio.

Kapelle y Leal (1996) encontraron para hojas de especies de árboles secundarios y primarios en distintas etapas sucesionales de robledales en Costa Rica, que las especies primarias presentan un peso específico foliar mayor (AEF menor) que las especies secundarias.

Cuadro 9. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), número de individuos de los que se tomó la muestra, tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Agua Específico Foliar (g/m^2). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	ARBOL	N	MEDIANA	RANGO
QUALPA	24	51	139.16	86.31
VOCHF	45	60	134.45	95.08
CROTKI	5	17	123.34	90.19
VIROSE	32	52	117.16	101.24
CALOBR	22	31	106.98	47.72
SIMAAM	47	65	105.80	125.26
TAPIGU	32	43	93.20	55.02
LAETPR	23	36	92.06	94.13
ROLLMI	13	33	91.17	42.24
APEIME	15	32	77.17	41.39
PENTMA	32	43	65.74	68.33

El Contenido de Agua Específico Foliar observó un comportamiento menos claro. Dos especies consideradas de mayor tolerancia, *Qualea* y *Vochysia*, se encuentran en el extremo de mayores contenidos, mientras que otra especie de similar tendencia se presenta con los menores valores (Cuadro 9).

Según Popma y Bongers (1988) la tolerancia a la sombra se correlacionó negativamente al contenido de agua específico foliar y esta relación se mantiene para hojas de sombra (Bongers y Popma, 1988a). En nuestro caso, sólo *Pentaclethra* presentó esta correlación negativa, mientras que en las otras especies el comportamiento es dispar, asociándose especies tolerantes con intolerantes (*Simarouba-Calophyllum*, *Croton-Virola*). Los valores encontrados son inferiores a los mencionados por los autores (Bongers y Popma, 1988a).

7.2.4. Contenido de Nutrientes en Hojas Verdes

Croton se presentó como una de las especies de mayores contenidos foliares de N, P y K (Cuadros 10, 11 y 12), pero los contenidos de Mg y Ca son intermedios (Cuadros 13 y 14). Otra de las especies más intolerantes, *Apeiba*, siempre figuró entre los primeros lugares para todos los macronutrientes medidos. La tolerante *Pentaclethra macroloba* presentó contenidos foliares intermedios (P y K) a bajos (Ca y Mg), excepto para N (en segundo lugar siguiendo a *Croton*), situación que puede deberse a su condición de fijadora, pues pertenece a la familia Fabaceae (Fetcher *et al.*, 1994 ; Gutschick, 1981). Especies como *Calophyllum*, *Qualea*, *Vochysia* y *Tapirira* se presentaron como de muy bajos contenidos en N, P y K, aunque en los resultados de Ca y Mg las Vochysiáceas presentaron un comportamiento variado entre sí.

Cuadro 10. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Nitrógeno Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
CROTKI	5	4.27	0.43
PENTMA	20	2.84	0.40
APEIME	10	2.67	0.84
SIMAAM	18	2.62	1.01
LAETPR	10	2.52	0.89
ROLLMI	7	2.34	0.62
VIROSE	20	2.34	1.28
TAPIGU	19	1.88	0.84
VOCHF	20	1.86	0.76
QUALPA	15	1.63	0.99
CALOBR	15	1.45	0.34

Laetia, *Simarouba* y *Virola* presentaron un comportamiento muy variado en todos los nutrientes, mientras que *Rollinia* se presentó como una de las de mayores contenidos, excepto para N.

Las diferencias entre *Croton* y *Calophyllum* (la especie de menores contenidos foliares) equivalen a 2.9 veces para N, 4.4 para P y 5.5 para K (Cuadros 10, 11 y 12)

Los valores encontrados son superiores a los hallados por Grubb *et al.* (1994), para un bosque primario de Dipterocarpaceas en Singapur. En este estudio la especie demandante de luz *Macaranga triloba* (Euphorbiaceae) presentó un contenido 1.5 menor que el contenido de *Croton* en el presente estudio.

En el trabajo de Coley (1983), las especies consideradas pioneras, no alcanzaron los valores de N obtenidos para *Croton* en el presente estudio. También en el estudio de Reich *et al.* (1995) sólo las especies cultivadas y las colonizadoras

(*Cecropia ficifolia* y *Solanum straminifolia*) tuvieron contenidos de N y P similares (3.98 y 0.25 respectivamente para *Manihot esculenta*).

Los valores encontrados para *Croton* pueden considerarse altos para N e intermedios para P siguiendo la recopilación realizada por Drechsel y Zech (1991) en árboles tropicales. Según los datos presentados por los mismos autores las demás especies se encuentran en niveles intermedios para N, pero en P algunas especies pueden considerarse en niveles deficientes (*Calophyllum*, *Qualea* y *Vochysia*), aunque no se han observado síntomas de deficiencia (observaciones personales). Herrera y Finegan (1997) han estudiado el contenido de nutrientes foliares en *Vochysia* en un bosque secundario en Costa Rica. Según los autores, los menores contenidos de nutrientes foliares encontrados en esta especie, contrastante con los altos contenidos foliares de elementos tóxicos (Al y Mn), fueron indicios que la especie presenta una regeneración exitosa y un mayor crecimiento en suelos ácidos infértiles.

Los valores para *Qualea* y *Calophyllum*, en el extremo de menores contenidos tanto de N como de P, fueron similares para las especies denominadas de "sucesión tardía" en el estudio de Reich *et al.* (1995), y a las especies tolerantes a la sombra en el de Grubb *et al.* (1994).

Cuadro 11. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Fósforo Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
CROTKI	5	0.22	0.14
ROLLMI	7	0.12	0.01
APEIME	10	0.11	0.12
LAETPR	10	0.10	0.05
PENTMA	20	0.09	0.05
SIMAAM	18	0.09	0.05
TAPIGU	19	0.08	0.03
VIROSE	20	0.08	0.03
VOCHF	20	0.06	0.03
QUALPA	15	0.06	0.02
CALOBR	15	0.05	0.02

Los valores citados por Coley (1983) para N para las especies *Virola*, *Simarouba* y *Apeiba* (2.36, 2.19 y 2.71 % respectivamente) fueron similares aunque ordenados de manera inversa a los resultados aquí obtenidos (Cuadros 10 y 1).

En su estudio en distintas etapas sucesionales de robledales en Costa Rica, Kappelle y Leal (1996) encontraron que durante la recuperación del bosque los niveles foliares de N, P y K bajan significativamente. Si asociamos etapas sucesionales tempranas con especies pioneras y, por el contrario, etapas tardías o bosque primario con las especies más tolerantes a la sombra, los resultados de estos autores son coincidentes con los obtenidos en el presente trabajo.

Los contenidos de N y P presentaron una correlación positiva y significativa, con un valor de coeficiente de correlación de 0.88 (Pearson, $p < 0.0001$)

Cuadro 12. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Potasio Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

	ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
	APEIME	10	1.61	1.99
	CROTKI	5	1.45	0.65
	SIMAAM	18	0.83	0.78
	ROLLMI	7	0.82	0.57
	VIROSE	20	0.48	0.30
	LAETPR	10	0.47	0.50
	PENTMA	20	0.42	0.42
	QUALPA	15	0.37	0.56
	TAPIGU	19	0.36	0.38
	VOCHF	20	0.34	0.61
	CALOBR	15	0.29	0.34

En el estudio de Grubb *et al.* (1994) los valores reportados fueron similares para las especies demandantes de luz con los mayores contenidos de K obtenidos en el presente trabajo para *Apeiba* y *Croton* (Cuadro 12). Sin embargo, en el presente estudio se presentó un grupo importante de 7 especies con valores muy inferiores al valor menor, reportado para una de las especies "tolerantes a la sombra" por los mencionados autores (0.61 en *Cyathocalyx ridleyi*).

