

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA

PROGRAMA DE ENSEÑANZA

AREA DE POSGRADO

EFFECTOS DEL APROVECHAMIENTO DE UN BOSQUE HUMEDO TROPICAL SOBRE EL MICROAMBIENTE Y SU INFLUENCIA EN LA REGENERACION DE SITIOS PERTURBADOS

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

Magister Scientiae

por

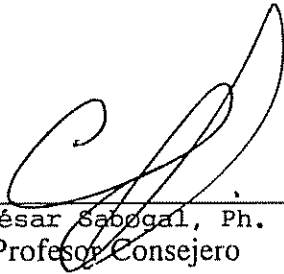
ELIAS MELO DE MIRANDA

CATIE
Turrialba, Costa Rica
1993

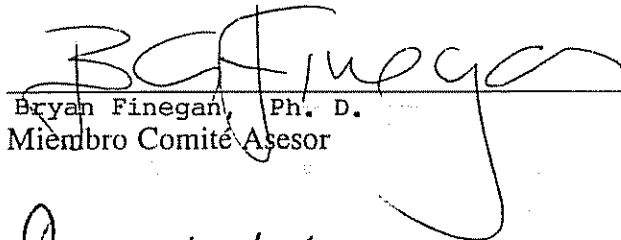
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Jefatura del Area de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales
MAGISTER SCIENTIAE

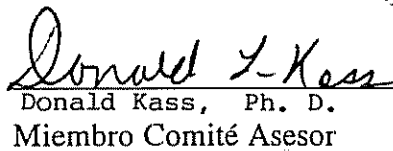
FIRMANTES:



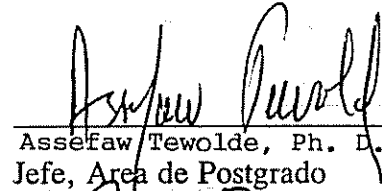
César Sabogal, Ph. D.
Profesor Consejero



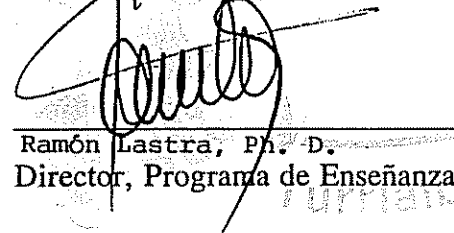
Bryan Finegan, Ph. D.
Miembro Comité Asesor



Donald Kass, Ph. D.
Miembro Comité Asesor



Assefaw Tewolde, Ph. D.
Jefe, Area de Postgrado



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



Elias Melo de Miranda
Candidato

DEDICATORIA

A mis queridos hijos Eluan e Ileana y a mi esposa Socorro

A mi madre Iracema y a la memoria de mi padre Edgar

A mis hermanos y demás familiares

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis sinceros agradecimientos a todas las personas que directa o indirectamente colaboraron en la realización del presente trabajo. Al Dr. Cesar Sabogal, profesor consejero, por haberme dado la oportunidad de realizar este trabajo y por su competente conducción del mismo. Al Dr. Bryan Finegan por su imprescindible colaboración. Al Dr. Donald Kass por su valioso apoyo y amistad.

Al compañero Fernando Carrera Mag. Sc. por sus valiosas sugerencias en todas las fases del trabajo. A Martín Artavia por su colaboración en la identificación botánica de las especies. A Carlos Pérez, obrero calificado del proyecto CATIE/RENARM-Producción de Bosque Natural, por su decisivo apoyo en los trabajos de campo.

Deseo finalmente agradecer a todos los compañeros de la promoción CATIE 91-93 por la amistad compartida durante el período de estudio.

Mis agradecimientos a la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA por haber financiado mis estudios. Al CATIE, al proyecto RENARM - PBN por el apoyo material en las actividades de campo y de oficina y, a la Organización de Estudios Tropicales (OET) estación biológica La Selva por el apoyo en el análisis de las fotografías hemisféricas.

BIOGRAFIA

Elias Melo de Miranda, hijo de Edgar Ferreira de Miranda y de Maria Iracema de Melo, nació en la ciudad de Boca do Acre - Estado do Amazonas - Brasil el 19 de enero de 1963. Realizó sus estudios primarios y secundarios en la ciudad de Rio Branco, Estado do Acre, en la Escuela de 1º grau Marechal Arthur da Costa e Silva y en el antiguo Complexo Escolar de Ensino Médio - CESEME. Ingresó en la Universidad Federal do Acre, donde se graduó con el título de Engenheiro Agrônomo el año de 1987.

De marzo de 1988 a noviembre de 1989 laboró en la Empresa de Assistência Técnica e Extensão Rural do Estado do Acre - EMATER-ACRE como extensionista rural.

En diciembre de 1989 ingresó en el actual Centro de Pesquisa Agroflorestal do Estado do Acre - CPAF/ACRE de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA, donde labora actualmente.

El año de 1991 ingresó al Programa de Maestria del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) donde fue graduado como Mag. Sc. en sistemas de producción sostenible en el área de silvicultura y agroforestería, con énfasis al Manejo de Bosques Tropicales en 1993.

CONTENIDO

	página
DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTO.....	iv
BIOGRAFIA.....	v
CONTENIDO.....	vi
LISTA DE CUADROS.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xviii
RESUMEN.....	xx
RESUMO.....	xxi
SUMMARY.....	xxii
1. INTRODUCCION.....	1
2. REVISION DE LITERATURA.....	4
2.1. Impacto del aprovechamiento sobre las propiedades físicas del suelo.....	4
2.1.1. Erosión.....	4
2.1.2. Remoción.....	4
2.1.3. Compactación.....	5
2.2. Impactos del aprovechamiento sobre las propiedades químicas del suelo.....	7
2.2.1. Impactos sobre el balance de nutrientes en bosques húmedos tropicales.....	7
2.2.2. Mineralización del Nitrógeno de la materia orgánica del suelo.....	9
2.3. Impactos del aprovechamiento sobre la regeneración natural en sitios perturbados.....	10
2.4. Estudio del microclima forestal con el uso de fotografía hemisférica.....	12
2.4.1. Análisis de la fotografía hemisférica.....	17

2.5.	Estudio de la vegetación en bosques naturales.....	18
2.5.1.	Propósitos de los análisis de la vegetación.....	18
2.5.2.	Comportamiento de la población en la comunidad.....	18
2.6.	Métodos de campo.....	20
2.6.1.	Area mínima de la comunidad.....	20
2.6.2.	Abundancia relativa de las especies.....	22
2.6.2.1.	Indices de diversidad.....	22
2.6.3.	Interrelación de las especies con factores ambientales.....	26
2.6.4.	Descriptorios ecológicos del ambiente.....	27
2.7.	Técnicas de muestreo.....	28
2.7.1.	Variables determinantes.....	31
2.8.	Relación entre variables.....	35
2.9.	Análisis de la información de campo.....	36
2.9.1.	La matriz básica de datos y las técnicas Q y R.....	37
2.9.2.	Análisis de conglomerados ("Cluster Analysis").....	38
2.9.3.	Análisis de componentes principales.....	39
2.9.4.	Análisis discriminante.....	41
3.	MATERIALES Y METODOS.....	42
3.1.	Area de estudio.....	42
3.1.1.	Localización.....	42
3.1.2.	Descripción del sitio.....	42
3.1.3.	Descripción del aprovechamiento.....	44
3.2.	Método de muestreo.....	45
3.3.	Variables medidas y toma de datos.....	48
3.3.1.	Evaluación de la perturbación causada por remoción del suelo.....	48
3.3.2.	Medición de las pérdidas de suelo por hidroerosión laminar.....	48
3.3.3.	Estudio de parámetros indicativos del proceso de compactación.....	49

3.3.3.1. Densidad aparente.....	50
3.3.3.2. Conductividad hidráulica.....	50
3.3.3.3. Resistencia a la penetración.....	50
3.3.3.4. Contenido de humedad.....	51
3.3.3.5. Porosidad total.....	51
3.3.3.6. Determinación granulométrica.....	51
3.3.4. Estudio de parámetros indicativos de la fertilidad del suelo.....	51
3.3.4.1. Determinación de la mineralización del nitrógeno de la materia orgánica.....	52
3.3.4.2. Análisis químicos.....	53
3.3.5. Toma y análisis de las fotografías hemisféricas.....	53
3.3.6. Estudio de la regeneración en sitio perturbados.....	55
3.4. Ordenamiento de la información.....	56
3.5. Análisis estadísticos.....	60
4. RESULTADOS Y DISCUSION.....	63
4.1. Descriptores físicos del microambiente.....	63
4.1.1. Textura del suelo.....	63
4.1.2. Hidroerosión laminar, pendiente y remoción del suelo.....	66
4.1.3. Compactación del suelo en los sitios perturbados.....	71
4.1.4. El factor de sitio total (T.S.F) en los sitios perturbados.....	77
4.1.5. Resumen.....	79
4.2. Descriptores químicos del microambiente.....	81
4.2.1. Reacción del suelo y materia orgánica.....	81
4.2.2. Disponibilidad de nutrientes.....	85
4.2.3. Mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo.....	88
4.2.4. Resumen.....	96
4.3. La vegetación.....	97
4.3.1. Análisis de la diversidad de especies.....	99

4.3.2.	Análisis de frecuencia de las especies por estrato.....	101
4.3.3.	Correlación de la vegetación con los factores microambientales.....	103
4.4.	Análisis multivariados.....	107
4.4.1.	Análisis de conglomerados ("Cluster analysis").....	108
4.4.2.	Análisis de frecuencia cruzada.....	117
4.4.3.	Análisis de componentes principales.....	119
4.4.4.	Análisis discriminante.....	122
5.	CONCLUSIONES.....	126
6.	RECOMENDACIONES.....	128
7.	BIBLIOGRAFIA.....	130
8.	ANEXOS.....	136

LISTA DE CUADROS

En texto:	página
Cuadro 1. Escala de cobertura de Braun-Blanquet (modificada), de Kuchler y Fosberg.....	34
Cuadro 2. Lista de las 42 especies leñosas seleccionadas para ser usadas en los análisis. Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica.....	57
Cuadro 3. Lista de las 20 variables usadas como descriptores ecológicos de las 30 unidades muestrales obtenidas en los cinco estratos comprendidos en el estudio. Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica.....	58
Cuadro 4. Variables usadas en el estudio de la mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo de las 30 muestras obtenidas en los cinco estratos considerados en el estudio, utilizándose dos métodos de incubación <i>in situ</i> . Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica.....	59
Cuadro 5. Valores de mediana para las variables arena, limo y arcilla (%) y la clasificación de la textura del suelo, por estrato.....	63
Cuadro 6. Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable contenido de arena.....	64
Cuadro 7. Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable contenido de limo.....	65
Cuadro 8. Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable contenido de arcilla.....	66
Cuadro 9. Valores de mediana para las variables hidroerosión laminar, pendiente y remoción del suelo por estrato..	67
Cuadro 10. Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable pendiente.....	68

Cuadro 11.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable remoción del suelo.....	69
Cuadro 12.	Coefficientes de correlación r_s (Spearman) entre las variables de interés ecológico que presentaron correlación significativa.....	70
Cuadro 13.	Valores de mediana para los parámetros indicadores de compactación y humedad del suelo, por estrato....	71
Cuadro 14.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable contenido de humedad.....	73
Cuadro 15.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable resistencia a la penetración.....	74
Cuadro 16.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable densidad aparente.....	75
Cuadro 17.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable conductividad hidráulica.....	75
Cuadro 18.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable porosidad total.....	76
Cuadro 19.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable factor de sitio total (T.S.F %), por estrato.....	78
Cuadro 20.	Valores de $ Z $ y niveles de sinificancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos tomados por pares con respecto a la variable factor de sitio total (T.S.F).....	79
Cuadro 21.	Valores de mediana para las variables pH, contenido de materia orgánica (%) y acidez extraíble (meq/100ml suelo), por estrato.....	81

Cuadro 22.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable pH.....	83
Cuadro 23.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable contenido de materia orgánica.....	84
Cuadro 24.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable acidez extraíble.....	84
Cuadro 25.	Valores de mediana para la disponibilidad de fósforo, calcio, magnesio y potasio (meq/100ml suelo) por estrato.....	85
Cuadro 26.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable disponibilidad de fósforo.....	86
Cuadro 27.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable disponibilidad de calcio.....	87
Cuadro 28.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable disponibilidad de potasio.....	87
Cuadro 29.	Valores de mediana para las variables evaluadas en el estudio de la mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo (mg/kg).....	88
Cuadro 30.	Coefficientes de Correlación $r =$ (Spearman) entre las disponibilidades iniciales de amonio (NH_4I) y nitrato (NO_3I) con sus respectivas disponibilidades después de 31 días de incubación <i>in situ</i> usando los métodos de incubación A y B.....	91
Cuadro 31.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable disponibilidad inicial de nitrato.....	92

Cuadro 32.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable amonio (método A).....	93
Cuadro 33.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable nitrato (método A).....	94
Cuadro 34.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable nitrato (método B).....	94
Cuadro 35.	Valores de $ Z $ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable mineralización del nitrógeno de la materia orgánica (método A).....	95
Cuadro 36.	Índice de importancia para las 42 especies leñosas seleccionadas en los cinco estratos en estudio, bosque natural intervenido. Costa Rica, 1993.....	98
Cuadro 37.	Índices de diversidad de especies calculados para cada estrato en estudio. Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica,.....	99
Cuadro 38.	Valores de abundancia de las especies leñosas y pioneras en relación al número total de especies y al factor de sitio total (T.S.F), por estrato.....	104
Cuadro 39.	Coefficientes de correlación $r =$ (Spearman) entre el número total de especies, número de especies leñosas y número de especies pioneras por parcela con los factores microambientales.....	106
Cuadro 40.	Índice de importancia y frecuencia de las especies leñosas para cada uno de los grupos determinados por el análisis de conglomerados.....	111
Cuadro 41.	Análisis de varianza multivariada para la discriminación entre los dos grupos de muestras obtenidos en el análisis de conglomerados.....	122
Cuadro 42.	Porcentaje de contribución de cada factor ambiental a la distancia multivariada total (importancia relativa) y los coeficientes de la función discriminante entre los dos grupos de muestras obtenidos en el análisis de conglomerados.....	123

Cuadro 43.	Coordenadas para cada muestra a lo largo del eje de la función discriminante acerca de los dos grupos definidos en el análisis de conglomerados.....	124
------------	--	-----

En anexo:

Cuadro 1A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de arena (%) por estrato.....	137
Cuadro 2A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de limo (%) por estrato.....	137
Cuadro 3A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de arcilla (%) por estrato.....	138
Cuadro 4A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable pendiente (%) por estrato.....	138
Cuadro 5A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable remoción del suelo por estrato, medida en una escala de cinco niveles de perturbación.....	139
Cuadro 6A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable hidroerosión laminar (ton) por estrato...	139
Cuadro 7A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable humedad del suelo (%) por estrato.....	140
Cuadro 8A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable resistencia a la penetración (lbs/cm ² = 0,454kg) por estrato.....	140
Cuadro 9A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable densidad aparente (l/kg) por estrato.....	141
Cuadro 10A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable conductividad hidráulica (cm/h) por estrato.....	141
Cuadro 11A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable porosidad total (%) por estrato.....	142
Cuadro 12A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable pH por estrato.....	142
Cuadro 13A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de materia orgánica (%) por estrato.....	143

Cuadro 14A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable acidez extraíble (meq/100ml suelo) por estrato.....	143
Cuadro 15A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable disponibilidad de fósforo (mg/l) por estrato.....	144
Cuadro 16A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable disponibilidad de calcio (meq/100ml suelo) por estrato.....	144
Cuadro 17A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable disponibilidad de magnesio (meq/100ml suelo) por estrato.....	145
Cuadro 18A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable disponibilidad de potasio (meq/100ml suelo) por estrato.....	145
Cuadro 19A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido inicial de nitrato y amonio (mg/kg), usado en la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato.....	146
Cuadro 20A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de amonio inicial (mg/kg), usado en la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato.....	146
Cuadro 21A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de nitrato inicial (mg/kg), usado en la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato.....	147
Cuadro 22A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de amonio (mg/kg), después de 31 días de incubación <i>in situ</i> , usándose el método A, para la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato.....	147
Cuadro 23A.	Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de nitrato (mg/kg), después de 31 días de incubación <i>in situ</i> , usándose el método A, para la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato.....	148

- Cuadro 24A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de amonio (mg/kg), después de 31 días de incubación *in situ*, usandose el método B, para la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato.....148
- Cuadro 25A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de nitrato (mg/kg), después de 31 días de incubación *in situ*, usandose el método B, para la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato.....149
- Cuadro 26A. Familias, número de géneros y especies determinadas en 30 muestras obtenidas en los cinco estratos comprendidos en el estudio. Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica.....150
- Cuadro 27A. Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en el estrato patio de montaña. Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica.....152
- Cuadro 28A. Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en el estrato camino principal. Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica.....152
- Cuadro 29A. Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en el estrato camino secundario. Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica.....153
- Cuadro 30A. Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en el estrato claro de tumba. Bosque natural intervenido, Guapiles, Costa Rica,1993.....154
- Cuadro 31A. Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas sotobosque determinadas en el estrato bosque no intervenido. Guapiles, Costa Rica,1993.....155
- Cuadro 32A. Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la primera asociación del análisis de conglomerados.....156

Cuadro 33A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la segunda asociación del análisis de conglomerados.....	156
Cuadro 34A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la tercera asociación del análisis de conglomerados.....	157
Cuadro 35A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la cuarta asociación del análisis de conglomerados.....	158
Cuadro 36A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la quinta asociación del análisis de conglomerados.....	159
Cuadro 37A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la sexta asociación del análisis de conglomerados.....	160
Cuadro 38A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la séptima asociación del análisis de conglomerados.....	161
Cuadro 39A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la ochava asociación del análisis de conglomerados.....	162
Cuadro 40A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la novena asociación del análisis de conglomerados.....	163
Cuadro 41A.	Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas dominantes que no se asociaron a ninguno de los grupos determinados en el análisis de conglomerados.....	164

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del área de estudio. Finca "Los Laureles de Corinto", Guápiles - Costa Rica.....	43
Figura 2. Mapa de planificación del aprovechamiento. Finca "Los Laureles de Corinto", Guapiles, Costa Rica.....	46
Figura 3. Contenido de arena, limo y arcilla por estrato.....	64
Figura 4. Valores de los indicadores de compactación y de contenido de humedad (%) medidos en cada estrato.....	72
Figura 5. Niveles de pH en los sitios de estudio.....	82
Figura 6. Contenido de materia orgánica por estrato.....	82
Figura 7. Disponibilidad de P, Ca, Mg, K, y la acidez extraíble en los sitios de estudio.....	86
Figura 8. Concentraciones iniciales de amonio y nitrato comparado con los valores obtenidos después de 31 días usando dos métodos de incubación <i>in situ</i>	89
Figura 9. Cantidad inicial de amonio y nitrato y la mineralización después de 31 días de incubación <i>in situ</i>	90
Figura 10. Distribución de frecuencia por estrato comparado a ley de frecuencia de Raunkiaer.....	102
Figura 11. Número total de especies determinado por estrato comparado al número de especies leñosas y pioneras.....	105
Figura 12. Distribución de frecuencia de ocurrencia de las 42 especies leñosas seleccionadas para el estudio.....	109
Figura 13. Dendrograma del agrupamiento de 42 especies leñosas determinado por el análisis de conglomerados usando la técnica del ligamiento promedio.....	110
Figura 14. Distribución de frecuencia de las especies agrupadas por el análisis de conglomerados.....	112
Figura 15. Dendrograma del agrupamiento de los estratos obtenido del análisis de conglomerados usando la técnica del ligamiento promedio, utilizando los datos de abundancia de 42 especies leñosas seleccionadas en los estratos.....	114

- Figura 16. Dendrograma del agrupamiento de unidades muestrales (parcelas) obtenidos del análisis de conglomerados usando la técnica del ligamiento promedio. Se utilizaron 20 factores ambientales como descriptores del microambiente.....116
- Figura 17. Resultados del análisis de frecuencia cruzada entre los grupos de especies leñosas y los estratos en estudio.....118
- Figura 18. Componentes principales 1 y 2, mostrando la distribución de las 30 muestras en el espacio definido por las 42 especies leñosas seleccionadas.....120
- Figura 19. Componentes principales 1 y 2 mostrando la distribución de las 30 muestras en el espacio definido por 13 factores ambientales evaluados en cada estrato.....121
- Figura 20. Análisis discriminante simples para dos grupos de muestras determinados por el análisis de conglomerados, mostrando las coordenadas de las 30 muestras tomadas en los cinco estratos distribuidas a lo largo del eje de la función discriminante.....125

MIRANDA, E. M. de. 1993. Efectos del aprovechamiento de un bosque húmedo tropical sobre el microambiente y su influencia en la regeneración de sitios perturbados. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 164p.

Palabras claves: Bosque intervenido, aprovechamiento planificado, perturbación del suelo, erosión, compactación, fertilidad, mineralización del nitrógeno, radiación bajo dosel, regeneración, sucesión secundaria, análisis multivariada.

RESUMEN

Se presenta un análisis del efecto del aprovechamiento planificado de un bosque húmedo tropical sobre las características microambientales en sitios perturbados, relacionando la regeneración con el grado de perturbación en cada sitio. Como forma de promover el manejo sostenido, fueron aplicadas en las diferentes operaciones del aprovechamiento técnicas con el objetivo de reducir los daños al bosque remanente. El estudio se desarrolló en un bosque muy húmedo tropical de la vertiente atlántica de Costa Rica, entre diciembre de 1992 y julio de 1993.

Fue utilizado el muestreo aleatorio estratificado para la toma de datos de campo, seleccionando un área representativa del bosque recién aprovechado, la cual se dividió en cinco estratos: (1) patio de montaña, (2) camino Principal, (3) camino secundario, (4) claro de tumba y (5) bosque no intervenido. En cada estrato se establecieron seis parcelas de 9m², dentro de las cuales se evaluaron las características físicas y químicas del suelo, la radiación total bajo dosel usando el factor de sitio total (T.S.F) obtenido por medio de análisis de fotografías hemisféricas, y las características de la vegetación, estimando cobertura, densidad y frecuencia de las especies presentes. Los datos obtenidos fueron analizados usando pruebas no paramétricas (prueba de Wilcoxon y coeficiente de correlación de Spearman) y técnicas multivariadas de clasificación (análisis de conglomerados), ordenación (análisis de componentes principales) y discriminación (análisis discriminantes simples), con el propósito de determinar las similitudes y diferencias entre los estratos a través del agrupamiento de las muestras tomadas.

Los resultados mostraron la formación de dos grupos distintos de muestras, presentando una mayor similitud entre las muestras tomadas en el patio de montaña y el camino principal y entre las del camino secundario, el claro de tumba y el bosque no intervenido. Las diferencias entre los estratos fueron más evidentes entre estos dos grupos. Los valores obtenidos para las variables utilizadas como indicadores del grado de perturbación fueron moderados en el primer grupo, que ocupa un área poco representativa de la superficie del bosque aprovechado y, más bajos en el segundo grupo. De estos resultados, se concluye que la perturbación causada por el aprovechamiento planificado es mínima, la cual no constituye un factor limitante a la obtención de regeneración de valor silvicultural en el bosque remanente.

MIRANDA, E. M. de. 1993. Efeitos do aproveitamento de uma floresta húmida tropical sobre o microambiente e sua influencia na regeneração de sítios perturbados. Tese Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 164p.

Palavras chaves: Floresta perturbada, perturbação, remoção do solo, erosão, compactação, fertilidade, mineralização de nitrogênio, radiação sob dossel, fotografia hemisférica, regeneração, sucessão secundária, análise multivariada.

RESUMO

Apresenta-se uma análise do efeito do aproveitamento planejado de uma floresta húmida tropical sobre as características microambientais em sítios perturbados, relacionando a regeneração com o grau de perturbação em cada sítio. A floresta encontra-se sob manejo, e aplicaram-se durante todas as fases do aproveitamento, técnicas para reduzir os danos à floresta remanescente visando o manejo sustentado. O estudo foi realizado no período de dezembro de 1992 e julho de 1993.

Utilizou-se a amostragem aleatória estratificada para a toma de dados de campo, selecionando uma área representativa da floresta recém aproveitada a qual se dividiu em cinco estratos: (1) Patio de estocagem, (2) Caminho Principal, (3) Caminho Secundário, (4) Clareira de derruba e (5) Floresta não perturbada. Em cada estrato estabeleceram-se seis parcelas de 9m², dentro das quais avaliaram-se as características físicas e químicas do solo, a radiação total sob dossel, usando o fator de sitio total (T.S.F), obtido por meio de análise de fotografias hemisféricas, e as características da vegetação, estimando a cobertura, densidade e frequência das espécies presentes. Os dados analisaram-se usando provas não paramétricas (prova de Wilcoxon e coeficiente de correlação de Spearman) e técnicas multivariadas de classificação (análise de conglomerados), ordenação (análise de componentes principais) e discriminação (análise discriminante simples) com o propósito de determinar as semelhanças e diferenças entre os estratos através do agrupamento das amostras tomadas.

Os resultados mostraram a formação de dois grupos distintos de amostras, com maior semelhança entre as amostras tomadas no patio de estocagem e caminho principal e entre as do caminho secundário, clareira de derruba e floresta não perturbada. As diferenças entre os estratos foram mais evidentes entre estes dois grupos. Os valores obtidos para as variáveis utilizadas como indicadores do grau de perturbação foram moderados no primeiro grupo, que ocupa uma área pouco representativa da superfície do bosque aproveitado, e mais baixos no segundo grupo. Destes resultados se conclui que a perturbação causada pelo aproveitamento planejado é mínima, a qual não constitui um fator limitante à obtenção de regeneração de valor silvicultural na floresta remanescente.

MIRANDA, E. M. de. 1993. Effect of the utilization of the humid tropical rainforest on the microenvironment, and its influence in the regeneration of disturbed sites. Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 164p.

Key words: disturbed forest, disturbance, soil elimination, erosion, solidity, fertility, nitrogen mineralization, radiation under canopy, hemispheric photograph, regeneration, secondary succession, multiple analyses.

SUMMARY

An analysis of the effect of the planned utilization of a humid tropical rainforest on the microenvironmental characteristics of disturbed sites, by relating regeneration with the degree of disturbance in each site, is presented. The forest is under management; techniques to diminish damage to the remaining forest were applied as a way to promote sustainable management. The study was carried out in a very humid tropical rainforest of the Atlantic region of Costa Rica, between December 1992 and July 1993.

An stratified aleatory sampling was used to obtain field data, selecting a representative area of the recently used forest, which was divided into five strata: (1) Landing patio (2) Main Road, (3) Secondary way, (4) Cleared area, and (5) Undisturbed forest. In each stratum, six 9 m² plots were established within which the soil physical and chemical characteristics, total radiation under canopy using the total site factor (T.S.F) obtained through the analysis of hemispheric photographs, and the characteristics of vegetation estimating cover, density and frequency of present species were evaluated. The data obtained was analyzed using non-parametric tests (Wilcoxon test and Spearman correlation coefficient) and multiple techniques for classification (cluster analysis), ordination, (principal components analysis) and discrimination (simple discriminant analyses) with the purpose of determining similarities and differences between the strata through grouping of the samples taken.

The results showed formation of two different groups of samples, presenting greater similarity between the samples taken in the landing patio and Main road, and between those of the secondary way, tomb clear and non-disturbed forest. The differences between strata were more evident between these two groups. Values obtained for the variables used as indicators of degree of disturbance were moderate in the first group, which includes a non-representative area of the surface of the forest used and, lower in the second group. From these results, it can be concluded that disturbance caused by planned utilization is minimum, which does not constitute a limiting factor for the obtaining of the regeneration of the silvicultural value of the remanant forest.

1. INTRODUCCION

El aprovechamiento del bosque es una de las varias actividades humanas que causan perturbaciones a los recursos naturales y al ambiente, las cuales pueden tener consecuencias ecológicas y económicas cuando las operaciones son ejecutadas sin la utilización de criterios de sostenibilidad.

El bosque húmedo tropical es uno de los ecosistemas más complejos de la tierra, caracterizándose por un ciclo de nutrientes casi cerrado, que involucra una serie compleja de mecanismos de retroalimentación directos e indirectos entre suelo y vegetación, en los cuales las pérdidas del sistema equivalen aproximadamente a las entradas, cuando se habla de bosques maduros no perturbados (Bruijnzeel, 1990).

Debido a su naturaleza, el aprovechamiento siempre producirá algún daño al ecosistema forestal y su intensidad es influenciada por el método utilizado. Por lo tanto, deben tomarse medidas para minimizar los efectos negativos y rehabilitar los sitios dañados, asegurándose así la cosecha futura. Para facilitar la planificación de estas actividades los efectos del aprovechamiento tienen que ser evaluados (Soerianegara, 1978).

Finegan (1992), basándose en los trabajos de Jonkers (1987), datos del Proyecto CATIE/COSUDE y Dawkins (1958), concluye que un aprovechamiento selectivo representa, en términos de apertura de claros en el bosque, una perturbación 10 - 20 veces más extensa que la perturbación natural esperada en el año del aprovechamiento. En Surinam, para una intensidad máxima de tala de sólo 4 m²/ha de área basal (tal vez 10 árboles /ha) la superficie abierta en claro fue de más de 40% y la superficie total (incluyendo los caminos) ascendió a más de 50% (Jonkers, 1987).

Gran parte de esta área abierta puede tener una recuperación lenta, reflejada en una disminución de la productividad en los sitios perturbados, cuya magnitud dependerá del grado de

resistencia del suelo a la alteración de sus propiedades físicas y químicas (Finegan, 1992a). Esto es más problemático cuando se consideran áreas que presentan restricciones de orden legal, biológicas, topográficas o técnicas (pendientes, quebradas, especies protegidas, etc), las cuales reducen demasiado el volumen futuro a aprovechar.

Por lo tanto, la cuantificación de los daños y el conocimiento de la reacción del bosque a los impactos causados por el aprovechamiento, son una necesidad, si se quiere reducir los mismos y obtener un manejo de rendimiento sostenido, justificándose de este modo la realización de cualquier investigación que contribuya en este sentido.

Hing Nim (1978) apunta como uno de los serios problemas a largo plazo en el aprovechamiento de bosques de dipterocarpáceas, el fracaso en obtener una exitosa regeneración después del corte, a causa de varios factores: insuficiente regeneración de plántulas en el bosque virgen, elevada mortalidad de plántulas debido a los daños de corte y arrastre, infrecuente floración de árboles comerciales, invasión de malezas y pobre fertilidad del suelo.

La intensidad de los cambios en las condiciones microambientales del bosque aprovechado juegan un importante papel en la regeneración del sitio perturbado, cuya velocidad de recuperación está directamente relacionada con el grado de perturbación a que fue expuesto.

Estos cambios se manifiestan principalmente en los siguientes factores indicadores de perturbación: remoción y compactación del suelo, erosión, interferencia en el ciclaje de nutrientes, y en la intensidad de la radiación solar en los sitios perturbados, que es determinada por el grado de apertura del dosel. La sumatoria de estos factores es determinante en la definición de las especies que se establecerán en cada sitio perturbado.

El aprovechamiento planificado, entendiéndose por esto el empleo de un conjunto de técnicas con el objetivo de reducir los

daños al bosque remanente, es una alternativa muy discutida últimamente como la condición necesaria para viabilizar la producción del bosque natural en forma ecológica y económicamente aceptable. Así se coseguiría aumentar la rentabilidad de la actividad forestal en régimen sostenible, posibilitando la utilización económica permanente de los bosques húmedos tropicales, lo que seguramente evitaría su desaparición.

El presente estudio parte de la hipótesis de que la perturbación causada por el aprovechamiento planificado de un bosque húmedo tropical no provoca alteraciones en las condiciones microambientales, que vengán a impedir la obtención de regeneración de valor silvicultural en el bosque remanente.

El objetivo general de este estudio fue determinar el grado de perturbación del microambiente causado por las operaciones de aprovechamiento de un bosque húmedo tropical y relacionarlas con la regeneración de los sitios perturbados. Los objetivos específicos fueron:

- Cuantificar las pérdidas de suelo dentro del área de estudio, provocadas por remoción durante el aprovechamiento y por hidroerosión laminar post-aprovechamiento.

- Determinar el grado de compactación del suelo en sitios sometidos a diferentes niveles de perturbación.

- Determinar los niveles de fertilidad del suelo en los sitios perturbados.

- Determinar la radiación total bajo dosel en los sitios perturbados, mediante el uso de fotografías hemisféricas.

- Estimar la composición general de especies y establecer la correlación entre la presencia de especies leñosas y pioneras con los factores microambientales en cada sitio.