Con referencia al estudio de Reich *et al.* (1995), las especies denominadas "de sucesión tardía" (*Licania*, *Ocotea* y *Protium*) presentaron contenidos de K similares a los encontrados en el presente trabajo para *Qualea*, *Tapirira* *Vochysia* y *Calophyllum*. *Croton* y *Apeiba*, mostraron valores intermedios para el rango observado en estos autores para especies cultivadas y colonizadoras (0.66-2.52).

De acuerdo a los datos reportados por Dreshsel y Zech (1991), los valores de K pueden considerarse de intermedios (*Apeiba* y *Croton*) hasta bajos (*Calophyllum*).

Los contenidos foliares de Ca y Mg han sido reportados por Reich *et al.* (1995) mas bajos para especies tardías de la sucesión que para especies tempranas. Los resultados para Ca encontrados para sus especies de sucesión tardía son mucho mas bajos que los encontrados para *Calophyllum* o *Pentaclethra* en este estudio (los de menores contenidos) (Cuadro 13). Esto puede deberse a que los suelos en el estudio de ellos (oxisoles) son de muy bajos contenidos de Ca.

Cuadro 13. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Calcio Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
ROLLMI	7	1.10	0.45
TAPIGU	19	0.92	0.83
APEIME	10	0.90	0.44
QUALPA	15	0.78	0.43
VIROSE	20	0.74	0.52
VOCHF	20	0.63	0.53
SIMAAM	18	0.58	0.33
CROTKI	5	0.45	0.34
LAETPR	10	0.45	0.35
CALOBR	15	0.36	0.26
PENTMA	20	0.22	0.34

Comparados con el estudio de Grubb *et al.* (1994) los valores encontrados de calcio para las especies *Calophyllum* y *Pentaclethra* fueron mucho menores, que para sus especies tolerantes, mientras que los valores del grupo de 4 especies de mayor contenido en este estudio son similares que para sus especies demandantes de luz. Todos los valores encontrados se encuentran en una

situación intermedia con respecto a las especies estudiadas por Drechsel y Zech (1991).

Los estudios de Grubb *et al.* (1994) y Reich *et al.* (1995) reportaron valores similares para magnesio en relación a especies de similares requerimientos de luz, excepto para *Apeiba* que en el presente trabajo presentó los mayores valores encontrados. Sin embargo, los últimos autores presentan valores mucho menores para especies de sucesión tardía.

Cuadro 14. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Magnesio Foliar (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
APEIME	10	0.79	0.39
ROLLMI	7	0.54	0.40
VIROSE	20	0.40	0.38
TAPIGU	19	0.40	0.32
QUALPA	15	0.32	0.34
CROTKI	5	0.29	0.21
SIMAAM	18	0.31	0.36
LAETPR	10	0.30	0.28
VOCHF	20	0.17	0.24
PENTMA	20	0.17	0.18
CALOBR	15	0.12	0.18

Drechsel y Zech (1991) consideran como valores altos entre un rango de 0.62 y 1.66, por lo que los contenidos de Mg en *Apeiba* pueden considerarse dentro de esta categoría. Las otras concentraciones pueden considerarse intermedias aunque el valor para *Calophyllum* fue bajo, en relación a las especies mencionadas en ese estudio.

7.2.5. Contenido de Nutrientes en Hojarasca

En líneas generales, las concentraciones de los macronutrientes en hojarasca siguieron un patrón similar al contenido en hojas verdes. Los coeficientes de correlación obtenidos entre los nutrientes en hojas verdes y hojarasca fueron altos y significativos (N: 0.77; K: 0.82; Ca: 0.87; Mg: 0.90. Pearson, $p < 0.0001$) y medianos para P que presentó un coeficiente de 0.60 (Pearson, $p < 0.001$).

Como en el caso del contenido de nutrientes en hojas verdes, *Apeiba* se presentó entre las especies de mayores contenidos de nutrientes en hojarasca mientras que *Croton* la acompañó en N, P y K (Cuadros 15,16 y 17), presentando un comportamiento intermedio para Ca y Mg (Cuadros 18 y 19).

Vochysia, *Qualea* y *Calophyllum* fueron las especies de menores contenidos de nutrientes aunque el comportamiento de *Qualea* no fue tan claro para calcio (Cuadro 18).

Cuadro 15. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Nitrógeno en Hojarasca (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
CROTKI	4	2.66	0.52
SIMAAM	12	2.34	1.22
APEIME	5	2.25	0.97
VIROSE	11	2.19	1.32
LAETPR	7	2.08	0.83
ROLLMI	5	1.64	0.54
TAPIGU	11	1.63	0.73
VOCHF	10	1.57	0.44
QUALPA	8	1.50	0.44
CALOB	12	1.43	0.58

Los valores encontrados por Grubb *et al.* (1994) en hojarasca para bosques primarios fueron similares que para la especie más tolerante del presente estudio (*Calophyllum*). Las concentraciones de N en especies intolerantes del bosque La Tirimbina (*Croton*, *Simarouba* y *Apeiba*) fueron mayores a las reportadas por esos autores.

Para los contenidos de P y N en hojarasca se encontró una alta correlación (0.87; Pearson, $p < 0.0001$) como así también para los contenidos de P y N en hojas verdes (0.88 ; Pearson, $p < 0.0001$).

Los valores de las especies se encuentran entre el rango establecido por Vitousek y Sanford (1986) para bosques sobre oxisoles y ultisoles y son superiores a los mencionados por Grubb *et al.* (1994).

Cuadro 16. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Fósforo en Hojarasca (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
APEIME	5	0.070	0.03
CROTKI	4	0.065	0.02
VIROSE	11	0.060	0.09
SIMAAM	12	0.060	0.03
ROLLMI	5	0.050	0.02
LAETPR	7	0.050	0.03
TAPIGU	11	0.040	0.02
QUALPA	8	0.040	0.04
VOCHFE	10	0.040	0.02
CALOBR	12	0.035	0.02

Cuadro 17. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Potasio en Hojarasca (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
APEIME	5	0.53	0.35
SIMAAM	12	0.27	0.33
CROTKI	4	0.21	0.26
VIROSE	11	0.17	0.48
TAPIGU	11	0.14	0.21
LAETPR	7	0.14	0.10
ROLLMI	5	0.13	0.17
CALOBR	12	0.14	0.12
QUALPA	8	0.08	0.17
VOCHFE	10	0.07	0.06

Las concentraciones para K en hojarasca se encuentran dentro del rango (1-10 mg g⁻¹) reportado por Proctor (1984, citado por Grubb *et al.* (1994)), aunque *Qualea* y *Vochysia* se encuentran por debajo de estos valores.

Los valores de Ca y Mg en hojarasca están dentro de los rangos citados para concentraciones de estos nutrientes en hojarasca por Proctor (1984, citado por Grubb *et al.* (1994)) en bosques tropicales lluviosos de tierras bajas. Para Ca, los valores se podrían considerar medianos a bajos (rango de 1.5 - 31 mg g⁻¹), mientras que para Mg, las concentraciones en *Rollinia* y *Calophyllum* son los extremos del rango (1.1 - 5.4 mg g⁻¹). *Apeiba* supera el valor máximo en casi 2 puntos, en forma similar que en la concentración en hojas verdes.