- Caracterizar y establecer comparaciones entre los sitios en estudio usando descriptores del microambiente y las características de la vegetación.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Impactos del aprovechamiento sobre las propiedades físicas del suelo

2.1.1 Erosión

Los problemas de erosión en los suelos forestales son debido a que muchos de los proyectos de aprovechamiento no son controlados o planeados adecuadamente y se construyen muchos caminos y se extraen las trozas con maquinaria pesada. El suelo es perturbado durante la construcción de caminos de extracción y el arrastre de trozas. El movimiento de vehículos también causa daños al suelo forestal en terminos de remoción y compactación. Cuando ocurren tormentas, las gotas de lluvia golpean fuerte y repetidamente el suelo desnudo y los caminos y pistas llegan a transformarse en vías fluviales para el escurrimiento del agua de lluvia, dando lugar al proceso erosivo con elevadas pérdidas de suelo, que inciden en la reducción de la fertilidad del suelo, a causa de la remoción de la capa superficial rica en humus y nutrientes y la sedimentación de arroyos y ríos (Hing Nim, 1978).

2.1.2 Remoción

El aprovechamiento del bosque húmedo tropical causa perturbación de diferentes intensidades por remoción del suelo forestal, debido a la necesidad de construir caminos, siendo muchas veces necesario remover gran cantidad de suelo para disminuir la pendiente. El arrastre de trozas y el tráfico de máquinas también contribuyen en gran proporción al disturbio de la superficie del suelo forestal.

Kamaruzaman y Majid (1992), analizando las operaciones de aprovechamiento en un bosque de colina en Malasia Peninsular, concluyeron que el aprovechamiento tradicional en este país causa severas perturbaciones al suelo. Encontraron que el 23.1 % del

área total aprovechada sufrió perturbaciones de diferentes niveles.

2.1.3 Compactación

Los parámetros indicativos de compactación más utilizados son la densidad aparente, la conductividad hidráulica y la resistencia a la penetración.

El cambio en el estado de compactación del suelo origina una variación volumétrica del mismo y esto se debe a: compresión de partículas sólidas del suelo, compresión de líquidos y gases dentro de los espacios porosos, cambios en los contenidos de líquidos y gases y rearrreglos de las partículas del suelo (Tafur, 1976, citado por Barroso, 1991).

Las características del suelo que determinan la compactación son la textura, la estructura y, dentro de esta última, la porosidad, la infiltración y el contenido de humedad del suelo.

El suelo está compactado cuando el movimiento de agua y aire son restringidos, reflejando en una densidad aparente alta. Cuando hay compactación, el desarrollo de las raíces se reduce, hay escasez de oxígeno por alta resistencia mecánica y por la ausencia de macroporos accesibles; este proceso es más intenso en la superficie (Blake y Harlge, 1986, citados por Barroso, 1991).

Estudios sobre la compactación del suelo debido al aprovechamiento en bosques húmedos tropicales son pocos en la literatura, destacándose el de Hendrison (1990) en Surinam.

Este autor, relacionando la compactación del suelo con la densidad aparente, concluyó que esta fue moderadamente afectada en las viales por el transporte de trozas. El camino primario fue intensivamente usado, pero posiblemente debido a que el arrastre se vio limitado a la estación seca, cuando el contenido de humedad del suelo es relativamente bajo, no se registraron mayores efectos sobre esta variable.

El mismo autor, estudiando la conductividad hidráulica del suelo en ocho caminos en cuatro diferentes tipos de suelo, encontró que todos los caminos fueron afectados por el movimiento del "skidder". Él considera que los diferentes tipos de suelo reaccionaron de manera similar, probablemente porque la estructura del suelo fue más perturbada por movimientos intensivos del "skidder" que por otros factores. El suelo superficial fue más susceptible.

Dado los cambios relativamente menores en el contenido de humedad de campo y el volumen de aire, la significativa reducción de la conductividad hidráulica del suelo superficial fue probablemente causada más por efecto de embarramiento (impactos de la llanta), que por reducción de volumen (Hendrison, 1990).

En cuanto a la relación entre compactación del suelo y resistencia a la penetración, en este estudio se concluyó que las mediciones con penetrómetro no fueron satisfactorias para evaluar la compactación del suelo, pues fueron influenciadas por el contenido de humedad del suelo. De esta forma, se encontró una resistencia relativamente baja sobre las pistas húmedas. Como la mayoría de las mediciones fueron realizadas con un contenido de humedad cerca de la capacidad de campo, el cual es frecuentemente el caso en bosques húmedos, es dudoso si la resistencia a la penetración puede ser usada como un factor confiable de resistencia para suelos forestales. Así, a pesar del gran número de mediciones con el penetrómetro tomadas en las unidades de observación, fue difícil establecer una relación clara entre la resistencia a la penetración y el grado de compactación del suelo. De cualquier modo, no se encontraron relaciones entre otros factores del suelo y la resistencia a la penetración (Hendrison, 1990).

2.2 Impactos del aprovechamiento sobre las propiedades químicas del suelo

2.2.1 Impactos sobre el balance de nutrientes en bosques húmedos tropicales

Varios trabajos de investigación y revisiones de literatura han sido publicados sobre el balance de nutrientes en bosques no intervenidos, destacándose entre otros los siguientes: Bruijnzeel (1990), Vitousek & Sanford (1986), Brinkmann (1984), Parker (1983), Jordan (1982 y 1985), Whitmore (1981), Grimm & Fassbender (1981a y b) y Nye (1961). En el caso de bosques intervenidos, hay muy pocos trabajos: Poels (1987).

Proctor (1987), citado por Bruijnzeel (1990), suministró la siguiente descripción concisa del mayor camino de los ciclos biogeoquímicos en el bosque, vinculando los varios compartimientos:

"Los nutrientes entran en el ecosistema con la lluvia, deposición de polvo y aerosoles, por fijación por microorganismos encima y por debajo del suelo (en el caso de nitrógeno), y por meteorización de la roca madre (excepto para nitrógeno). El mayor compartimiento de nutrientes encima del suelo es el dosel (definido como el total de la comunidad de plantas) y hay un flujo de nutrientes de este hacia el piso del bosque en la caída de pequeños y grandes residuos vegetales y en el lavado de hojas y tallos por la precipitación, la cual usualmente llega a ser enriquecida por nutrientes de hojas y corteza. Una proporción de los nutrientes encima del suelo está en la materia orgánica muerta, tal como en los árboles muertos en pie y en los pequeños y grandes residuos en la camada de mantillo sobre el piso del bosque.

Los nutrientes son gradualmente liberados de la materia muerta por descomposición por intermedio de animales del suelo y microorganismos. La descomposición es compleja y puede involucrar inmovilización de nutrientes, así como su liberación.

Los nutrientes (cationes) son tomados de complejos intercambiables del suelo por las raíces (probablemente en asociación con micorrizas), las cuales suministran un compartimiento vivo debajo del suelo y los exportan hacia el dosel. Las raíces liberan nutrientes en forma de secreciones, así como por la muerte y descomposición de sus partes. Pérdidas permanentes de nutrientes ocurren a través de la erosión superficial, el fuego, las pérdidas en agua de drenaje y, en el caso de nitrógeno, por acción abiótica o denitrificación microbial. Algunos elementos, particularmente fósforo, pueden efectivamente salir del sistema por conversión en formas inorgánicas insolubles dentro del suelo".

El aprovechamiento del bosque interfiere directamente en estos ciclos a través de la reducción de la fitomasa y provocando cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo en las áreas perturbadas.

Con respecto a la biomasa, Jonkers (1987), citado por Finegan (1992), calculó que la fitomasa promedio en un bosque húmedo tropical primario de Surinam es de unas 450 t/ha⁻¹ para árboles dap \geq 5 cm. El aprovechamiento elimina entre un 10% y un 25% de esta fitomasa (árboles extraídos más árboles destruidos). Gran parte de esta fitomasa (ramas, hojas, raíces y madera podrida o dañada) se decompone en el bosque, liberando los nutrientes que contiene, existiendo el riesgo de alguna pérdida de nutrientes por lixiviación. La otra parte es exportada del bosque con la extracción de las trozas comerciales.

Pérdidas significativas de nutrientes podrían poner en peligro la producción sostenible. Sin embargo, el estudio de Poels (1987) en un bosque húmedo tropical bajo manejo en Surinam, concluyó que las pérdidas de nutrientes fueron mínimas. La cantidad de nutrientes aportada por la precipitación siempre fue mayor que las salidas del ecosistema estudiado (Poels, 1987), citado por Finegan (1992).

2.2.2 Mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo

La distribución del nitrógeno en los perfiles del suelo es variable y depende de la cantidad, el origen y el grado de descomposición de la materia orgánica en los diferentes horizontes. En general, la mayor concentración de nitrógeno y la mayor actividad microbiana se encuentran localizadas en los primeros centímetros del suelo, sobre todo en las zonas tropicales, donde la presencia de aluminio a mayor profundidad limita la actividad microbiana y la profundización de raíces (Vilas Boas, 1990).

La descomposición del nitrógeno orgánico del suelo en compuestos inorgánicos, los cuales son absorbidos por las plantas (proceso denominado "mineralización"), consiste de tres etapas (Sánchez, 1981):

1. Aminización: la transformación de proteínas en aminas;
2. Amonificación: la transformación de aminas en amonio (NH_4^+) y
3. Nitrificación: la transformación de amonio en nitrato (NO_3^-), con una etapa intermedia corta de formación de nitrito (NO_2^-).

En oposición a la mineralización está la inmovilización. En este proceso, el nitrógeno inorgánico es incorporado e inmovilizado temporalmente en la biomasa microbiana.

El proceso de mineralización de los compuestos nitrogenados del suelo es lento. Los datos existentes al respecto son variables, considerándose valores desde 1 - 2 por ciento para climas templados (Fassbender y Bornemisza, 1987) hasta 5 - 12 por ciento (Bernhard-Reversat, 1982) en zonas tropicales.

La tasa de mineralización del nitrógeno depende de la temperatura, de la relación C/N, del pH del suelo, del tipo y cantidad de arcillas, de la humedad, del oxígeno disponible (Nye, 1961; Sánchez, 1981), de la población microbiana (Vitousek y Matson, 1985) y del fósforo disponible (Purchase, 1974; Hue y

Adams, 1984).

Los procesos de mineralización del nitrógeno son más intensos a menor relación C/N, en pH neutro a ligeramente alcalino, a mayor temperatura media anual, a mayor disponibilidad de fósforo, a mayor número de microorganismos y a la mayor humedad en el suelo. Sí bien cuando el espacio con aire es menor a 10 - 20 por ciento, la actividad de organismos nitrificadores se ve limitada por falta de O_2 (Runge, 1983). En condiciones de clima y vegetación similares, los suelos arcillosos presentan menor mineralización que los limosos y arenosos (Fassbender y Bornemisza, 1987), debido a una protección física de los agregados contra el ataque microbiano (Ladd et al., 1985).

Vitousek y Denslow (1986), usando una combinación de incubación en el campo (muestras disturbadas de suelos en bolsas plásticas enterradas) y en laboratorio, encontraron una disponibilidad extremadamente alta de nitrógeno (mineralización neta) en un bosque húmedo de tierra baja sobre suelos volcánicos en La Selva, Costa Rica, promediando entre 50-80 $\mu g/g^{-1}/mes$ (822 $kg/ha^{-1}/año$). Cabe observar que los suelos donde se realizó el referido estudio, a pesar de su origen volcánico, son muy viejos y meteorizados, presentando por lo tanto una baja fertilidad.

Yavitt y Wieder (1988), estudiando el potencial de mineralización de nitrógeno en ocho suelos de superficie de tierras bajas en un bosque tropical húmedo en la isla de Barro Colorado, Panamá, observaron en todos los suelos que la mayor parte del nitrógeno mineralizado era nitrificado, y se producía acumulación de NO_3^- a una razón lineal aproximada sobre un período de incubación de 32 días.

2.3 Impactos del aprovechamiento sobre la regeneración natural en sitios perturbados

Abdulhadi et al. (1981), estudiando el efecto del aprovechamiento mecanizado en un bosque de Dipterocarpaceas en parcelas con suelo descubierto, registraron seis meses después

del aprovechamiento una invasión severa de especies pioneras. Ninguna especie del bosque primario invadió el suelo abierto, aunque en áreas aprovechadas más viejas fue común la presencia de tales especies. Una situación similar ha sido reportada por Hamzah (1978). Estos resultados son una situación particular, ya que algunas especies del bosque primario son capaces de colonizar suelo descubierto. Se puede citar como ejemplo *Apeiba membranacea*, que es un árbol de gran porte en el bosque primario.

Kartawinata et al. (1981) estudió la regeneración en una parcela de 1 ha dividida en dos subparcelas de 0.5 ha en un bosque primario y en la cual se cortaron los árboles. En una de las subparcelas se retiró los detritos de plantas y en la otra fueron quemados. Se establecieron 100 cuadrados (1 x 1 m) a lo largo de transectos y se realizaron observaciones sobre número, identidad y tamaño de plántulas. Seis meses después, el crecimiento secundario cubrió completamente el suelo de la subparcela cortada y limpia, con promedio de altura de plantas de cerca de 60 cm y promedio de diámetro de arbolitos de 8 mm. Pero el crecimiento en la parcela quemada fue mejor que en la no quemada. Especies pioneras se establecieron en ambas parcelas.

El principal impacto del aprovechamiento sobre el proceso de regeneración del bosque perturbado, es el aumento en los recursos disponibles (luz, agua y nutrientes) para la germinación, establecimiento y crecimiento de plantas remanentes del sotobosque.

Finegan (1992) menciona que las condiciones ambientales después del aprovechamiento deben considerarse aptas para la colonización de heliófitas durables y, en menor grado, heliófitas efímeras (en las aperturas más grandes). Las esciófitas parciales podrán regenerarse exitosamente, pero en tal vez la mayoría de los sitios serán superadas por las heliófitas durables, debido a su crecimiento más lento. Este mismo autor cita el trabajo de Jonkers (1987) en Surinam, el cual determinó que la composición de la regeneración en claros, caminos de extracción y bosque

intocado después del aprovechamiento fue muy diferente y las tendencias futuras de composición del bosque estarían determinadas por las superficies relativa de estas clases de sitios.

En un sitio demasiado perturbado la recuperación será lenta, tomando mucho tiempo entre el aparecimiento de las especies colonizadoras y el establecimiento de los grupos ecológicos que presentan especies de importancia silvicultural.

Por lo tanto, es importante el conocimiento y entendimiento del papel que juegan las especies de las primeras fases de la sucesión en sitios perturbados, dada su importancia ecológica de crear las condiciones para el establecimiento de especies de valor silvicultural. La velocidad con que el sitio es recolonizado y las especies que se establecen en esta fase, pueden decir algo sobre la futura composición del bosque, así como de su productividad, constituyéndose en valiosa información para el manejo forestal.

2.4 Estudio del microclima forestal con el uso de fotografía hemisférica

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

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

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

Anderson (1964) define para el uso de la fotografía hemisférica el término factor de sitio, como la radiación

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

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

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

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

donde:

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

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

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

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

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

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

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

donde:

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

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

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

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

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

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

donde:

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

R_o = Constante solar.

T = Transmitancia de la atmósfera para el lugar considerado.

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

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

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

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

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

ángulo zenital y la distancia radial.

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

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

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

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

donde:

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

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

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

de muestreo sobre la trayectoria solar dibujada en la fotografía.

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

2.4.1 Análisis de la fotografía hemisférica

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

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

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

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

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

2.5 Estudio de la Vegetación en Bosques Naturales

2.5.1 Propósitos de los análisis de la vegetación

Dos son los propósitos básicos para medir y analizar la vegetación. El mapeo y descripción del área sería un primer objetivo y el estudio ecológico del área concluiría el análisis de la vegetación. Para el estudio ecológico se deben investigar cuáles factores (abióticos y bióticos) determinan la ocurrencia y distribución de las especies, analizando cuidadosamente la relación especie-especie y especie-medio ambiente (Causton, 1988).

Estudiar y analizar una vegetación no es sencillo, por lo cual conviene clasificarla. Causton (1988) sugiere las siguientes categorías, dependiendo de la escala y precisión deseada:

- a) - Gran escala, donde usualmente se mide y analiza la vegetación con el objetivo de describir y mapear áreas nuevas.
- b) - Pequeña escala, para mediciones en áreas mas pequeñas donde se encuentran diferentes tipos de vegetación y el propósito del estudio es más ecológico.
- c) - Trabajos más detallados, donde se trata de comparar diferentes tipos de vegetación, o se trabaja en forma más individual con las especies que ocurren en una determinada área.

Es conveniente entonces escoger el mejor método, de acuerdo a la magnitud del estudio y a la precisión con que se quieren obtener los datos (Causton, 1988).