Los resultados de las comparaciones entre pares de especies para las variables contenido de Ca y Mg en hojarasca (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$) se presentan en el Anexo 2, Cuadros 14 y 15.

Cuadro 18. Tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Calcio en Hojarasca (% peso).

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
ROLLMI	5	1.15	0.92
TAPIGU	11	1.13	0.92
APEIME	5	1.08	0.51
VIROSE	11	0.97	1.26
QUALPA	8	0.93	0.41
CROTKI	4	0.91	0.40
SIMAAM	12	0.80	0.33
VOCHFÉ	10	0.66	0.40
LAETPR	7	0.56	0.79
CALOBR	12	0.51	0.27

Cuadro 19. Tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Magnesio en Hojarasca (% peso).

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
APEIME	5	0.79	0.36
VIROSE	11	0.40	0.71
ROLLMI	5	0.38	0.11
TAPIGU	11	0.26	0.20
CROTKI	4	0.26	0.36
LAETPR	7	0.22	0.24
SIMAAM	12	0.21	0.22
CALOBR	12	0.14	0.06
QUALPA	8	0.13	0.10
VOCHFÉ	10	0.11	0.06

7.2.6. Eficiencia de traslocación de nutrientes

La eficiencia de traslocación (o también denominada retraslocación de nutrientes (Reich *et al.* 1995) o eficiencia de resorción (Killingbeck, 1996)) de Nitrógeno tuvo un comportamiento muy particular para la especie *Calophyllum*, mostrando valores negativos, por lo que fueron excluidos del análisis.

Apeiba, considerada intolerante tuvo los menores valores de eficiencia de traslocación de nitrógeno, mientras que para fósforo estuvo entre las 4 especies de menores eficiencias. Por otro lado, *Croton* se ubicó en el otro extremo con las eficiencias mayores.

De la distribución de medianas, podemos observar que especies mas intolerantes como *Croton* y *Rollinia*, presentan los mayores valores de traslocación de nitrógeno, mientras que la tolerante *Calophyllum* presente el menor valor. Sin embargo, en ese continuun de valores, especies mas tolerantes como *Tapirira* y *Vochysia*, se encuentran con valores mayores que los esperados, mientras que la ya mencionada *Apeiba*, trasloca menos nitrógeno que sus similares en tolerancia (*Rollinia* y *Laetia*).

Los resultados de las comparaciones entre pares de especies para la variable Eficiencia en la traslocación de N (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$) se presentan en el Anexo 2, Cuadro 16.

Cuadro 20. Tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Eficiencia de Traslocación de Nitrógeno (%).

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
CROTKI	4	35.89	15.58
ROLLMI	4	35.36	37.07
VOCHF	9	24.59	25.04
TAPIGU	10	17.41	37.67
QUALPA	7	17.20	38.76
VIROSE	10	15.05	39.78
SIMAAM	10	14.78	29.12
LAETPR	5	12.02	27.73
APEIME	5	6.72	33.61
CALOBR	12	-1.63	48.71

En general, las especies traslocan una mayor cantidad de fósforo que de nitrógeno. Los valores obtenidos para fósforo son, en general, menores que los encontrados por Reich *et al.* (1995) para especies de distintas etapas de la sucesión.

Cuadro 21. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Eficiencia de Traslocación de Fósforo (%). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
CROTKI	4	73.88	7.82
LAETPR	5	50.00	35.90
TAPIGU	10	42.86	38.10
ROLLMI	4	47.73	18.18
VOCHF	9	40.00	42.50
QUALPA	7	40.00	50.00
APEIME	5	41.67	35.45
SIMAAM	10	30.93	50.00
VIROSE	10	19.64	100.00
CALOBR	12	22.50	40.00

Por el otro extremo, *Virola* y *Calophyllum* presentan los menores valores. Otras especies como *Qualea*, *Vochysia* y *Tapirira*, (consideradas por Díaz (1995) como Heliófila B, Intermedia y Tolerante respectivamente) presentan valores intermedios, teniendo *Tapirira* una de las mayores eficiencias.

Sin embargo, el trabajo de Killingbeck (1996) introduce el concepto de "reabsorción eficiente" (definido como el contenido terminal de nutrientes en hojas senescentes) como una forma válida para medir la traslocación de nutrientes, que además es útil en la evaluación de los procesos evolutivos y los mecanismos de selección que actúan en esta variable.

Si tomamos en cuenta esta nueva óptica, *Calophyllum* presenta los menores contenidos de nutrientes (tanto de nitrógeno como de fósforo) en hojas senescentes, como un rasgo evolutivo para conservar la mayor cantidad de nutrientes. Por el contrario, presenta los menores valores de eficiencia en la traslocación de nutrientes.

Lo contrario ocurre con *Croton*, pues presenta las mayores concentraciones en hojarasca, sin embargo, tiene los mayores valores de eficiencia.

Killingbeck (1996) propone valores para una reabsorción completa e incompleta. Todas las especies estudiadas presentan una reabsorción incompleta para nitrógeno, mientras que para fósforo *Calophyllum* se puede considerar de reabsorción completa. *Rollinia*, *Laetia*, *Tapirira*, *Qualea* y *Vochysia*, tiene una reabsorción intermedia, mientras que *Apelba*, *Croton*, *Virola* y *Simarouba* presentan una reabsorción incompleta.

7.2.7. Dureza

Croton y *Apeiba* no difieren entre si y presentan los menores valores de dureza (Cuadro 22). Un grupo relativamente grande formado por *Rollinia*, *Tapirira*, *Qualea*, *Virola* y *Vochysia* presentan valores intermedios de la variable. Por otro lado, *Calophyllum* presenta una dureza superior a la de las otras especies, no presentando semejanzas con ninguna especie.

Los valores encontrados de dureza fueron similares a los hallados en la isla de Barro Colorado por Coley (1983), en hojas maduras de individuos entre 1 y 2 m de altura, para las especies *Virola sebifera*, *Simarouba amara* y *Apeiba membranacea* (4,51, 4.99 y 3.06 N respectivamente). Los valores de la variable en el trabajo de Coley siguieron un ordenamiento de medias similar al encontrado para las medianas en el presente trabajo.

Cuadro 22. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Pruebas t , $p < 0.05$), número de individuos de donde proviene la muestra, tamaño de la muestra, media (\pm SD) para la variable Dureza (en Newtons). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	Nº ARBOLES	N	DUREZA
CALOBR	24	41	6.06 \pm 1.35
VOCHFE	28	46	4.23 \pm 0.88
VIROSE	33	71	4.17 \pm 0.85
QUALPA	18	39	4.16 \pm 0.85
TAPIGU	36	54	4.12 \pm 0.92
ROLLMI	9	16	3.91 \pm 0.71
LAETPR	11	19	3.56 \pm 0.69
SIMAAM	42	59	3.40 \pm 0.87
APEIME	14	36	2.99 \pm 0.76
CROTKI	5	17	2.54 \pm 0.78

El ordenamiento y las diferencias y similitudes entre especies para la variable dureza se asocian a la teoría existente, respaldadas por estudios en los tropicos (Coley 1983, Marquis y Braker 1994, Reich *et al.* 1995) y en zonas templadas (Dudt y Shure 1994, Feeny 1970). *Apeiba* y *Croton*, que presentaron los valores menores de dureza, fueron consideradas especies intolerantes a la sombra (clasificadas por Díaz (1995) como Intermedias y Heliófitas B respectivamente, mientras que Vera (1994) las consideró Heliófitas Durable y Heliófitas efímeras). Coley (1983) consideró a *Apeiba* como pionera. En el otro extremo, con valores muy superiores al resto, *Calophyllum* se presentó aislado de las demás especies, aunque ha sido clasificado en los estudios mencionados como heliófita B e Intermedia (Díaz 1995 y Vera 1994, respectivamente).