2.5.2 Comportamiento de la población en la comunidad

No se debe intentar describir una comunidad vegetal en sus valores cuantitativos, sin antes haberse planteado las siguientes preguntas: ¿Qué hace que las especies que crecen en un lugar formen una comunidad?. ¿Cómo diferentes especies están

distribuidas en el espacio?. ¿Cuántos son los números de individuos de cada especie?. ¿Cuánto del área está bajo la cobertura de cada especie y cuál es la posición relativa de una especie en comparación con el resto? (Ambasht, 1969).

Patrón Espacial

"Cuando se habla del patrón espacial de una especie, nos estamos refiriendo a la distribución, organización u ordenamiento espacial de los individuos de una especie" (Matteucci y Colma, 1982). En una comunidad, los individuos de una especie se hallan ubicados al azar, de forma regular o agregados, formando manchones, designándose como patrones aleatorio, regular y agregado, respectivamente. El determinar cuál es el patrón espacial de una especie depende mucho del tamaño y forma de la unidad muestral (Greig-Smith, 1983). "Si la unidad muestral es más pequeña que los agregados y que la distancia entre éstos, el muestreo determinará un patrón aleatorio; si la unidad muestral es aproximadamente igual al tamaño de los agregados, la especie presentará un patrón agregado. En cambio, si la unidad muestral es mayor que los agregados y que la distancia promedio entre ellos, tendremos un patrón regular. En la medida en que la comunidad madura, el patrón espacial de las especies presentes tienden a un patrón regular o aleatorio" (Matteucci y Colma, 1982).

Homogeneidad

"Una vegetación dentro de un área determinada es homogénea cuando todas sus especies tienen la misma probabilidad de estar representadas en cada una de las unidades muestrales. Esto requiere que todas las especies tengan un patrón de distribución espacial aleatorio, situación que rara vez ocurre. El concepto de homogeneidad es intuitivo, ya que no existe una definición objetiva y precisa, ni forma de evaluarla. La homogeneidad, al

igual que el patrón, es un "problema de escala" (Matteucci y Colma, 1982).

2.6 Métodos de campo

Según Ludwig y Reynolds (1988), usándose un método observacional se pueden hacer mediciones en la comunidad ecológica bajo un rango de condiciones impuestas por la naturaleza o por el investigador. Esto nos deja con dos alternativas: estudiar diferentes muestras obtenidas al mismo tiempo, pero bajo diferentes condiciones; o, estudiar muestras en un mismo sitio, pero en diferentes tiempos. En el presente estudio utilizamos la primera alternativa.

Greig-Smith (1983), relata que las observaciones en comunidades ecológicas, usualmente hechas sobre el espacio y/o el tiempo, tienen una variedad de posibles metas, incluyéndose, por ejemplo, la estimación de la composición general de especies dentro de una área, obtener correlaciones de las especies con factores ambientales, y estudiar la variabilidad temporal y espacial en los patrones de las especies. El presente estudio se limitó a las dos primeras metas.

2.6.1 Area mínima de la comunidad

El concepto de área mínima de la comunidad se relaciona simultáneamente con la homogeneidad florística y espacial. Surge del criterio de que para toda comunidad vegetal existe una superficie por debajo de la cual ella no puede expresarse como tal. Por lo tanto, para obtener una unidad muestral representativa de una comunidad, es necesario conocer su área mínima de expresión (Matteucci y Colma, 1982).

Empíricamente se ha comprobado que si se registran las especies de una unidad muestral pequeña, su número es pequeño. A medida en que se incrementa la superficie aumenta el número de especies, al comienzo bruscamente y luego cada vez con más

lentitud y llega un momento en que el número de especies nuevas registradas en cada unidad muestral, sucesivamente mayor, es muy bajo o nulo.

El procedimiento más difundido para determinar el área mínima consiste en tomar una unidad muestral pequeña y en contar el número de especies presentes en ésta. Luego se duplica la superficie extendiendo la unidad anterior y se cuenta el número de especies nuevas que aparecen en la unidad duplicada. Esta operación se repite hasta que el número de especies nuevas disminuye al mínimo. En seguida se grafica el número de especies en función de la superficie de la unidad de muestreo.

Así, el área mínima puede ser determinada gráficamente, se definiendo como la superficie a la cual se logra el punto de inflexión de la curva. Sin embargo, no siempre el punto de inflexión es tan marcado, sino que el número de especies sigue incrementando aun a valores muy altos y en superficie. Resulta, pues, difícil determinar gráficamente el área mínima. Por otro lado, la relación entre las escalas empleadas en las abscisas y ordenadas puede afectar el valor del área mínima estimada gráficamente. Estos hechos han estimulado el idear técnicas y procedimientos, tanto gráficos como numéricos, para estimar el valor que se busca.

El concepto de área mínima plantea un problema que va más allá del examen de los procedimientos empleados para estimarla. Como propiedad de la comunidad, dicho concepto sería válido sólo si el segmento de vegetación estudiado fuese homogéneo, pero como ya se ha señalado, los patrones agregados son más comunes que los aleatorios. Por lo tanto, el concepto y la estimación del área mínima no tienen significación en la caracterización de la comunidad. Sólo tienen utilidad desde el punto de vista operacional, porque permiten una estimación del área por debajo de la cual no tendría sentido analizar datos de la vegetación en un estudio fitosociológico. La decisión final acerca del área mínima depende del juicio subjetivo del investigador. En última instancia, se trata de evaluar si se justifica invertir más

tiempo y esfuerzo para lograr determinado incremento de la información (Matteucci y Colma, 1982).

2.6.2 Abundancia relativa de las especies

Existen pocos estudios que expliquen el por qué una especie sea más común que otras. En poblaciones seminaturales es menor la información que existe al respecto.

Raunkiaer (1934), citado por Matteucci y Colma, (1982), propuso lo que hoy se conoce como la "Ley de frecuencias" de Raunkiaer, "la cual establece que, si se divide a todas las especies de una comunidad en cinco clases de frecuencia de igual tamaño, se cumple que A mayor que B mayor que C mayor, igual o menor que D menor que E". Raunkiaer pensaba que el dato de frecuencia de una especie, estimado como porcentaje de unidades muestrales que contenían la especie considerada, daba una medida de su abundancia. Todavía, esto se cumple sólo si el patrón de la especie es aleatorio.

Se ha comprobado empíricamente que la ley de frecuencias de Raunkiaer se cumple en la mayoría de los casos, aunque la forma de la curva depende de la abundancia relativa de las especies, de los patrones espaciales y de los métodos de muestreo.

Para estudios de comunidades seminaturales o interferidas constantemente por el hombre, no se ha comprobado que se cumpla la ley de frecuencia de Raunkiaer. Sería más práctico pensar en una escala de abundancia de las especies, mientras no se realicen estudios que indiquen una mejor forma.

2.6.2.1 Indices de diversidad

Hay, literalmente, un infinito número de índices de diversidad (Peet, 1974, citado por Ludwig y Reynolds, 1988). Las unidades de estos índices difieren grandemente, haciendo difícil y confuso las comparaciones y la interpretación del problema.

Ludwig y Reynolds (1988) creen que la serie de *números de diversidad* presentados por Hill (1973) son probablemente los más fáciles de interpretar ecológicamente.

En forma de ecuación, la familia de números de diversidad de Hill son:

$$N_A = \sum_{i=1}^s (p_i)^{1/(1-A)}$$

donde p_i es la proporción de individuos pertenecientes a la i -ésima especie. Hill muestra que el 0º, 1º y 2º de estos números de diversidad (esto es, $A = 0, 1, \text{ y } 2$ en la ecuación anterior) coincide con tres de las más importantes medidas de diversidad. Los números de diversidad de Hill son los siguientes:

Número 0: $N_0 = S$

donde S es el número total de especies.

Número 1: $N_1 = e^{H'}$

donde H' es el índice de Shannon (definido abajo), y

Número 2: $N_2 = 1/\lambda$

donde λ es el índice de Simpson (definido abajo).

Estos números de diversidad están en unidades de número de especies, medida que Hill llamó el número *efectivo de especies* presentes en la muestra. Este número efectivo de especies es una medida del grado de cómo la abundancia proporcional está distribuida entre las especies. Explícitamente, N_0 es el número de *todas* las especies en la muestra (sin tener en cuenta sus

abundancias), N_2 es el número de especies *muy abundantes*, y N_1 la medida del número de especies *abundantes* en la muestra (N_1 siempre será intermedio entre N_0 y N_2). En otras palabras, el número efectivo de especies es una medida del número de especies en la muestra, donde cada especie es pesada por su abundancia.

Son necesarios dos índices para computar los números de diversidad de Hill: Índice de Simpson (λ) e índice de Shannon (H').

Simpson (1949), citado por Ludwig y Reynolds (1988), propuso el primer índice de diversidad usado en ecología, como:

$$\lambda = \sum_{i=1}^s p_i^2$$

donde p_i es la abundancia proporcional de la i -ésima especie, dada por:

$$p_i = \frac{n_i}{N}, \quad i = 1, 2, 3, \dots, S$$

donde n_i es el número de individuos de la i -ésima especie y N es el número total de individuos de todas las especies de la población.

El índice de Simpson, que varía de 0 a 1, da la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una población pertenezcan a la misma especie. Si esta probabilidad es alta, entonces la diversidad de la comunidad muestreada es baja.

La ecuación anterior se aplica sólo a comunidades finitas donde todos los miembros han sido contados ($n = N$). Como usualmente se trabaja con poblaciones infinitas, Simpson desarrolló un estimador insesgado para muestras de una población, infinita como:

$$\lambda = \frac{\sum_{i=1}^s ni(ni-1)}{n(n-1)}$$

El índice de Shannon (H') ha sido probablemente el índice más ampliamente usado en ecología de comunidades. Se basa en información teórica (Shannon y Weaver, 1949, citados por Ludwig y Reynolds, 1988) y es una medida del promedio del grado de "incertidumbre" en predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de un conjunto de S especies y N individuos.

Este promedio de incertidumbre aumenta con el aumento del número de especies y con la distribución regular de individuos entre las especies. Así, H' tiene dos propiedades que lo ha hecho una medida popular de diversidad de especies: (1) $H' = 0$ si sólo hay una especie en la muestra y (2) H' es máximo sólo cuando todas las S especies están representadas por el mismo número de individuos, esto es, una distribución perfectamente regular de la abundancia.

La ecuación para la función de Shannon, la cual usa el logaritmo natural (\ln), es:

$$H' = - \sum_{i=1}^{S^*} (p_i \ln p_i)$$

donde H' es el promedio de incertidumbre por especie en una comunidad infinita, tomado de S^* especies con abundancia proporcional conocida ($p_1, p_2, p_3, \dots, p_{S^*}$). S^* y los p_i 's son parámetros de la población. En la práctica, H' es estimado de una muestra como:

$$H = - \sum_{i=1}^s \left[\left(\frac{n_i}{n} \right) \ln \left(\frac{n_i}{n} \right) \right]$$

donde n_i es el número de individuos pertenecientes a la i -ésima especie en la muestra y n es el número total de individuos en la muestra. La ecuación anterior es la más frecuente forma del índice de Shannon usado en la literatura ecológica (Ludwig y Reynolds, 1988).

2.6.3 Interrelación de las especies con factores ambientales

Las diferencias en desarrollo, abundancia y distribución de las especies en una comunidad, son las respuestas de éstas ante los diferentes factores ambientales. Es difícil lograr un estudio detallado y preciso, ya que cada especie tiene un óptimo de distribución ecológica, que refleja la capacidad competitiva de ésta ante la competencia de las otras. Además, son muchos los factores ambientales que inciden en las especies y sus características ecológicas y cada factor tiene un gradiente de expresión al cual responde una determinada especie. El tipo de dato de interés en un estudio de poblaciones vegetales y su respuesta a factores del medio ambiente varía de acuerdo a la magnitud y precisión del estudio. Greig-Smith (1983) determina cuatro categorías de acuerdo a la naturaleza del dato buscado:

- a) - Dato cualitativo, tanto de la especie como del factor ambiental.
 - b) - Dato cualitativo de la especie y cuantitativo en el factor ambiental.
 - c) - Dato cuantitativo en la especie y cualitativo en el factor ambiental.
 - d) - Dato cuantitativo en ambos, especie y factor ambiental.
- Para obtener cualquier tipo de dato de una población,

tenemos que medirla u observarla. Puesto que no podemos trabajar con toda la población, se hace necesario muestrearla.

Algunos autores aceptan que la curva de respuesta de las especies distribuidas a lo largo de gradientes ambientales es Gaussiana. Sin embargo, según otros autores, las formas Gaussianas son las menos comunes y proponen un modelo de respuesta aproximado a una curva cuadrática.

Ambos modelos (curva Gaussiana y curva cuadrática) son aproximaciones. En la naturaleza, los estudios de la distribución de la abundancia de las especies a lo largo de gradientes ambientales han demostrado que las curvas pueden ser en forma de campana, en forma parabólica, a menudo asimétricas, con picos más o menos agudos, a veces poco desarrolladas o muy amplias. Sin embargo, es importante reconocer que las respuestas son no lineales y no monotónicas en los intervalos de gradientes ambientales en los estudios de vegetación que abarcan la mayor parte de este (Matteucci y Colma, 1982; Werger *et al*, 1985).

La respuesta lineal puede observarse si el estudio abarca solamente una porción corta del gradiente considerado.

El gradiente ambiental considerado puede ser de recurso (intensidad de la luz, nutrientes, etc.) o de condiciones de hábitat (pH, topografía, altitud, etc.). En cualquier caso, las especies evolucionan en una comunidad para ocupar distintas posiciones en el gradiente y de este modo disminuye la competencia entre ellas (Matteucci y Colma, 1982).

2.6.4 Descriptores ecológicos del ambiente

Cualquier estudio ecológico, clásico o numérico, es basado en *descriptores*. Estos pueden ser atributos, variables o caracteres que describen o comparan los *objetos de estudio*. Los *objetos* son las muestras, sitios, cuadrados, observaciones, unidades de muestreo o temas, los cuales son definidos *a priori* por el diseño de muestreo, antes de hacer las observaciones. Los

descriptores usados para describir o calificar los objetos, son los físicos, químicos, ecológicos o características biológicas de estos objetos que son de interés en el estudio. Un descriptor puede ser tomado de diferentes puntos de vista en biología. Mientras las especies son descriptores de muestra en ecología, en taxonomía son objetos de estudio, y el sitio donde las especies son observadas o recolectadas puede ser usado en taxonomía como descriptor de las especies. Todo depende de las variables definidas *a priori*, o sea, de cuáles son fijadas como objeto para el estudio (Legendre y Legendre, 1983).

Los descriptores no tienen que ser completamente independientes uno del otro. La información contenida en un descriptor puede parcial o totalmente sobreponerse a la información contenida en otro. Esta redundancia o información correlacionada es usada para el agrupamiento u ordenación de objetos ecológicos.

2.7 Técnicas de muestreo

Se hace muy difícil poder medir y enumerar a todos los individuos de una población y por eso, cuando se pretenden estimar los parámetros de interés en una determinada población, se recurre al uso de las técnicas de muestreo. Aún si pudieramos medir a todos los individuos de la población, la información obtenida no sería ni más útil ni más significativa que la obtenida a través de un muestreo, bien diseñado y ejecutado (Matteucci y Colma, 1982). La validez e importancia de los datos observados en una población depende grandemente del método de muestreo seleccionado para el mismo (Freese, 1962).

Cuando se procede a realizar un muestreo se deben seguir sistemáticamente los siguientes pasos:

- a) - Delimitación del área en estudio
- b) - Determinación del método de muestreo
- c) - Elección del tamaño de muestra apropiado

d) - Determinación del área y forma de la unidad muestral

a) - **Delimitación del área en estudio:** Los criterios para delimitar la zona de estudio son muchos, razón por la cual muchas veces se pierde objetivismo al realizar este paso. Hay que estar claro de que los resultados y conclusiones sólo serán válidos para la zona seleccionada. Cuando se selecciona una zona, se asume que la comunidad es homogénea. El tamaño de la zona puede ser seleccionado arbitrariamente por el investigador, el cual tendrá que ser lo suficientemente grande como para incluir las especies comunes y raras que ocurren en la comunidad (Causton, 1988).

Este paso y sus sugerencias son mejor aplicados en estudios de vegetaciones naturales no perturbadas por el hombre, donde las áreas involucradas en el estudio con frecuencia son extensiones que abarcan diferentes tipos de comunidades.

b) - **Determinación del método de muestreo:** La selección de un método apropiado de muestreo es muy importante ya que la validez de los datos estimados depende grandemente del proceso de muestreo seleccionado (Greig-Smith, 1983).

Todos los métodos de muestreo descritos tienen su origen y raíz en el muestreo aleatorio simple. El principio de este método es que todos los individuos de una población sometida a muestreo tienen la misma probabilidad de ser seleccionados (Freese, 1962).

Los métodos de muestreo más comunes y más usados en estudios de comunidades vegetales son: el preferencial y el sistemático o aleatorio restringido (Matteucci y Colma, 1982; Freese, 1962).

En el "muestreo preferencial", las unidades muestrales se sitúan en unidades consideradas típicas o representativas. Este tipo de muestreo se basa en suposiciones *a priori* acerca de las características o propiedades de la vegetación y se requiere de la experiencia del investigador (Matteucci y Colma, 1982).

El "muestreo estratificado" es un ejemplo típico de un muestreo preferencial. En este muestreo se tiene la ventaja que

se conoce alguna información de la vegetación y así se puede dividir el área de estudio en grupos que compartan características similares, donde cada uno tiende a ser similar a lo interno y diferente entre ellos (Freese, 1962).

Una muestra aleatoria estratificada es entonces la obtenida mediante la separación de los elementos de la población en grupos que no presenten traslapes, llamados estratos, y la selección posterior de una muestra aleatoria simple en cada estrato (Scheaffer et al, 1986). La norma sistemática con que se ubica la unidad muestral permite detectar variaciones espaciales en la comunidad.

Cuando dividimos la zona de estudio en bloques iguales y en cada bloque tomamos un número igual de muestras al azar, estamos utilizando el "muestreo aleatorio restringido" como método para situar las muestras (Matteucci y Colma, 1982).

Algunos de estos modelos de muestreo son más rigurosos que otros y su selección depende del nivel de detalle que exija el estudio, lo que guarda relación con el objetivo del mismo y con los métodos y técnicas que se emplearán en el análisis posterior.

c) **Elección del tamaño de muestra apropiado:** Se entiende el significado de "tamaño de muestra" como el número de unidades muestrales necesarias, para que en su conjunto represente una muestra de la población. ¿Qué tan grande necesitamos que sea la muestra? La respuesta a esta pregunta está en la precisión que deseamos, la forma de la unidad muestral y el método de muestreo empleado (Snedecor y Cochran, 1967). Usualmente el tamaño de la muestra será definido acorde a la precisión que se quiere en el estudio. Aunque sea un poco tedioso y se ocupe un poco más de tiempo, se recomienda realizar un muestreo preliminar para determinar qué tamaño de muestra nos da la precisión requerida (Freese, 1962).

Aún cuando el tamaño de la muestra podría ser proporcional al área comprometida en el estudio, este criterio puede ser muy subjetivo y podría perder mucha precisión. Son muchos los

criterios que se podrían manejar para seleccionar el tamaño de muestra. El criterio de promedios móviles es muy usado en estudios de vegetación, el cual se describe a continuación.

Promedios móviles: Es una técnica sencilla para seleccionar el tamaño de muestra y mediante este método "se calcula la media para subconjuntos de un número creciente de unidades muestrales, acumulando para el subconjunto los datos de los subconjuntos previos, luego se grafica la media de la variable considerada para los subconjuntos en función del número de unidades muestrales en cada uno de ellos. Con pocas unidades muestrales la media fluctúa mucho y a medida que se aumenta el número de unidades muestrales en el subconjunto la media se estabiliza. Entonces se puede escoger como tamaño aquel subconjunto donde la media minimiza la oscilación de la gráfica" (Matteucci y Colma, 1982).

d) - **Determinación del área y forma de las unidades muestrales:** El área y forma de la unidad muestral puede afectar profundamente el costo del estudio y la precisión del mismo. Al igual que para determinar el tamaño de muestra, es preferible realizar un estudio preliminar que ayude a determinar el área y la forma óptima de la unidad muestral (Freese, 1962).

El área o tamaño de la unidad muestral se verá afectado por el patrón de distribución espacial de las especies. Debido a consideraciones prácticas, es mejor escoger unidades muestrales pequeñas, sin llegar a afectar la precisión del estudio (Matteucci y Colma, 1982).

En lo que respecta a forma, generalmente se han usado las cuadradas o rectangulares, pero con estas formas se aumenta el efecto de borde, por lo que es conveniente seleccionar formas con menor relación perímetro/superficie.

2.7.1 Variables Determinantes

Al investigador generalmente le interesa la mayor información posible referente a un número de variables, para

luego realizar los análisis correspondientes (Ludwig y Reynolds, 1988).

Las variables describen el comportamiento, rendimiento, abundancia o dominancia de las poblaciones en una comunidad. Estas variables pueden ser continuas, como rendimiento, biomasa y cobertura, o discretas, como densidad, frecuencia o cobertura cuando esta se determina en unidades puntuales. Las variables pueden estimarse por medio de mediciones, conteo o evaluaciones subjetivas (apreciaciones visuales) (Matteucci y Colma, 1982).

A continuación se describen algunas de las variables de mayor importancia para el estudio de las poblaciones vegetales.

Frecuencia (F): Se expresa como la probabilidad de encontrar uno o más individuos de una especie en una unidad muestral particular y se representa como el porcentaje del número de unidades muestrales en que el individuo aparece (m_i) en relación con el número total de unidades muestrales (M).

$$F_i = (m_i/M) * 100$$

La frecuencia de una especie se verá afectada por el patrón espacial de la misma y por el tamaño de la unidad muestral (Greig-Smith, 1983). En estudios comparativos donde no se requiere de valores absolutos es más útil y frecuente determinar la frecuencia relativa, la cual se calcula así:

$$F_{ir} = (F_i / \sum F_i) * 100$$

F_{ir} = Frecuencia relativa de la i ésima especie en la comunidad.

F_i = Frecuencia de la i ésima especie.

$\sum F_i$ = Sumatoria de la frecuencia de todas las especies.

Densidad (D): Mide el número de individuos de una especie por unidad de área. El objeto de medición puede ser una planta o porciones de planta, lo cual depende de la morfología de la planta, por ejemplo, en especies de la familia Gramineae no se

logra distinguir entre la planta madre y los hijos, por lo cual se cuenta el plantón o el número de hijos por plantón.

$$D = N/A$$

D = Densidad de la especie determinada.

N = Número de individuos.

A = Unidad de área.

La densidad también puede estimarse a través de la distancia entre plantas; sin embargo este método es complicado, debido a la distribución espacial de los individuos (Greig-Smith, 1983).

El valor de la densidad relativa es útil al momento de hacer comparaciones entre comunidades; además, este valor es independiente de la distancia entre individuos y su patrón espacial (Matteucci y Colma, 1982).

$$DiR = (Ni/Nt * 100$$

DiR = Densidad relativa de la especie i.

Ni = Número de la especie i.

Nt = Número total de individuos.

Cobertura: Se define como la proporción de terreno ocupado por la proyección perpendicular de las partes aéreas de los individuos de la especie considerada. La cobertura ha sido utilizada como una medida de la abundancia de una especie en la comunidad y es especialmente útil cuando la estimación de densidad se hace difícil por la morfología del individuo, como ocurre en pastizales en el caso de plantas macollantes y cespitosas o en cojín, en las cuales no es posible determinar dónde comienza o termina un individuo. Para esos casos, es más útil estimar cobertura.

Esta variable está muy sujeta a evaluaciones subjetivas por parte del investigador y una manera de evitar en parte el subjetivismo es hacer intervalos de clase, para lo cual Braun-Blanquet (1932) creó intervalos de clase para una evaluación visual de cobertura. No solo este autor realizó esfuerzos en esa dirección, ya que existen los métodos descriptivos de Kuchler

(1949) y Fosberg (1967), cada quien con su propia escala de valores (Matteucci y Colma, 1982).

En el cuadro 1 se observan las escalas de coberturas antes mencionadas.

Cuadro 1. Escala de cobertura de Braun-Blanquet (modificada), de Kuchler y Fosberg.

Braun-Blanquet	Fosberg	Kuchler
Casi ausente (r) <1%		Casi ausente (a) <1%
Esporádico (1) 1-5%		Esporádico (b) 1-5%
Muy raro (2) 5-15%		
Raro (2) 15-25%	Disperso*	Raro (r) 6-25%
Disperso (3) 25-50%	Abierto**	Parque (p) 25-50%
Interrumpido (4) 50-75%		Interrumpido (i) 50-75%
Continuo (5) > 75%	Cerrado***	Continuo (c) > 75%

* Disperso: La distancia entre las copas o vástagos es el doble de su diámetro.

** Abierto: Las copas o vástagos no se tocan, pero cubren por lo menos el 30% de la superficie.

*** Cerrado: Las copas o vástagos se tocan.

Existen dos métodos para realizar un estimación objetiva de cobertura: mediante unidades de muestras lineales y por unidades de muestras puntuales. Por lo complicado y tardado del sistema, se considera que si el investigador tiene la suficiente experiencia, la evaluación visual podría ser realizada como una buena estimación de cobertura.

Biomasa: Se obtiene de la misma forma en que se estima densidad, con la diferencia que, además de contar individuos por unidad de área se anota su peso seco. Este método tiene la desventaja de que se destruye forzosamente el espécimen en estudio (Matteucci y Colma, 1982).

2.8 Relación entre variables

Valores relativos

En algunos estudios, las distintas variables se analizan por separado en función de los valores absolutos obtenidos. Sin embargo, en situaciones en que valores muy altos de alguna variable podrían enmascarar la importancia de otra variable con valores más bajos, estos se transforman para expresarlos en porcentajes del total y se obtienen los valores relativos. Esta transformación tiene sentido en variables tales como cobertura, rendimiento y área basal, ya que el valor total del cual se calculan los porcentajes tiene un valor ecológico claro (Matteucci y Colma, 1982).

Valores de importancia

Un índice de importancia puede ser cualquiera de las variables analizadas (Whittaker, 1975; citado por Matteucci y Colma, 1982). Cobertura o frecuencia pueden ser un índice de importancia cuando estas variables se emplean para estimar la abundancia relativa de las especies. A menudo se asume que las variables individuales no dan una descripción adecuada del comportamiento de las comunidades, por lo cual se suman los valores relativos de frecuencia, densidad y área basal o cobertura de cada especie en cada muestra estimada al azar. Este valor revela la importancia ecológica relativa de cada especie. El valor máximo del índice de importancia es de 300 y es conocido como "Índice de Importancia de Cottam" (Curtis y McIntosh, 1957).

Dominancia

La dominancia es un indicador de la abundancia relativa de una especie y no ha sido definida de manera clara y precisa. Se considera dominante aquella especie notable en su comunidad, ya

sea por altura, cobertura o densidad y se puede expresar en valores absolutos o relativos. El significado ecológico de dominancia tampoco es claro, ya que en comunidades poco densas es difícil establecer especies dominantes y aunque en la práctica la dominancia de una especie sirve como un indicador de algún factor ambiental (Matteucci y Colma, 1982).

2.9 Análisis de la información de campo

La ecología estadística comprende numerosas metodologías cuantitativas que están relacionadas con las investigaciones de los patrones de las comunidades bióticas. Esto incluye el patrón espacial de una especie dentro de una comunidad, la relación entre especies dentro de una comunidad y las relaciones entre especies de comunidades diferentes (Ludwig y Reynolds, 1988).

La vegetación, entendiéndose como el conjunto de especies vegetales interactuantes que existen en una zona como resultado de la acción de los factores ambientales, constituye un universo multivariado que para su interpretación requiere la aplicación de técnicas y procedimientos holísticos (Pla, 1986).

Por lo tanto, la medición de varias características de una misma unidad muestral, ya sea de forma simultánea o con ciertos intervalos de tiempo, genera una serie de datos que deben ser analizados con técnicas multivariadas.

Los análisis multivariado comprenden dos grandes familias de técnicas: (1) Clasificación, siendo la más utilizada el análisis de conglomerados y (2) Ordenación, siendo el análisis de componentes principales la más utilizada.

La utilización de una u otra técnica dependerá de los objetivos del estudio. Así, entre las técnicas de análisis multivariado para detectar la interdependencia entre variables y también entre individuos, se incluyen el análisis de factores, el análisis por conglomerados o "clusters", el análisis de correlación canónica, el análisis por componentes principales, el análisis de ordenamiento multidimensional ("Scaling"), y algunos

métodos no paramétricos. Los métodos para detectar dependencia comprenden el análisis de regresión multivariado, el análisis de contingencia múltiple y el análisis discriminante.

2.9.1 La matriz básica de datos y las técnicas Q y R

Los datos obtenidos en el campo se presentan en forma de cuadro o tabla denominado Matriz Básica de Datos (MBD). Esta es una matriz $n \times t$, donde las n columnas representan los descriptores y las t filas representan los objetos de estudio. La alternativa objetos = columnas, descriptores = filas, también es válida.

La matriz básica de datos puede ser estudiada desde dos puntos de vista (Cattell, 1952, citado por Crisci y López, 1993; Greig-Smith, 1983; Legendre y Legendre, 1983; y Ludwig y Reynolds, 1988): el que establece relaciones entre objetos de estudio, llamada técnica Q y el otro es la práctica inversa, o sea, obtener relaciones entre los descriptores de los objetos de estudio, llamada técnica R. Por lo tanto, la matriz R se obtiene de la transposición de líneas por columnas de la matriz Q.

Las matrices R y Q contienen esencialmente la misma información, quedando la elección del modo de análisis R o Q a criterio del investigador, que los elegirá de acuerdo a los objetivos del estudio, siendo los resultados obtenidos idénticos. Se recomienda, de manera general, que caso el número de objetos de estudio (unidades muestrales) es mayor que el número de descriptores se use la técnica R, pues en este caso los cálculos serán más eficientes. En caso contrario, la técnica Q debe ser preferida (Greig-Smith, 1983; Ludwig y Reynolds, 1988).

En estudios ecológicos, en casos en que no sea práctico medir todas las variables en una misma escala, es necesario transformar la matriz básica de datos para que de allí en adelante exprese todos los valores en una sola escala. La técnica de transformación más utilizada es la denominada *estandarización*,

que consiste en expresar los valores de la matriz básica de datos en unidades de desviación estándar.

Debido a la estandarización de la matriz básica de datos la media de un descriptor debe expresarse como cero y la varianza como la unidad. La mayor parte de los valores se encuentran entre -3 y 3.

Esta técnica de transformación tiene algunos inconvenientes, por ejemplo, el hecho de que iguala la varianza: un descriptor con escaso rango de variabilidad una vez transformada la matriz, tiene la misma variabilidad (-3 a 3) que un descriptor con amplio rango.

Crisci y López (1983) citan los estudios acerca de la influencia de la transformación de la matriz básica de datos sobre los resultados realizados por Rohlf (1962), Rohlf y Sokal (1965), Sokal y Michener (1967), y Moss (1968), en los cuales se demuestra que, a pesar de sus inconvenientes, es aconsejable la estandarización de los datos multiestados cuantitativos continuos.

2.9.2 Análisis de conglomerados ("Cluster analysis").

El análisis de agrupamiento comprende técnicas que, siguiendo reglas más o menos arbitrarias, forman grupos que se asocian por su grado de similitud. Esta definición es poco precisa, debido a dos factores: el escaso acuerdo entre los investigadores acerca de cómo limitar los grupos y la enorme cantidad de técnicas propuestas para el análisis (Crisci y López, 1983). Estas técnicas de análisis de agrupamiento han sido estudiadas por diferentes autores. Crisci y López (1983) mencionan entre las más comunes las siguientes:

- a) - Técnicas exclusivas, en la cual se originan conjuntos de muestras disímiles entre ellos.
- b) - Técnicas jerárquicas, donde los grupos formados con estas técnicas pueden formar parte de un grupo más grande y así sucesivamente.

- c) - Técnicas aglomerativas, toman a las muestras como los primeros grupos individuales, luego las va agrupando hasta formar un solo grupo con todas.
- d) - Técnicas secuenciales, cada grupo es formado uno por vez hasta que se agota en conjunto total.

Los resultados del análisis de conglomerados, o sea, la estructura obtenida de la matriz de similitud, puede representarse gráficamente de varias formas, pero la más utilizada es el dendrograma o fenograma, que consiste en un diagrama arborescente que muestra la relación en grado de similitud entre dos objetos o grupos de objetos en estudio.

La interpretación de un dendrograma es una operación sencilla. Visualmente, se reconocen primero los grandes grupos, es decir, los que se han originado a bajos niveles de similitud. Luego, se analizan dichos grupos separándolos en subgrupos, conjuntos y subconjuntos, hasta llegar a los núcleos que representan la máxima similitud hallada en los organismos en estudio (Crisci y López, 1983).