7.2.8. Taninos

El comportamiento del contenido de taninos totales fue muy variable y se encontraron especies intolerantes como *Croton* con altos contenidos, al igual que *Tapirira* y *Pentaclethra*, que son consideradas más tolerantes.

Las concentraciones de *Tapirira* son 8 veces mayores que los menores valores, encontrados en *Apeiba*. Un caso particular encontrado, es el de *Croton* que difiere solamente de *Apeiba* aunque tienen similares requerimientos de luz.

Los valores de fenoles totales de Coley (1983), si bien no pueden ser comparados pues se diferencia la metodología empleada, mostraron contenidos superiores para *Apeiba* en relación a *Simarouba*. La diferencia para Coley fue de 1.8 veces, mientras que en este trabajo la diferencia fue de 7 veces. Sin embargo, el

ordenamiento de medias para las especies fue similar que en las medianas del presente trabajo.

Cuadro 23 . Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Taninos (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
TAPIGU	19	26.30	9.70
CROTKI #	5	24.10	21.30
SIMAAM	16	22.85	18.20
PENTMA	20	22.10	15.10
LAETPR	10	16.90	17.20
VIROSE*	20	15.65	15.00
ROLLMI	7	9.80	11.90
QUALPA*	15	13.20	15.20
CALOBR	15	10.50	11.10
VOCHFÉ	20	8.30	11.30
APEIME	10	3.20	7.30

* *Viola* no es similar a *Qualea* a un nivel de probabilidad de 5%. Ver Matriz de probabilidades para Taninos en el Anexo 2, Cuadro 19.

Croton sólo difiere de *Apeiba*, a un nivel de probabilidad de 5 %.

Calophyllum, *Qualea* y *Vochysia* se ubicaron entre las especies de menores contenidos aunque son especies más tolerantes a la sombra y según Kitajima (1996), esta característica de tolerancia tiende a presentar mayores recursos asignados a defensa. Sin embargo, estas especies presentaron los mayores valores de dureza, por lo que la estrategia de defensa parece estar relacionada más a esta variable que a taninos. Esto es coherente con lo planteado por Coley (1983) que afirma que uno de las defensas más importantes es la dureza de las hojas.

7.2.9. Fibras y Lignina

Los contenidos de fibras y lignina mostraron un comportamiento similar, corroborados por la alta correlación que presentan estas variables ($r = 0.97$, $p < 0.0001$, Pearson). *Calophyllum* y *Pentachethra* presentan los mayores valores, aunque se diferencian significativamente.

Secuencialmente, tres de las especies intolerantes (*Croton*, *Apeiba* y *Rollinia*) no presentaron diferencias para ninguna de las variables, ubicandose en valores intermedios. *Qualea*, *Tapirira*, *Vochysia* y *Virola*, consideradas mas tolerantes, presentaron valores de medios a bajos, mientras que *Simarouba* se diferenció del resto por presentar contenidos bajo de lignina, pero medios de fibra.

Cuadro 24. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Lignina (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
CALOBR	15	24.10	15.20
PENTMA	20	20.80	11.10
APEIME	10	15.90	21.10
ROLLMI	7	15.10	11.90
CROTKI	5	11.80	3.30
VIROSE	20	11.05	4.60
VOCHF	20	10.00	8.90
TAPIGU	19	9.50	18.00
LAETPR	10	9.35	4.40
QUALPA	15	8.40	3.60
SIMAAM	16	8.05	8.00

Los valores extremos presentaron una diferencia de 2.9 para lignina y de 2.5 para fibras. Comparados con los valores obtenidos por Coley (1983), se encontraron grandes similitudes para los valores de fibra para las tres especies en común para los dos estudios (*Simarouba*, *Virola* y *Apeiba*), mientras que los valores de lignina son ligeramente superiores. En ambos casos, *Apeiba* fue la especie que presentó los mayores valores.

Es importante recalcar que especies con diferentes historias de vida difirieron en sus mecanismos de defensa, aunque no se evidenció un reemplazo de uno por otros. Por ejemplo, *Pentaclethra* presentó valores altos tanto para fibra-lignina como para taninos, mientras que *Vochysia* presentó valores bajos para todas estas variables.

Cuadro 25. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Contenido de Fibras (% peso). Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

	ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
	CALOBR	15	53.20	14.30
	PENTMA	20	44.05	16.70
	ROLLMI	7	34.60	8.60
	APEIME	10	33.95	19.60
	CROTKI	5	31.90	9.10
	VIROSE	20	29.15	6.20
	SIMAAM	16	29.10	9.20
	VOCHF	20	24.85	4.50
	TAPIGU	19	24.60	30.10
	LAETPR	10	22.80	24.50
	QUALPA	15	21.40	3.90

7.2.10. Herbivoría

La herbivoría fue mayor en especies de hojas blandas, de mayores contenidos de nutrientes (N, P y K) y mayores áreas específica foliar como *Croton* y *Apeiba*, mientras que especies como *Qualea* y *Calophyllum* presentaron los menores valores. *Qualea* y *Calophyllum* presentaron las hojas mas duras, una característica que ha sido mencionada como una de las defensas más importantes en plantas por Coley (1983), además de menores contenidos de nutrientes, en especial N, P y K. En algunos estudios de especies templadas (Dudt y Shure, 1994) se asociaron positivamente los grados de herbivoría a los contenidos totales de fenoles, pero en nuestro caso, *Qualea* y *Calophyllum* se presentaron entre las especies de menores contenidos de taninos.

Simarouba se comportó como una especie tolerante con bajos valores de la variable. Sólo el contenido de taninos encontrados en esta especie puede explicar este comportamiento, pues otros rasgos asociados a defensas contra herbivoría no destacan en esta especie.

Los relativamente altos valores de herbivoría asociados a *Vochysia*, pueden ser explicados también por el comportamiento encontrado en las variables dureza, fibra-lignina y taninos.

Pentaclethra por el contrario, presentó altos valores en lignina, fibras y taninos, pero sus valores de herbivoría pueden relacionarse a la alta concentración de nitrógeno en sus hojas verdes, otro rasgo que se relaciona a esta variable. En relación a ello, la herbivoría presentó una alta correlación con los contenidos de nitrógeno y fósforo en hojas verdes (0.83 y 0.91 respectivamente, Pearson, $p < 0.001$) coherente con los resultados de Coley (1983).

Cuadro 26. Resultados de las comparaciones independientes entre pares de especies (Prueba U de Mann Whitney, $p < 0.05$), tamaño de la muestra, mediana y rango para la variable Herbivoría. Especies que comparten una línea no son significativamente diferentes.

ESPECIE	N	MEDIANA	RANGO
CROTKI	2	0.359	0.192
APEIME	9	0.122	0.247
VOCHF	24	0.083	0.464
ROLLMI	9	0.079	0.184
PENTMA	22	0.070	0.237
LAETPR	10	0.056	0.193
TAPIGU *	23	0.073	0.162
VIROSE	23	0.048	0.142
CALOBR *	18	0.037	0.130
QUALPA	17	0.021	0.185
SIMAAM	22	0.017	0.067

* *Tapirira* no es similar a *Calophyllum* a un nivel de probabilidad de 5%. Ver Matriz de probabilidades para Herbivoría en el Anexo 2, Cuadro 22.