2.9.3 Análisis de Componentes Principales

Este es uno de los métodos de análisis más difundidos. Desde sus orígenes, el análisis por componentes principales ha sido aplicado en situaciones muy variadas, como psicología, medicina, meteorología y agronomía (Pla 1986). Tiene su origen en los trabajos de Pearson, pero fue Hotelling (1933) quien consolidó su uso para presentar un conjunto de caracteres mediante un número reducido de variables hipotéticas llamadas componentes principales (Crisci y López, 1983).

Los análisis de ordenación, entre ellos el de componentes principales, son un proceso completamente diferente de los análisis de clasificación (conglomerados, p. e.), pues a diferencia de estos no trazan límites en el espacio que separen a grupos, tarea que corresponde al investigador al interpretar los resultados. Las relaciones entre los objetos en estudio están

reflejadas en la posición en que se disponen en ese espacio. Cuanto más cerca se encuentren entre sí más relacionados están dos objetos en estudio (Crisci y López, 1983).

Este método permite la estructuración de un conjunto de datos multivariados, obtenidos de una población cuya distribución de probabilidades no necesita ser conocida. El análisis de componentes principales deberá ser aplicado cuando se desee conocer la relación entre los elementos de una población y se sospeche que en dicha relación influye de manera desconocida un conjunto de variables de los elementos (Pla, 1986).

Los componentes principales tienen ciertas características que son "deseables":

- a) - Los componentes principales *no están correlacionados* y si, además, se puede suponer multinormalidad en los datos originales, son *independientes*.
- b) - Cada componente principal sintetiza la máxima variabilidad residual contenida en los datos.

Los componentes principales son calculados a partir de una matriz de covarianza o de una matriz de correlación de las variables originales, formando con éstas combinaciones lineales que se toman como asociaciones de especies afectadas por factores ambientales, en el caso de estudios ecológicos.

Cuando se calculan los componentes principales a partir de una matriz de correlación, se otorga la misma importancia a todas las variables observadas. Esta situación puede o no ser deseable, pero importa destacar que el uso de la matriz de correlación implica una ponderación de las variables originales, otorgándole a cada una la misma importancia, independientemente de los valores relativos de sus varianzas (Pla, 1983).

El análisis por componentes principales es esencialmente descriptivo y tiene una interpretación geométrica, a partir de Pearson (1901), en planos de mejor ajuste y vectores de máxima concentración, en función de distancias euclidianas.

El análisis de componentes principales presenta deficiencias en la ordenación de los datos, debido a algunas de sus características como la de ser menos fiel en reflejar las relaciones de similitud muy estrechas (Rohlf, 1968; citado por Crisci y López, 1983). Por lo tanto, su uso ha sido casi discontinuado en ecología, pero puede ser útil en la ordenación de grupos formados a bajos niveles de similitud.

2.9.4 Análisis discriminante

El análisis discriminante simple (SDA) es un método que prueba la existencia de diferencias significativas en las características abióticas entre comunidades delimitadas por clasificación. Este método nos posibilita probar la existencia de diferencias significativas entre comunidades calculando una distancia estadística multivariada (D^2) y una razón F. Además, el cálculo de la función discriminante es útil para evaluar la relativa contribución de cada variable en la discriminación ambiental entre comunidades (Ludwig y Reynolds, 1988).

La clasificación, primer paso para realizar el análisis discriminante, es un proceso que puede ser resumido como la reducción de una matriz de datos a N grupos, donde las unidades muestrales dentro de cada grupo son más similares entre sí que entre los grupos. Una meta común en ecología de comunidades es identificar grupos homogéneos de muestras tomadas bajo diversos ambientes. Tratando de la interpretación ecológica de estos grupos, se pueden formular las siguientes preguntas: ¿Hay factores ambientales presentes, que debido a la respuesta diferencial de las especies causan el surgimiento de los grupos? Si así es, ¿que implicación tiene esto ecológicamente?

Para probar la existencia de diferencia significativa entre comunidades con respecto a un conjunto de factores ambientales medidos en cada unidad muestral en los N grupos, se debe seleccionar un procedimiento estadístico apropiado, siendo el análisis discriminante uno de los más recomendados.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Area de estudio

3.1.1 Localización

La propiedad, finca "Los Laureles de Corinto", se ubica al pie de la vertiente norteña de la Cordillera Volcánica Central, en la localidad de La Unión, distrito de Guápiles, cantón de Pococí, de la provincia de Limón.

La finca tiene una extensión total de 260.7 ha. La accesibilidad es excelente a través de la carretera que une Guápiles con San José; se halla a unos 12 km de la ciudad de Guápiles (figura 1).

3.1.2 Descripción del sitio

Sabogal et al. (1992), basados en estudios ya realizados en el área, describen el sitio como sigue:

La precipitación promedio anual es de 4143 mm y la temperatura media anual de 23.7° C. Las altitudes en el sitio varían entre 235 y 345 msnm. La zona de vida corresponde al bosque muy húmedo tropical (bmh-T), según la clasificación de Holdridge (1971).

La finca se encuentra en su mayor parte bajo cobertura boscosa, sobretodo bosque primario no explotado, que ocupa aproximadamente unas 150 ha de la propiedad, hacia la margen derecha del río Corinto.

El terreno es de topografía relativamente plana a accidentada, con un rango de pendientes entre 0 a 40° (cerca de 90 %), aunque las pendientes mayores a 30° (o 60%) se presentan sólo en laderas cortas. Según el reconocimiento de campo realizado, el sector de mayor pendiente está en la parte baja de la finca, cerca a la carretera, hasta aproximadamente 600m rumbo sur de la línea-base, y el sector plano se encuentra arriba de

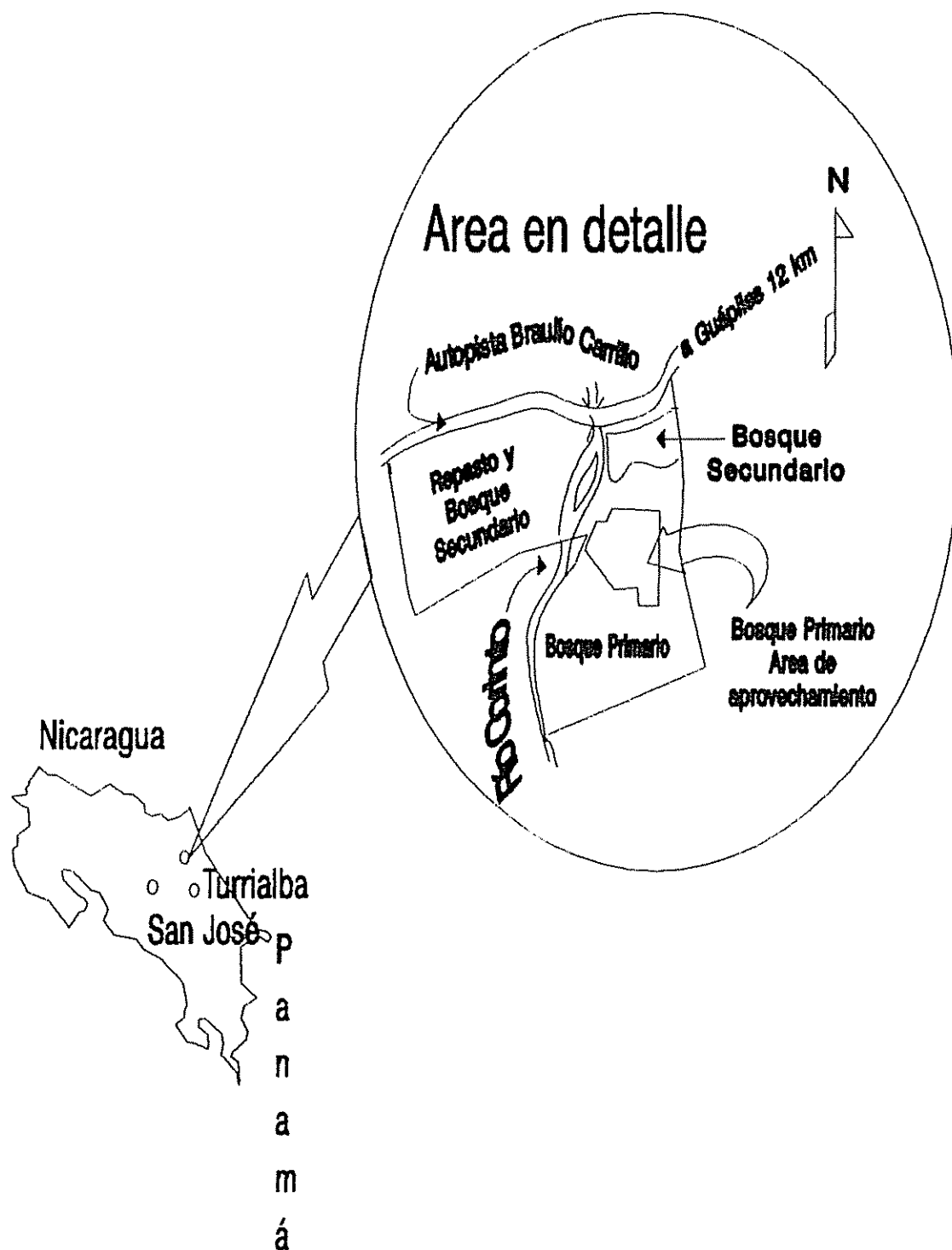


Figura 1. Ubicación del área de estudio. Finca "Los Laureles de Corinto", Guápiles - Costa Rica.

ésta hasta los 1200m, a partir de donde el terreno se vuelve a accidentar, aunque en menor grado que en la parte baja.

Los tipos texturales encontrados en el suelo incluyen sobretodo el franco arcilloso, arcilloso y franco arenoso grueso/medio. Según el análisis químico de muestras de suelo, hasta unos 50 cm de profundidad se detectan especialmente altas concentraciones de aluminio y bajos niveles de fósforo (1 - 3 p.p.m.). La acidez alcanza valores entre 5.2 y 5.4.

Según el mapa de suelos de Costa Rica, se encuentran inceptisoles (suelos jóvenes con horizonte cámbico, pero sin otros horizontes de diagnóstico), de origen volcánico y con una baja saturación de bases.

El sitio específico de estudio corresponde a una área de 30 ha del bosque primario recién aprovechado, donde se aplicaron en todas las operaciones del aprovechamiento técnicas mejoradas, con el objetivo de promover el manejo sostenido.

Las operaciones de aprovechamiento empezaron en el mes de julio de 1992 y fueron concluidas en noviembre de este mismo año. El presente estudio se inició en diciembre de 1992 y se prolongó hasta julio de 1993, cuando se realizó la última evaluación.

3.1.3 Descripción del aprovechamiento

Se hace un breve resumen de las actividades realizadas a continuación (Carrera, 1993):

a) - **Inventario operacional:** El objetivo principal fue determinar la ubicación espacial de los árboles a extraer, además de suministrar información sobre las características del terreno.

b) - **Trazo de la red de vías de arrastre:** Con la información fisiográfica y la distribución espacial de los árboles a extraer se trazó primero en el mapa (figura 2) y luego en el terreno la red de vías de arrastre. El objetivo fue optimizar el uso de maquinaria con un mínimo de perturbación del bosque. Esto se

logró aperturando los caminos estrictamente necesarios.

c) - **Corta dirigida:** El objetivo de esta actividad fue facilitar el desembosque por medio de cables y reducir los daños, tanto al árbol aprovechado como a la regeneración establecida.

d) - **Arrastre controlado:** Este se realizó, en la medida de lo posible, desde las vías de arrastre, utilizando un tractor de orugas Caterpillar D-4 dotado de "winche" y cable de 50 m. Esta forma de operar limitó la presencia del tractor en el bosque reduciendo de esta forma su impacto.

3.2. Método de muestreo

Se seleccionó una área representativa del bosque aprovechado, cubriendo los niveles de perturbación más significativos provocados por las operaciones de apertura de caminos, corta y extracción. Fueron definidos cinco sitios en orden decreciente de perturbación. Se utilizó el muestreo aleatorio estratificado como metodología para la toma de datos de campo.

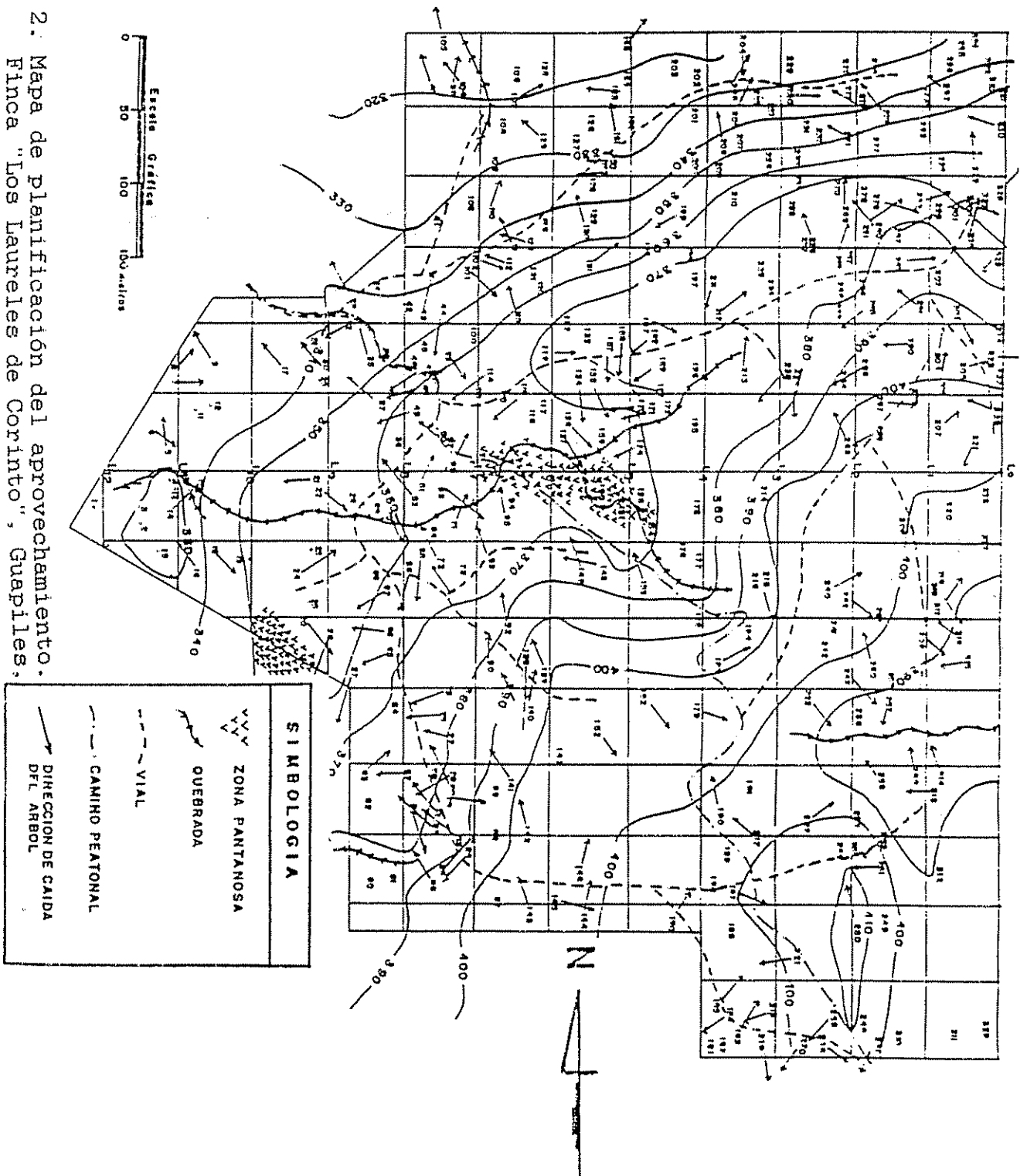
Así, el área de estudio fue estratificada como sigue abajo: (1) patio de montaña; (2) camino principal; (3) camino secundario; (4) claro de tumba; y (5) bosque no intervenido. Los sitios son definidos como sigue:

(1) Patio de montaña: Sitio donde se depositaron las trozas en el monte antes de su transporte a un segundo patio dotado de cargadero, ubicado cerca de la carretera.

(2) Camino principal: Vía de arrastre de carácter temporal que compone la malla principal de la red de caminos de extracción, caracterizandose por una mayor intensidad de tránsito del tractor durante la extracción.

(3) Camino secundario: Vía de arrastre de carácter temporal que compone la malla secundaria de la red de caminos de

Figura 2. Mapa de planificación del aprovechamiento.
Finca "Los Laureles de Corinto", Guapiles,
Costa Rica.



extracción, caracterizándose por una menor intensidad de tránsito del tractor durante la extracción.

(4) Claro de tumba: Apertura del dosel provocada por el apeo de uno o más árboles.

(5) Bosque no intervenido: Bosque intocado después de las operaciones de aprovechamiento y no perturbado recientemente por causas naturales (caída de árboles, etc).

Las observaciones fueron realizadas en seis parcelas fijas distribuidas aleatoriamente en cada sitio de estudio (estratos). En el caso del estrato bosque no intervenido, las parcelas fueron aleatorizadas, con la restricción de que contuviesen solamente la vegetación del estrato inferior.

El tamaño de la unidad muestral fue de 9 m² (cuadrado de 3 x 3 m), totalizando 54 m² de área muestreada por estrato y 270 m² de área muestreada en los cinco estratos.

En la elección del tamaño de la unidad muestral (parcela) y del tamaño de la muestra (número de parcelas por sitio), se tomó en cuenta conceptos ecológicos, la practicabilidad de la ejecución del trabajo en el campo, aspectos económicos, así como otros estudios semejantes consultados, como: Rico y Gomez-Pompa (1976); Abdulhadi et al. (1981); Kartawinata et al. (1981); y Kamaruzaman y Majid (1992). La elección de una unidad muestral de mayor tamaño dificultaría el trabajo de campo y aumentaría los costos. Por el contrario, con un tamaño más pequeño, se correría el riesgo de tener muchas parcelas vacías, al considerarse sólo las especies leñosas como objetos de estudio.

No se realizó un muestreo preliminar para definir el tamaño de la muestra, por tratarse de una investigación exploratoria, en la cual, tomándose en cuenta los objetivos del estudio, es admisible una menor precisión estadística (mayor error de muestreo) en la toma de datos de la población, principalmente tratándose de bosques naturales donde la alta variabilidad es una característica inherente a la población.

3.3 Variables medidas y toma de datos

3.3.1 Evaluación de la perturbación causada por remoción del suelo

Fueron usados cinco pisos del sistema de clasificación descrito por Murphy (1982), citado por Kamaruzaman y Majid (1992), para identificar las clases de perturbación del suelo dentro de cada parcela, como sigue:

1. No perturbado : camada de mantillo no perturbado;
2. Camada de mantillo perturbada : rompimiento de la camada de mantillo, pero sin exposición del suelo mineral subyacente.
3. Suelo superficial expuesto : camada de mantillo removida y horizonte A expuesto; suelo mineral (material del horizonte A) y camada de mantillo intimamente mezclados; suelo mineral depositado sobre la superficie a una profundidad de 5 cm.
4. Subsuelo expuesto : camada de mantillo y horizonte A removidos, horizonte B expuesto.
5. Subsuelo expuesto y compactado o encharcado : camada de mantillo y horizontes A y B removidos. Suelo mineral depositado sobre la superficie a una profundidad mayor que 5 cm; la superficie del suelo es rara vez cubierta por el mantillo (incluyéndose detritos mayores que 5 cm en diámetro).

Basado en esta clasificación de perturbación de suelo, se asignó a cada parcela su nivel de perturbación correspondiente. En casos en que una parcela presentó más de una clase de perturbación, se tomó la clase que ocupaba la mayor área de la parcela.

3.3.2. Medición de las pérdidas de suelo por hidroerosión laminar

Se utilizó el método de las "varillas de erosión", descrito por el Colegio de posgraduados (1977), Llerena (1987) y León (1990). El método es muy sencillo; consiste en utilizar varillas

o pines, que pueden ser de hierro para construcción, clavos de hierro, plásticos o estacas de madera. Con un señalamiento de inicio de las mediciones, se introducen éstas hasta esta medida a ras del suelo y, de ahí en adelante, lo que aumente esta medida se expresa en mm de suelo o lámina erosionada o pérdida por causa de la escorrentía superficial en un área determinada.

En el presente trabajo se utilizaron clavos de hierro de 12.7 cm que fueron pintados con anticorrosivo. A partir de la cabeza se marcaron de otro color hasta los 2 cm y a partir de ahí se colocó una arandela o rondana, que forma parte del suelo y que viene a ayudar como apoyo para el escalímetro al momento de hacer las lecturas.

Fueron colocadas cuatro varillas (clavos) por parcela, totalizando 24 por estrato.

El peso del suelo perdido por erosión fue calculado aplicándose la siguiente fórmula (Colegio de Posgraduados, 1977; Verdolin et al., 1981):

$$P = h * A * Da$$

Donde:

P = Peso del suelo (ton)

h = Altura de la capa de suelo removida (m)

A = Area del terreno (m²)

Da= Densidad aparente (ton/m³)

3.3.3 Estudio de parámetros indicativos del proceso de compactación

Para cada muestra de suelo, se estudiaron las características indicativas básicas del proceso de compactación: densidad aparente, conductividad hidráulica, resistencia a la penetración y porosidad total. Se analizaron además el contenido de humedad y la granulometría. Las muestras de suelo se tomaron a una profundidad de 0 a 20 cm alrededor de cada parcela, con el objetivo de no disturbalas durante el período de estudio.

3.3.3.1 Densidad aparente

Los valores de este parámetro fueron obtenidos para cada sitio de estudio mediante el "método del cilindro de volumen conocido". Para tal fin, se tomaron tres muestras en cada parcela en un cilindro especial, pesándose cada muestra antes y después de 24 horas, secada al horno a una temperatura de 110 grados centígrados. Los resultados fueron obtenidos a partir de la fórmula $DA(\text{g/cm}^3) = \text{peso seco al horno} / \text{volumen del suelo}$.

3.3.3.2 Conductividad hidráulica

Fue determinada por el "método del permeómetro de carga constante", mediante el cual se mide el volumen de agua que pasa a través de una muestra de suelo saturada e inalterada, sobre la que se mantiene una carga constante de agua. Los volúmenes de agua son medidos cada 15 minutos hasta que se hacen constantes ($\pm 5\%$). Los valores de permeabilidad en cm/h se obtienen mediante la fórmula $K = Q/AT \times L/AH$, en donde K es igual a conductividad hidráulica; Q es igual al volumen de agua por un tiempo determinado; A es igual al área de la sección del cilindro; L es igual al largo de la muestra; T es igual al intervalo de tiempo y AH el nivel promedio del agua (Forsythe, 1985). Se tomaron tres muestras por parcela.

3.3.3.3 Resistencia a la penetración

Para la obtención de la resistencia a la penetración se utilizó el penetrómetro estático con pistón de acero inoxidable de cinco milímetros de diámetro, con una línea circunscrita en el pistón a cinco milímetros del extremo, el cual expresa valores en lbs/cm^2 . Para ello, en cada parcela de muestreo se promediaron seis medidas por observación. Donde las diferencias entre mediciones en un sitio fueron superior al $\pm 5\%$, se aumentó el número de mediciones (Forsythe, 1985).

3.3.3.4 Contenido de humedad

El contenido de humedad fue calculado gravimétricamente, tomando en consideración la masa del suelo en su condición natural (peso húmedo) y posteriormente pesada una vez secada al horno (peso seco). Esto permite conocer el contenido de humedad al momento de calcular los parámetros de compactación. La fórmula para tal fin es % humedad gravimétricamente=(masa de suelo húmedo - masa de suelo seco)/masa de suelo seco x 100.

3.3.3.5 Porosidad total

Se hizo tomando en consideración la fórmula que incluye la densidad aparente y la densidad de partículas. $E = \{(1 - D_a / D_p)\} \times 100$, en donde E es la porosidad en porcentaje; D_a es la densidad aparente y D_p es la densidad de partículas.

3.3.3.6 Determinación granulométrica

Para el análisis granulométrico (textura) se utilizó el método del tacto en el campo y para el laboratorio el método de Bouyoucos (1936), modificado por F. Hardy y R. Bazán.

3.3.4 Estudio de parámetros indicativos de la fertilidad del suelo

Se evaluó el suelo superficial de cada parcela con respecto a: (1) tasas de mineralización de nitrógeno en incubación *in situ*; (2) análisis de pH, fósforo, potasio, calcio, magnesio y acidez extraíble (3) contenido de materia orgánica.

Para el análisis de pH, fósforo, potasio, calcio, magnesio, acidez extraíble y materia orgánica, se tomaron muestras compuestas del suelo alrededor de cada parcela a una profundidad

de 0 a 20 cm, en un total de 30 muestras (seis muestras por estrato, compuestas cada una de cuatro submuestras por parcela).

3.3.4.1 Determinación de la mineralización del nitrógeno de la materia orgánica

Para la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo se utilizó el método de incubación *in situ*, siguiendo la técnica descrita por el Tropical Soil Biology and Fertility Programme (1989), modificada como sigue.

Se tomaron muestras triples en cada parcela, a una profundidad de 0 - 15 cm, con un tubo plástico de 75 mm de diámetro (3") y 25 cm de largo, retirando previamente la capa gruesa del mantillo. Una de las muestras fue extraída inmediatamente para determinar las concentraciones iniciales de nitrato y amonio (to). Las otras dos fueron mantenidas en incubación en el sitio por un período de 31 días, después del cual fueron retiradas para efectuar los análisis de nitrato y amonio en el laboratorio. Se utilizaron dos métodos de campo para incubar las muestras, definidos como método A y B. El método A consistió en taponar la extremidad superior de uno de los dos tubos (t_{31A}), y el método B en dejar el otro tubo abierto (t_{31B}).

La utilización de estos dos métodos tuvo como objetivo evitar los inconvenientes de los métodos de incubación que usualmente encierran las muestras en bolsas plásticas y las entierran. Así, las muestras quedan aisladas, perdiendo el contacto con el suelo alrededor e impidiendo los cambios de humedad, gases y microorganismos que normalmente ocurrirían. Por lo tanto, las mediciones obtenidas por estos métodos son sesgadas, no reflejando el verdadero potencial de mineralización. Por el contrario, los métodos utilizados en el presente estudio buscan respetar los cambios entre las muestras y el suelo, para

así obtener una estimación más precisa de la tasa de mineralización del nitrógeno.

La extremidad inferior de cada tubo fue afilada antes de introducirlo en el suelo, con el objetivo de evitar que la muestra sea compactada.

Los tubos se ubicaron alrededor de cada una de las parcelas, siendo los tríos distribuidos aleatoriamente. El muestreo tuvo 6 repeticiones por sitio (estratos), con tres tipos de muestras por parcela (t_0 , t_{31a} y t_{31b}), 18 muestras por sitio y 90 muestras en total.

La toma de muestras para determinar las cantidades iniciales de amonio y nitrato, así como la instalación de los tubos en el campo para incubación se realizó el 12 de marzo de 1993. Las muestras incubadas fueron recolectadas y llevadas al laboratorio 31 días después.

3.3.4.2 Análisis químico

Para la determinación de las concentraciones de $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ se utilizó el método de destilación en vapor con MgO y aleación de Devarda (50% Cu, 45% Al y 5% Zn) después de la destrucción de nitrito con ácido sulfámico. La mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo se calculó de la siguiente manera: $(\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-)_{t_{31}} - (\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-)_{t_0}$, para los métodos A y B.

El fósforo y el potasio disponible fueron determinados utilizándose la solución de Olsen modificada. La acidez extraíble, el calcio y el magnesio con la solución de KCl a 1 N, el pH se determinó en agua y el contenido de materia orgánica del suelo usándose el método de digestión húmeda de Walkley y Black.

3.3.5 Toma y análisis de las fotografías hemisféricas

Para la toma de las fotografías hemisféricas se utilizó una cámara NIKON FM2, la cual llevaba incorporada un "data-back"

NIKON MF-16, que automáticamente identificaba cada fotografía con un número particular, impreso en el ángulo inferior derecho de la misma.

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

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

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

Las tomas fueron hechas en el centro de cada parcela de 9 m², a la altura del individuo más alto dentro de la parcela.

Las exposiciones fotográficas fueron todas hechas el día 4 de junio de 1992. El análisis fotográfico fue realizado con el equipo perteneciente a la Organización de Estudios Tropicales (O.E.T), Estación Biológica La Selva en Costa Rica.

El sistema de análisis utilizado fue el "canopy" (Rich, 1989), el cual tenía incorporado toda la información astronómica necesaria para el cálculo del factor de sitio, salvo la referida al brillo solar, por no contar hasta el presente con suficientes registros para la zona (Cabrelli, 1992).

Los valores usados en los coeficientes de proporcionalidad a

y b de la ecuación (5), para la radiación indirecta y directa sobre el dosel, respectivamente, fueron: $a = 0.55$ y $b = 0.45$ (Cabrelli, 1992).

3.3.6 Estudio de la regeneración en sitios perturbados

La regeneración en los sitios perturbados fue evaluada dentro de cada unidad muestral (9 m^2) establecida en los sitios de estudio. Las variables evaluadas fueron: cobertura, densidad, y frecuencia de especies en la comunidad vegetal establecida en las parcelas. Fueron evaluadas todas las plantas de todas las especies presentes en las parcelas a partir de un tamaño que posibilitase su identificación. Esto permitió tener una idea de la composición florística en los estratos. Sin embargo, en la mayoría de los análisis se incluyeron solamente las especies definidas como de mayor interés en el presente estudio, o sea, las especies leñosas.

Las especies fueron identificadas *in situ* con la ayuda del Sr. Martín Artavia, técnico del CATIE con larga experiencia en dendrología tropical y profundo conocedor de la flora arbórea del bosque en estudio.

Los datos de cada variable se tomaron como sigue. Para la cobertura, se tomó el porcentaje que cada especie cubría del área de la unidad muestral, estimándose de forma visual. La densidad se determinó contando el número de individuos de cada especie dentro de cada unidad muestral. La frecuencia se calculó como el porcentaje de presencia de cada especie con base en las seis unidades muestrales por estrato.

Se realizaron tres evaluaciones durante el período de estudio la primera en el mes de diciembre de 1992, la segunda en abril de 1993 y la tercera en julio del mismo año. En el análisis se consideraron únicamente los datos de la última evaluación, en la cual se observó un mayor número de especies leñosas en los sitios con mayor grado de perturbación.

Además de que se observaron cambios poco significativos entre las evaluaciones, lo más notable fue, la mayor presencia de especies leñosas en los estratos patio de montaña y camino principal, no observado en las evaluaciones anteriores. Esto se explica por el aumento natural del grado de complejidad de la comunidad vegetal en la medida en que avanza el proceso sucesional.

3.4. Ordenamiento de la información

Con los valores absolutos de cobertura, densidad y frecuencia, se calculó el valor relativo respectivo y el índice de importancia de cada especie, de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$I_i = Cr + Dr + Fr$$

I_i = índice de importancia

Cr = cobertura relativa

Dr = densidad relativa

Fr = frecuencia relativa

Con base en el índice de importancia de cada especie, se seleccionaron aquellas que presentaron un mayor índice por estrato, obteniendo un grupo de especies más reducidos que el inicial.

Con los datos de índice de importancia de las 42 especies leñosas seleccionadas en los cinco estratos se construyó la primera matriz básica de datos usada en los análisis - MBD1 (Cuadro 2).

Otra matriz básica de datos (MBD2) fue construida con los datos obtenidos de la medición de las 20 variables (Cuadro 3), usadas como descriptores físicos y químicos del microambiente dentro de cada unidad muestral.

Las variables medidas en el experimento de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica se presentan en el Cuadro 4.

Cuadro 2. Lista de las 42 especies leñosas seleccionadas para ser usadas en los análisis. Bosque natural intervenido. Finca "Los Laureles de Corinto", Guápiles, Costa Rica.