Coley (1983) encuentra también valores altos para *Apeiba* y relativamente menores para *Simarouba*, aunque en los dos casos los porcentajes de área consumida son superiores. Para *Virola*, en cambio, los valores de herbivoría son mucho menores.

Las tasas de herbivoría en hojas maduras encontradas por Coley (1990) para *Simarouba* y *Virola*, con dos mediciones en la época lluviosa y aproximadamente seis en la seca, fueron mucho menores que para su trabajo anterior (Coley, 1983) y que los encontrados en el presente, aunque algunas especies citadas como persistentes presentaron valores mayores a los aquí presentados, especialmente en la época lluviosa. Las especies mencionadas como pioneras obtuvieron valores similares y en algunos casos muy superiores a *Croton* (también durante la época lluviosa).

Los resultados de Coley (1990) indican que las hojas maduras de las especies pioneras son consumidas de 3 a 10 veces más rápidamente que las hojas maduras de las especies persistentes, mientras que en el presente trabajo las hojas de *Croton* fueron consumidas 21 veces más rápidamente que *Simarouba*.

7.3. Clasificación de Especies en base a las características foliares

Como primera medida se consideraron los estadísticos pseudo F y pseudo t^{**2} para una aproximación del número de conglomerados adecuados. El primero indicó a través de picos o máximos relativos, un número de 4, mientras que pseudo t^{**2} (por caídas o descensos) marcó 3 conglomerados. Finalmente se decidió utilizar la orientación dada por este último estadístico.

El dendrograma realizado a través de un procedimiento jerárquico aglomerativo que utilizó el método Ward, también distinguió de una forma clara tres agrupamientos. De acuerdo a esto se formaron 3 grupos que se muestran en el Cuadro 27 .

El análisis discriminante canónico busca confirmar la clasificación realizada por medio del análisis de conglomerados y por otro lado, dar información sobre las variables que influyen en la separación de los grupos.

Cuadro 27. Resultados del procedimiento jerárquico aglomerativo por el método Ward. Especies, grupo al que fue asignado, frecuencia y porcentaje del total por grupo.

ESPECIES	GRUPO	FRECUENCIA	%
<i>Croton smithianus</i>	1		
<i>Apeiba membranacea</i>	1		
<i>Rollinia microsepala</i>	1	3	27.3
<i>Simarouba amara</i>	2		
<i>Virola sebifera</i>	2		
<i>Qualea paraense</i>	2		
<i>Vochysia ferruginea</i>	2		
<i>Tapirira guianensis</i>	2		
<i>Laetia procera</i>	2	6	54.5
<i>Pentaclethra macroloba</i>	3		
<i>Calophyllum brasiliense</i>	3	2	18.2

El análisis univariado realizado por este procedimiento (ANOVA, prueba F) mostró como altamente significativas ($p < 0.01$) a las variables : contenido de K en hojas verdes, contenido de lignina y contenido de fibras. Por otro lado, fueron significativas ($p < 0.05$) el área específica foliar, los contenidos de Mg y P en verde y la asignación relativa de biomasa a hojas.

En el Cuadro 28 se muestran las correlaciones que se presentan entre las variables originales y las canónicas 1 y 2.

La variable CAN1 mostró un contraste de tres de las variables originales, área específica foliar, contenido de K y P en hojas verdes, con la biomasa relativa de hojas. Esto implicaría que una mayor asignación de recursos en biomasa de hojas estaría correlacionada a menores valores de área específica foliar y menores contenidos de K y P.

Cuadro 28 . Correlaciones de las variables originales con las variables canónicas CAN1 y CAN2.

VARIABLES	CAN1	CAN2
Herbivoría	0.67	0.00
Producción de Hojas	0.31	0.52
Area Específica Foliar	0.76	0.24
Contenido de Ca Foliar	0.39	0.58
Contenido de Mg Foliar	0.65	0.37
Contenido de K Foliar	0.86	0.12
Contenido de P Foliar	0.74	0.09
Contenido de N Foliar	0.58	0.01
Biomasa Relativa de Hojas	-0.73	0.21
Lignina	0.16	-0.95
Fibra	0.15	-0.94
Taninos	-0.29	0.04

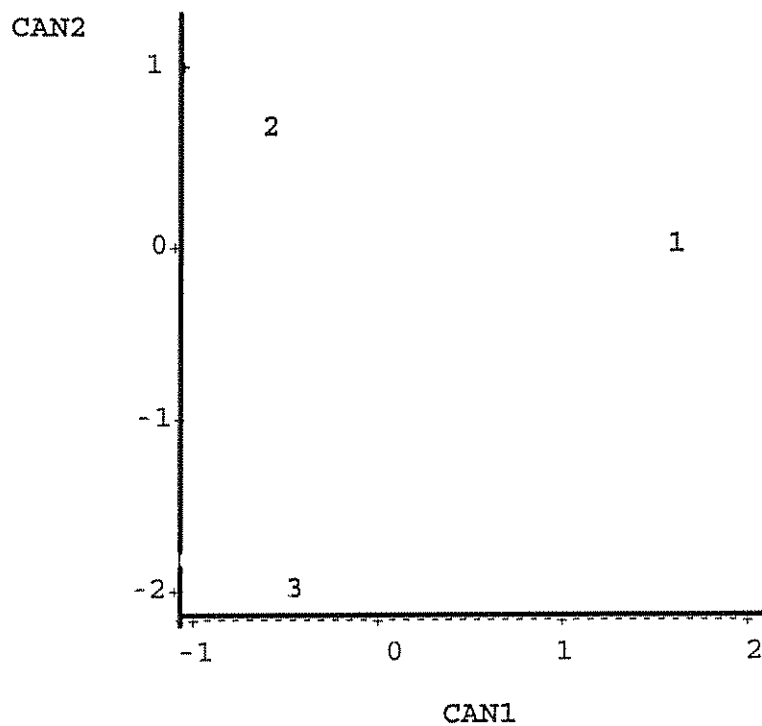
Por otro lado, la variable canónica CAN2 presentó a los contenidos de lignina y fibras como las que producen la separación de los grupos. Estas dos variables presentaron una alta correlación ($r=0.97$, Pearson $p < 0.0001$).

De acuerdo a lo mostrado por las variables canónicas (CAN1 y CAN2) se separaron los grupos de la manera mostrada en la Figura 11.

Las características de las variables CAN1 y CAN2 nos permite describir los grupos de la siguiente manera :

Grupo 1: este grupo está formado por especies que presentan una baja asignación de recursos a hojas, y por ende una relativamente alta a tallos. También invierten en hojas de área específica alta, o sea de gran superficie fotosintética pero con estructuras "baratas" y con altos contenidos de P y K. En cambio, como en el grupo 2, no se asignan demasiados recursos a ligninas y fibras, que son estructuras costosas y de largo plazo. Atendiendo a las especies que lo constituyen, este grupo se denominará como intolerante.

Figura 11 . Proyección de los grupos conformados sobre los dos primeros ejes del análisis discriminante canónico.



Los Grupos 2 y 3 se diferencian del Grupo 1 por una mayor asignación en biomasa relativa de hojas, áreas específicas mayores y menores contenidos de P y K. Estos dos grupos parecen no asignar sus recursos prioritariamente a la producción de hojas o a la manutención de hojas grandes.

La diferenciación entre los grupos 2 y 3 está dada por los contenidos de lignina y fibra. El Grupo 2 presenta esencialmente contenidos relativamente bajos. En este grupo se incluyen especies con tolerancias diferentes a la luz. Esto supondría un conjunto de especies con una gran plasticidad, que no invierten sus recursos en defensas de tipo cuantitativo como la lignina y la fibra y que presentan contenidos medios de nutrientes, especialmente K y P. Estas especies se denominarían intermedias.

Grupo 3: las especies de este grupo presentan altos contenidos de lignina y fibra. Son básicamente esciófitas, por lo que la costosa inversión en ligninas y taninos es adecuada para poder sobrevivir más tiempo en condiciones de sombra.

8. DISCUSION

8.1. Efectos de la iluminación y de las clases de tamaño

Los resultados de la influencia de la luz y los tamaños de regeneración en las características foliares fueron muy variables. Algunas características se asociaron bien a los estudios precedentes (AEF, CAEF, Dureza, contenido de ligninas y taninos).

Es notable como la variable AEF tuvo una respuesta acorde a lo pronosticado para 6 de 9 especies en estudio (Bongers y Popma, 1988a). Esto podría indicar que esta variable es de convergencia evolutiva (Bongers y Popma, 1988a). Si ponemos atención en las especies que presentaron diferencias, pertenecen a un amplio rango de supuestas tolerancias a la luz, pero con un comportamiento similar en cuanto a su respuesta a incrementos de iluminación. Mas bien el AEF, como rasgo, podría asociarse a una respuesta a sucesos similares. O sea, que las especies que presentaron esta respuesta en condiciones de diferente iluminación (*Apeime, Qualea, Simarouba, Tapirira Virola y Vochysia*), presentan esta respuesta de un incremento de superficie fotosintetizadora, ante una mejor condición de iluminación, que le permite responder con mas eficiencia al cambio.

Es interesante notar que existieron pocas diferencias en las variables cuando se tomó en cuenta el tamaño de la regeneración, y las que se observaron se pueden asociar a una mayor o menor disponibilidad de luz. Dentro de este contexto, Clark y Clark (1992) encontraron diferencias significativas en la mortalidad de individuos de regeneración, entre las mismas clases de tamaño analizadas en el presente estudio. Esta mortalidad diferencial, sin embargo no se reflejó en las

características foliares ni en la asignación de biomasa del presente estudio. Esto implicaría que estudios de características foliares pueden realizarse tanto en individuos pequeños como grandes, siendo las condiciones de luz las que reflejan los cambios más importantes. A pesar del subjetivismo en la medición de las categorías de luz (Clark y Clark, 1992), esta tiene una mejor respuesta que los tamaños de regeneración.

8.2. Las características foliares y los gremios ecológicos

Muchas de las características foliares evaluadas en función de la pertenencia posible de las especies a distintos gremios ecológicos se han comportado de acuerdo a los estudios existentes. Las especies presentaron un patrón caracterizado por colocar en los extremos de los valores de cada variable un grupo de especies previamente clasificadas como intolerantes (*Croton*, *Apeiba* y *Rollinia*) y por el otro lado, *Calophyllum*, acompañado en algunos casos por *Pentaclethra*, *Qualea*, *Vochysia* y *Tapirira*, especies por lo general clasificadas como tolerantes, al menos a nivel de su regeneración. Este es el caso de las variables producción de hojas, área específica foliar, contenidos de P, N y K en hojas verdes y hojarasca, eficiencia de traslocación de N y P, dureza y herbivoría. Las demás variables (CAEF, asignación relativa de biomasa a hojas, contenido de Ca y Mg en hojas verdes y hojarasca, lignina, fibra y taninos) presentaron un comportamiento mucho más difícil de interpretar en forma univariada.

Un conjunto de especies (*Simarouba*, *Laetia*, *Rollinia*, *Virola*, *Vochysia* y *Tapirira*) de distintos grados de tolerancia a la sombra, presentó un comportamiento muy dispar, siendo en algunas variables equiparables a especies esciófitas y en otros, con rasgos típicamente intolerantes. Este comportamiento puede deberse a que las características foliares tomadas no caracterizaron bien el comportamiento de

estas especies o bien que las variables en mención no tuvieron relación a las diferencias planteadas de tolerancia/intolerancia. También ese comportamiento podría ser debido a que estas especies poseen una plasticidad amplia en sus requerimientos y respuestas. Si tomáramos esta última interpretación estas especies podrían asociarse a las que han sido denominadas por algunos autores como "dependientes de claros" (aquellas que presentan una gran respuesta a la luz) (Popma *et al.*, 1988) y por otros como generalistas (Welden *et al.*, 1991).

El análisis discriminante canónico realizado, mas bien apoya esta última opción. El área foliar, junto al contenido de P y K y a la asignación de biomasa relativa a hojas fue capaz de separar las especies mas intolerantes de las demás en su primer proceso aglomerativo (*Croton*, *Apeiba* y *Rollinia*). Posteriormente separa las especies mas tolerantes (*Calophyllum* y *Pentaclethra*), diferenciándolas del resto por sus contenidos de lignina y fibra. Las restantes (*Laetia*, *Tapirira*, *Vochysia*, *Virola*, *Qualea* y *Simarouba*) comparten características foliares, pero ninguna con la significancia como para poder subdividir este grupo.

Las características principales del grupo de especies en este estudio (*Laetia*, *Tapirira*, *Vochysia*, *Virola*, *Qualea* y *Simarouba*) que pueden definirse como "dependientes de claros" o "generalistas", son su plasticidad en las distintas características foliares, que son la respuesta a diferentes condiciones ambientales asociadas a respuestas posiblemente más rápidas a cambios en la disponibilidad de luz (Popma *et al.*, 1988) Asociado a esto, estas especies deberían presentar altas respuestas fotosintéticas a la luz, una gran variedad de estrategias de escape a herbívoros y contenidos de nutrientes relativamente altos capaces de responder ante un crecimiento inesperado.

En su trabajo sobre crecimientos de diferentes especies en el bosque de La Tirimbina a partir de diámetros de 10 cm, Camacho y Finegan (1997) realizaron una clasificación de las especies en base a la velocidad de crecimiento. Si

consideramos que los mayores crecimientos se asocian a las especies más intolerantes a la luz (Bazzaz, 1991), *Vochysia*, *Simarouba* y *Croton* se presentan como las especies más intolerantes y de mayores crecimientos (en el denominado testigo), mientras que *Apeiba* y *Virola* están entre las de menores crecimientos (Camacho y Finegan, 1997). Este comportamiento no se condice con lo encontrado en el presente estudio para las especies mencionadas, lo que lleva a concluir que para una misma especie, los individuos de regeneración presentan diferentes estrategias que aquellas de individuos maduros. Estas observaciones también han sido mencionadas por Clark y Clark (1992) aunque para otras variables en estudio.

Uno de los objetivos del presente trabajo fue poner a prueba clasificaciones ecológicas preexistentes, en base a las características foliares estudiadas. Es importante hacer notar que los aportes que los diferentes estudios realizan en base a estudios cuantitativos de diferentes variables, colaboran en la interpretación del comportamiento de las especies, como la base para el manejo y su conservación. Si bien los resultados de este estudio, difieren de las clasificaciones en estudios preexistentes (Díaz, 1995), nos acerca al conocimiento de las especies en estudio y coloca sobre bases más sólidas las clasificaciones subjetivas.

En el Cuadro 29, se aprecian dos clasificaciones en base a estudios de variables cuantitativas, las de Díaz (1995) que toma en cuenta variables como abundancia, iluminación de copas, proporción en fase de bosque, coeficiente de elongación, diámetros máximos y presencia en el banco de semillas ; las del presente trabajo y la clasificación cualitativa realizada por Finegan (citada por Díaz, 1995), todas basadas en las observaciones realizadas en el bosque de La Tirimbina.

Cuadro 29. Clasificaciones cualitativas y cuantitativas en gremios ecológicos

ESPECIES	CUALITATIVA Finegan (en Díaz, 1995)	CUANTITATIVA Díaz (1995)	CUANTITATIVA Ortín (1997)
<i>Croton</i>	heliófita efímera	heliófita B	intolerante
<i>Apeiba</i>	heliófita durable	intermedia	intolerante
<i>Rollinia</i>	heliófita durable	heliófita A	intolerante
<i>Laetia</i>	heliófita durable	heliófita A	intermedia
<i>Simarouba</i>	heliófita durable	intermedia	intermedia
<i>Tapirira</i>	tolerante	tolerante	intermedia
<i>Virola</i>	tolerante	tolerante	intermedia
<i>Vochysia</i>	heliófita durable	intermedia	intermedia
<i>Pentaclethra</i>	tolerante	intermedia	tolerante
<i>Qualea</i>	intermedia	heliófita B	intermedia
<i>Calophyllum</i>	intermedia	heliófita B	tolerante

Las clasificaciones evidencian diferencias en la asignación de las especies en diferentes gremios. Sin embargo, esto podría reafirmar lo ya mencionado, de las diferencias entre individuos de regeneración e individuos adultos, ya que la clasificación de Díaz (1995) toma tanto clases pequeñas de tamaño como latizales y fustales.

9. CONCLUSIONES

1. Las características foliares en alta y baja iluminación siguieron patrones ya establecidos para las variables en estudio. El área específica foliar fue mayor para individuos desarrollados en la sombra y por ser una de las variables de mayor respuesta entre las especies estudiadas puede considerarse de convergencia evolutiva. El contenido específico de agua foliar, la dureza y el contenido de nitrógeno en hojas verdes fueron mayores para individuos de mas tamaño y mejor iluminados. Por otro lado, el contenido de magnesio en hojas verdes y hojarasca fue mayor para Simarouba en individuos pequeños y menos iluminados.
2. No presentaron diferencias importantes entre las categorías de tamaño, por lo que se considera que no son determinantes en el comportamiento de las variables estudiadas.
3. Las características foliares dinámicas, el área específica foliar y las variables relacionadas al contenido de N, P y K son las que, en forma univariada, explicaron en mayor medida diferencias entre las especies coherentes con su asignación, a priori, en grupos ecológicos.
4. Grupos de variables son los que mejor clasifican las especies dentro de diferentes grupos ecológicos (utilizando metodologías multivariadas), manifestándose una gran relación a las clasificaciones ecológicas existentes. Un número importante de especies pueden clasificarse, con base en las variables medidas en el presente estudio, como "generalistas", "dependientes de claros" o intermedias.

5. Existen evidencias marcadas que indican que las especies difieren en sus requerimientos y comportamientos entre la etapa de regeneración y la etapa madura. Esto implicaría asignaciones a diferentes gremios ecológicos según la etapa de desarrollo del individuo.

6. Las clasificaciones cuantitativas aportan al conocimiento de las especies y colaboran en la asignación en gremios ecológicos. Sin embargo, se hace necesaria la identificación de variables o grupos de variables con mayor poder discriminante en relación a gremios ecológicos y su comprobación con un gran número de especies.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ANDELBERG, M.R. 1973. Cluster analysis for application. New York, Academic Press.
- BAZZAZ, F.A. ; PICKETT, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:287-310.
- BAZZAZ, F.A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. *In* Gomez-Pompa, A ; Whitmore, T.C. ; Hadley, M., eds. Rain forest regeneration and management. Paris, UNESCO. 457 p. (Man and the Biosphere Series, v. 6).
- BONGERS, F. ; POPMA, J. 1988a. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive. *In* Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Utrech, Holanda, Rijksuniversiteit Utrech. 185p.
- , 1988b. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *In* Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Utrech, Holanda, Rijksuniversiteit Utrech. 185 p.
- , 1988c. Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to canopy gaps. *In* Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Utrech, Holanda, Rijksuniversiteit Utrech. 185 p.
- CAMACHO, M. ; FINEGAN, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultura en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico N° 295. CATIE. 38 p.
- CHAPIN , F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:233-260
- CLARK, D.A. ; CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3): 315-344.
- COLEY, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53(2):209-233.

- , 1987. Patrones en las defensas de las plantas: ¿porqué los herbívoros prefieren ciertas especies?. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl.1): 151-164.
- , 1990. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. In: Leigh, E.G. ; Rand, A.S. ; Windsor, D.M. eds. *Ecología de un bosque tropical. ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Balboa, Panamá, Smithsonian Tropical Research Institute. P.191-200.
- COOKE, F.P.; BROWN, J.P. ; MOLE, S. 1984. Herbivory, foliar enzyme inhibitors, nitrogen and leaf structure of young and mature leaves in a tropical forest. *Biotropica* 16(4):257-263.
- COSTA RICA. INSTITUTO METEOROLOGICO NACIONAL. 1992. *Apuntes climatológicos Estación La Selva, período 1956-1986*. San José, Costa Rica. s.p.
- DAWKINS, H.C. ; FIELD, D.R.B. 1978. A long term surveillance system for British woodland vegetation. Department of Forestry, Oxford University, Oxford, England.
- DIAZ GONZALES, J.C. 1995. Caracterización de la iluminación de micrositios de regeneración de 14 especies arbóreas en un bosque húmedo intervenido en Costa Rica, y el efecto de la intervención sobre la abundancia de la regeneración natural. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- DIRZO, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl.1): 119-131.
- DRECHSEL, P. ; ZECH, W. 1991. Foliar nutrient levels of broad-leaved tropical trees: A tabular review. *Plant and Soil* 131: 29-46.
- DUDT, J.F. ; SHURE, D.J. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* 75(1) :86-98.
- EVANS, G.C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth*. California, University of California Press. 734 p. (Studies in Ecology, v. 1).
- FEENY, P.P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 15 :565-581.
- FETCHER, N, OBERBAUER, S.F. ; CHAZDON, R.L. 1994. Physiological ecology of plants. In McDade, L.A. ; Bawa, K.S. ; Hespeneide, H.A. ; Hartshorn, G.S. eds. *La Selva : ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Londres, The University of Chicago Press.

- FETCHER, N, OBERBAUER, S.F., ROJAS, G. ; STRAIN, B.R. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl.1): 97-110.
- GLASS, G. ; STANLEY, J. 1988. Métodos estadísticos aplicados a las Ciencias Sociales. Ed. PRENTICE-Hall Hispanoamericana. 597 p.
- GOMEZ-POMPA , A. ; BURLEY, F.W. 1991. The management of natural tropical forests. *In* Gomez-Pompa, A ; Whitmore, T.C. ; Hadley, M., eds. Rain forest regeneration and management. Paris, UNESCO. 457 p. (Man and the Biosphere Series, v. 6).
- GRUBB, P.J. 1995. Mineral nutrition and soil fertility. *In* Lugo, A.E. ; Lowe, C. eds. Tropical forests: management and ecology. New York, Springer-Verlag. 465 p. (Ecological Studies, v. 112).
- GRUBB, P.J., TURNER, I.M. ; BURSLEM, D.F.R.P. 1994. Mineral nutrient status of coastal hill dipterocarp forest and adinandra belukar in Singapore : analysis of soil, leaves and litter. *Journal of Tropical Ecology* 10 :559-577.
- GUTSCHICK, V.P. 1981. Evolved strategies in nitrogen acquisition by plants. *American Naturalist* 118 :607-637.
- HERRERA, B. ; FINEGAN, B. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. *Plant and Soil* 60(1) :1-9.
- HOLDRIDGE, L.R. 1987. Ecología basada en zonas de vida. Trad. H.Jiménez S.. San José, C.R., IICA. 216 p.
- KAPELLE, M. ; LEAL, M.E. 1996. Changes in leaf morphology and foliar nutrient status along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biotropica* 28(3) :331-344.
- KAUFMAN, L. ; ROUSSEEUW, P. 1990. Finding groups in data. An introduction to cluster analysis. Chichester, J. Wiley. 342 p.
- KILLINGBECK, K.T. 1996. Nutrients in senesced leaves : keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77(6) : 1716-1727.
- KITAJIMA, K. 1996. Ecophysiology of topical tree seedlings. *In* Mulkey, S.S. ; Chazdon, R.L. ; Smith, A.P. eds. Tropical forest plant ecophysiology. New York, Chapman and Hall.

- KURSAR, T.A. ; COLEY, P.D. 1991. Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rain forest species: implications for herbivory. *Biotropica* 23(2):141-150.
- LAMBERS, H. ; POORTER, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higer plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23: 187-261.
- LEIGH, E.G. ; WINDSOR, D.M. 1990. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de la Isla de Barro Colorado. In: Leigh, E.G. ; Rand, A.S. ; Windsor, D.M. eds. *Ecología de un bosque tropical. ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Balboa, Panamá, Smithsonian Tropical Research Institute.
- MARQUIS, R.J. ; BRAKER, E.H. 1994. Plant-Herbivore Interactions : diversity, specificity, and impact. *In* McDade, L.A. ; Bawa, K.S. ; Hespeneide, H.A. ; Hartshorn, G.S. eds. *La Selva : ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Londres, The University of Chicago Press.
- MATA, R. 1997. Estudio detallado de suelos. Area de Demostración e Investigación La Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica. Centro Agronomico Tropical de Investigacion y Enseñanza.
- MEDINA, E. 1995. Physiological ecology of trees and application to forest management. *In* Lugo, A.E. ; Lowe, C. eds. *Tropical forests: management and ecology*. New York, Springer-Verlag. 465 p. (Ecological Studies, v. 112).
- NORMAN, G. ; STREINER, D. 1996. *Bioestadística*. Madrid, España, Editorial Mosky/Doyma Libros. 260p.
- OBERBAUER, S.F. ; DONNELLY, M.A. 1986. Growth analysis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *New Phytologist* 104: 517-521.
- ; CLARK, D.A.; CLARK, D.B. ; QUESADA, M. 1989. Comparative analysis of photosinthetic light environments within the crowns of juvenile rain forest trees. *Tree Physiology* 5 : 13-23.
- POPMA, J. ; BONGERS, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *In* *Trees and gaps in a mexican tropical rain forest*. Utrech, Holanda, Rijksuniversiteit Utrech. 185p.

- , BONGERS, F.; WERGER, M.J.A. 1988. Gap-dependence and leaf characteristics of tropical rain forest species. *In* Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Utrech, Holanda, Rijksuniversiteit Utrech. 185p.
- PROCTOR, J. 1984. Tropical forest litterfall. II. The data set. *In* Sutton, S.L.; Chadwick, A.C. eds. Tropical rain forest: the Leeds symposium. Leeds Philosophical and Literary Society. 335 p.
- QUIROS, D.; y FINEGAN, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico N° 225. 25p.
- ; FINEGAN, B. 1996. Manejo en un bosque muy húmedo premontano. Area de Demostración e Investigación La Tirimbina. *In* CATIE. Silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales. Curso intensivo internacional.v2. Estudios de casos. CATIE. Materiales de Enseñanza n° 34.
- REED, J. 1986. Relationships among soluble phenolics, insoluble proanthocyanidins and fiber in East African browse species. *Journal of Range Management* 39(1):5-7.
- REICH, P.B., ELLSWORTH, D.S.; UHL, C. 1995. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology* 9: 65-76.
- RUNDEL, P.W.; BECKER, P.F. 1987. Cambios estacionales en las relaciones hídricas y en la fenología vegetativa de plantas del estrato bajo del bosque tropical de la Isla de Barro Colorado, Panamá. *Revista de Biología Tropical*, 35 (Supl.1): 71-84.
- VAN SOEST, P.J. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. 2. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists*. 46:828.
- VERA, N. 1994. Variación de microclima y su efecto sobre las características fotosintéticas y de morfología foliar de 10 especies arbóreas de un bosque lluvioso de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 99p.
- VITOUSEK, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient efficiency. *American Naturalist* 119 (4):553-572.
- , 1984. Litterfall, nutrients cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65(1):285-298.

----- ; SANFORD, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.

WELDEN, C.W. ; HEWETT, S.W. ; HUBBELL, S.P. ; FOSTER, R.B. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72(1) :35-50.

ANEXOS

Anexo 1

Cuadro 1. Especies que presentaron diferencias significativas entre categorías de iluminación y clases de regeneración, para las distintas variables del presente estudio. Para dureza la prueba utilizada fue ANOVA, test de Tukey; para las restantes se utilizó la prueba de rangos de Wilcoxon. $P < 0.05$. Entre paréntesis figura la categoría que presenta el mayor valor de la variable

VARIABLES	ENTRE CLASE DE REGENERACION ¹	ENTRE CLASE DE ILUMINACION ²
BIOMASA RELATIVA DE HOJAS	CALOBR (1) VIROSE (1)	LAETPR (2)
BROTOS	CALOBR (1)	
DUREZA	QUALPA (2) SIMAAM (2)	QUALPA (2) SIMAAM (2)
HERBIVORIA	SIMAAM (2) VOCHF (1)	QUALPA (1)
CA EN HOJARASCA		SIMAAM (2)
CA EN HOJAS VERDES		TAPIGU (2) VIROSE (2)
MG EN HOJARASCA	SIMAAM (1)	
MG EN HOJAS VERDES	SIMAAM (1)	
K EN HOJARASCA	VOCHF (1)	
K EN HOJA VERDE	QUALPA (1)	CALOBR (1) VIROSE (1)
P EN HOJA VERDE	SIMAAM (1)	SIMAAM (1) VOCHF (2)
N EN HOJARASCA	SIMAAM (1)	
N EN HOJAS VERDES	TAPIGU (2) VIROSE (2) VOCHF (2)	SIMAAM (1) TAPIGU (2) VOCHF (2)
AEF	PENTMA (1) QUALPA (1) SIMAAM (1) TAPIGU (1)	APEIME (1) QUALPA (1) SIMAAM (1) TAPIGU (1) VIROSE (1) VOCHF (1)
CAEF	LAETPR (2) QUALPA (2) SIMAAM (2) TAPIGU (2)	APEIME (2) SIMAAM (2) TAPIGU (2)
LIGNINA	VOCHF (2)	
FIBRA	TAPIGU (2)	
TANINOS	PENTMA (1) QUALPA (1) TAPIGU (1)	

1 : (1) = CR1 : individuos mayores de 30 cm de altura y menos de 1 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP)

(2) = CR2 : individuos entre 1 cm y 5 cm de DAP.

2 : (1) = Luz baja (CI1)

(2) = Luz alta (CI2)