Espece	Familia	Código*
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	AMPEHO
<i>Apeiba membranacea</i>	Tiliaceae	APEIME
<i>Ardisia palmata</i>	Myrcinaceae	ARDIPA
<i>Brosimum sp.</i>	Moraceae	BROSSP
<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae	CARAGU
<i>Casearia silvestris</i>	Flacourtiaceae	CASESI
<i>Cecropia insignis</i>	Cecropiaceae	CECRIN
<i>Colubrina ovalifolia</i>	Rhamnaceae	COLUOV
<i>Coussarea impetiolearis</i>	Rubiaceae	COUSIM
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	CROTSC
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	DENDAR
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	FARAOC
<i>Goethalsia meiantha</i>	Tiliaceae	GOETME
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	GUARGL
<i>Guatteria sp.</i>	Annonaceae	GUATSP
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Tiliaceae	HELIAP
<i>Hernandia didymantha</i>	Hernandiaceae	HERNDI
<i>Inga sp.</i>	Mimosaceae	INGASP
<i>Lacistema aggregatum</i>	Lacistemaceae	LACIAG
<i>Miconia sp.</i>	Melastomaceae	MICOSP
<i>Micropholis crotonoides</i>	Sapotaceae	MICRCR
<i>Nectandra sp.</i>	Lauraceae	NECTSP
<i>Neea psychotrioides</i>	Nyctaginaceae	NEEAPS
<i>Ochroma lagopus</i>	Bombacaceae	OCHRLA
<i>Ocotea mollifolia</i>	Lauraceae	OCOTMO
<i>Palicourea guianensis</i>	Rubiaceae	PALIGU
<i>Paullinia costarricensis</i>	Sapindaceae	PAULCO
<i>Pentaclethra macroloba</i>	Mimosaceae	PENTMA
<i>Pentagonia sp.</i>	Rubiaceae	PENTSP
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Flacourtiaceae	PLEULI
<i>Pourouma aspera</i>	Cecropiaceae	POURAS
<i>Protium sp.</i>	Burseraceae	PROTSP
<i>Psychotria sp.</i>	Rubiaceae	PSYCSP
<i>Quararibea bracteolosa</i>	Bombacaceae	QUARBR
<i>Rollinia microsepala</i>	Annonaceae	ROLLMI
<i>Sorócea pubivena</i>	Moraceae	SOROPU
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Apocynaceae	STEMDO
<i>Sterculia recordiana</i>	Sterculiaceae	STERRE
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	TREMMI
<i>Vernonia patens</i>	Verbenaceae	VERNPA
<i>Virola sebifera</i>	Myristicaceae	VIROSE
<i>Vismia ferruginea</i>	Clusiaceae	VISMFE

* Código adoptado por el Grupo de Silvicultura de Bosques Naturales del CATIE.

Cuadro 3. Lista de las 20 variables usadas como descriptores ecológicos de las 30 unidades muestrales obtenidas en los cinco estratos comprendidos en el estudio. Bosque natural intervenido. Finca "Los Laureles de Corinto, Guápiles, Costa Rica.

Variable	Código*
Pendiente	PEND
Remoción de suelo	REMOC
Humedad del suelo	HUM
Resistencia a la penetración	RPENET
Densidad aparente	Da
Conductividad hidráulica	CHIDR
Porosidad total	POROT
Hidroerosión laminar	EROSION
Contenido de arena	ARENA
Contenido de limo	LIMO
Contenido de arcilla	ARCILLA
Acidez activa	pH
Acidez extraíble	ACEXT
Fósforo disponible	P
Calcio disponible	Ca
Magnesio disponible	Mg
Potasio disponible	K
Contenido de materia orgánica	MO
Contenido de amonio y nitrato	NHNO
Factor de sitio total	TSF

* Códigos usados en los análisis.

Cuadro 4. Variables usadas en el estudio de la mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo de las 30 muestras obtenidas en los cinco estratos considerados en el estudio, utilizándose dos métodos de incubación *in situ* (explicaciones en el texto). Bosque natural intervenido. Finca "Los Laureles de Corinto", Guápiles, Costa Rica.

Variable	Código*
Disponibilidad inicial de amonio	NH4I
Disponibilidad inicial de nitrato	NO3I
Amonio post-incubación (método A)	NH4A
Nitrato post-incubación (método A)	NO3A
Amonio post-incubación (método B)	NH4B
Nitrato post-incubación (método B)	NO3B
Nitrógeno mineralizado (método A)	MINEA
Nitrógeno mineralizado (método B)	MINEB

* Códigos usados en los análisis.

3.5. Análisis estadísticos

La mayoría de las operaciones de cálculo de los análisis estadísticos fueron realizados con el sistema computacional estadístico SAS versión 6.03 (SAS Institute Inc., 1987), del cual se describirán adelante los procedimientos que fueron utilizados.

Debido al tamaño relativamente pequeño de la muestra y la distribución irregular de los datos de la mayoría de las variables; se optó por la utilización de métodos no paramétricos (Steel y Torrie, 1985; Kreyszig, 1982) para comparar las variables descriptoras del microambiente medidas en los estratos. Para ello, se utilizó la prueba de Wilcoxon a través del procedimiento NPAR1WAY de SAS. Los estratos fueron tomados por pares y comparados entre sí.

Los datos de la MBD2 fueron caracterizados por el cálculo de estadísticas descriptivas, registrándose el valor de las medidas de tendencia central, de dispersión y de los valores extremos con la utilización del procedimiento UNIVARIATE normal de SAS.

Se realizó un análisis de correlación, utilizando el procedimiento CORR Spearman de SAS, con el objetivo de determinar la medida de la intensidad de asociación entre las variables descriptoras del microambiente en los sitios en estudio y también de estas con las medidas de abundancia de la vegetación.

Los análisis descritos arriba también se realizaron para los datos obtenidos del experimento de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo.

Usando valores de frecuencia medida como el porcentaje de presencia de todas las especies determinadas en las seis unidades muestrales por estrato, se realizó un análisis de distribución de frecuencia para determinar el comportamiento de las especies en cuanto a su abundancia en los estratos. Para ello, se dividieron las poblaciones de cada estrato en cinco clases de frecuencia de igual tamaño, de manera que cada clase contenga un porcentaje determinado de especies de acuerdo a su abundancia.

Se calcularon índices de diversidad para toda el área en estudio y para cada estrato en particular, utilizándose el "interactive basic program" - SPDIVERS.BAS (Ludwig y Reynolds, 1988), el cual computa los índices de diversidad de Simpson (1949), de Shannon y Weaver (1949), y los números de diversidad de Hill (1973).

Con el objeto de clasificar y ordenar los datos, lo que permitió una interpretación ecológica de los resultados obtenidos para cada estrato, se realizó un análisis de conglomerados (Cluster Analysis) y un análisis de componentes principales, partiéndose de las MBD1 y MBD2 y haciendo uso de las técnicas Q y R.

Para el análisis de conglomerados se utilizaron las 20 variables medidas en cada parcela. Los cálculos se realizaron a través del procedimiento CLUSTER method=average del programa SAS. Como criterio para seleccionar el número de grupos o asociaciones a ser tomados del análisis de conglomerados, se utilizaron tres tipos de pruebas: prueba pseudo T, pseudo F y criterio cúbico.

Para la MBD1 se realizó un análisis de frecuencia cruzada, con el objetivo de determinar las relaciones de los grupos formados a través del análisis de conglomerados con los estratos.

El análisis de componentes principales fue realizado con la ayuda del procedimiento PRINCOMP de SAS. Se utilizaron los primeros componentes que aportaron información útil en la interpretación ecológica de los resultados.

Para el análisis de componentes principales de la MBD1 se decidió realizar una modificación en la misma, calculándose un nuevo índice de importancia modificado, tomando en cuenta solamente la cobertura y la densidad relativa de las especies por unidad muestral (parcela). Este procedimiento permitió obtener un mayor desempeño de este análisis, principalmente con la utilización de la técnica R, ya que si fuera utilizado el índice de importancia por estrato, se tendría una matriz de datos muy irregular (número de columnas muy superior al de líneas), lo que distorsionaría los cálculos (Legendre y Legendre, 1983; Ludwig y

Reynolds, 1988; Greig-Smith, 1983).

En el caso del análisis de la MBD2, se utilizaron solamente las 13 variables más importantes, tanto estadística como ecológicamente (definidas abajo).

Los datos en ambas matrices fueron estandarizados para la realización de los análisis de clasificación y ordenación, justificándose tal procedimiento por el hecho de que los análisis multivariados, de una forma general, son sensibles a los cambios de escala entre variables y en el caso del presente estudio es imposible tomar todos los datos en una misma medida (Pla, 1986; Crisci y López, 1983).

Para la MBD2 se realizó adicionalmente un análisis discriminante simple (SDA), utilizando el "interactive basic program" - SDA.BAS (Ludwig y Reynolds, 1988), con el objetivo de determinar si había diferencia significativa entre los dos agrupamientos de unidades muestrales (parcelas) obtenidos a través del análisis de conglomerados. Fueron calculados los coeficientes de la función discriminante entre los dos grupos, la distancia estadística multivariada (Mahalanobis, 1936), la contribución relativa de cada variable a la distancia multivariada (D^2) que separa los dos grupos y la prueba del estadístico F.

La selección de las variables significativas en la discriminación de los dos grupos usados para el SDA se realizó a través del procedimiento STEPDISC method = stepwise de SAS, que seleccionó las variables que mostraron significancia al nivel de 0.15. También se incluyeron en el análisis otras variables (pH, materia orgánica, disponibilidad de fósforo y densidad aparente) no significativas a este nivel, pero que son de importancia ecológica en las condiciones del sitio de estudio, ya que la selección de las variables a ser incluidas en los análisis no debe basarse sólo en su valor estadístico, sino en su importancia ecológica (Ludwig y Reynolds, 1988). Las 13 variables seleccionadas a través de este procedimiento también se utilizaron para el análisis de componentes principales.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Descriptores físicos del microambiente

4.1.1 Textura del suelo

En el Cuadro 5 se presentan los resultados del análisis de textura del suelo por estrato, donde se observa una textura muy pesada en el patio de montaña, el camino principal y el claro de tumba y una textura un poco más leve en el camino secundario y el bosque no intervenido (Figura 3).

Cuadro 5. Valores de mediana para las variables arena, limo y arcilla (%) y la clasificación de la textura del suelo por estrato.

Estrato	ARENA	LIMO	ARCILLA	TEXTURA
Patio	30.20	15.40	53.40	Arcilloso
C. Princ.	31.20	20.60	48.00	Arcilloso
C. Sec.	40.20	18.40	41.40	Arcillo-arenoso
Claro	35.00	19.20	46.80	Arcilloso
Bosque	42.00	18.20	39.60	Franco-areno-arcilloso

El análisis estadístico (prueba de Wilcoxon) confirma las diferencias de textura entre los estratos en relación al contenido de arena, mostrando diferencias altamente significativas (0.01) entre patio de montaña, cuando es comparado al camino secundario y al bosque no intervenido y significativa (0.05) entre el camino principal comparado con los dos estratos citados arriba. Las demás comparaciones entre estratos para esta variable no mostraron diferencias significativas (Cuadro 6).

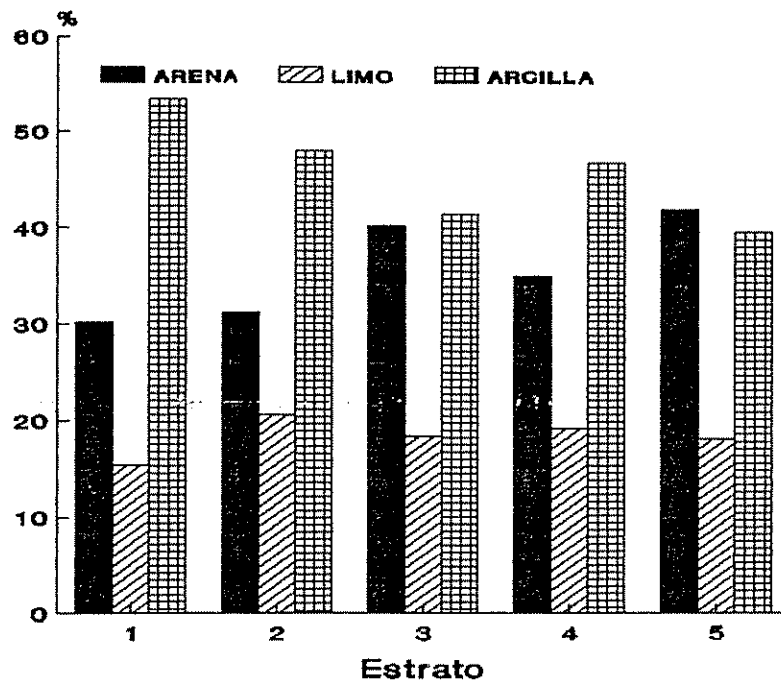


Figura 3. Contenido de arena, limo y arcilla por estrato de estudio.

Cuadro 6. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable contenido de arena.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	0.00ns	-			
C. Sec.	2.66**	2.33*	-		
Claro	1.21ns	1.04ns	1.44ns	-	
Bosque	2.66**	2.17*	0.00ns	1.53ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Para el contenido de limo se observa diferencia altamente significativa entre patio de montaña, comparado al camino principal y significativa cuando este es comparado al claro de tumba (Cuadro 7), pero esta variable es menos importante en la definición de la textura del suelo.

Cuadro 7. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable contenido de limo.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	2.57**	-			
C. Sec.	1.21ns	1.61ns	-		
Claro	2.17*	0.56ns	0.97ns	-	
Bosque	1.69ns	1.04ns	0.45ns	0.41ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Para la variable contenido de arcilla, las diferencias estadísticas entre los estratos mostró un comportamiento similar al del contenido de arena, o sea, diferencias altamente significativas entre patio de montaña comparado al camino secundario y al bosque no intervenido y significativa cuando es comparado con el claro de tumba. En el caso del camino principal, las diferencias fueron significativas cuando este fue comparado con el camino secundario y bosque no intervenido. Las demás comparaciones no fueron significativas (Cuadro 8).

Cuadro 8. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares con respecto a la variable contenido de arcilla.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	1.85ns	-			
C. Sec.	2.73**	2.25*	-		
Claro	2.17*	0.56ns	1.51ns	-	
Bosque	2.65**	2.41*	0.16ns	1.69ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Las estadísticas descriptivas de los datos (media, mediana, máximo, mínimo y coeficiente de variación) referentes a estas variables son mostradas en los Cuadros 1A, 2A, y 3A (Anexo).

4.1.2 Hidroerosión laminar, pendiente y remoción del suelo

El Cuadro 9 resume los resultados obtenidos para estas variables por estrato.

La mayor pérdida de suelo por hidroerosión laminar se presentó en el camino secundario (17.75 ton), a pesar de tener el mayor contenido de materia orgánica (ver Cuadro 20, pág. 61), que, como es conocido, aumenta la resistencia de los suelos a la erosión. Esto puede explicarse por las características físicas del suelo en este estrato, presentando una textura superficial más liviana.

Cuadro 9. Valores de mediana para las variables hidroerosión laminar, pendiente y remoción del suelo, por estrato.

Estrato	EROSION (ton)	PEND (%)	REMOC (*)
Patio	14.70	7.75	3.50
C. Princ.	11.35	18.50	4.50
C. Sec.	17.75	9.00	3.00
Claro	15.75	37.75	2.00
Bosque	10.10	38.00	1.00

(*) medida en una escala de cinco niveles de perturbación (ver página 35).

nota:

EROSION= hidroerosión laminar

PEND = pendiente

REMOC = grado de remoción del suelo

La erosión presenta una correlación con la pendiente de $r=0.43$, significativa a 0.05. Los estratos claro de tumba y bosque no intervenido poseen las mayores pendientes, pero presentaron pérdidas de suelo reducidas. Esto se justifica por tener una mayor cobertura vegetal.

La reducida pérdida de suelo por erosión observada en el camino principal, se explica por su textura muy pesada (arcillosa) y el mayor grado de compactación del suelo superficial.

Con el método utilizado para medir la hidroerosión laminar, no se han detectado diferencias significativas entre los estratos en el período comprendido por el estudio, de acuerdo a la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

Según los resultados del presente trabajo el método de las "varillas de erosión" no pareció adecuado para cuantificar el suelo perdido por hidroerosión laminar en bosque natural, a pesar

de lo práctico de su uso y de los bajos costos. Se observó que la caída constante de detritos puede interferir en las mediciones, desviando o disminuyendo la escorrentía. Un efecto parecido también se observa con la utilización de la rondana o arandela, usada como punto de apoyo para el escalímetro en el momento de las mediciones.

El Cuadro 10 presenta los resultados de la prueba de Wilcoxon para la comparación de los estratos usando la variable pendiente, mostrando diferencia altamente significativa entre el patio de montaña comparado al claro de tumba y significativa cuando es comparado al bosque no intervenido. Se observan también diferencias significativas de la comparación del camino secundario con el claro de tumba y con el bosque no intervenido.

Cuadro 10. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos de estudio tomados por pares, con respecto a la variable pendiente.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	1.44ns	-			
C. Sec.	1.05ns	0.48ns	-		
Claro	2.80**	1.77ns	2.32*	-	
Bosque	2.48*	1.12ns	2.00*	0.32ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

La remoción del suelo por las operaciones de aprovechamiento fue lógicamente más intensa en los caminos y en el patio, debido a la necesidad de efectuar cortes en el suelo para disminuir la pendiente y la mayor movilidad del tractor en estos sitios. Se observaron también efectos considerables debido al arrastre de

trozas.

La prueba de Wilcoxon confirma estadísticamente las diferencias entre las muestras tomadas en los diferentes estratos para la variable remoción del suelo. Se observan diferencias altamente significativa entre bosque no intervenido comparado con los demás estratos y entre el camino principal comparado al claro de tumba. Las comparaciones entre patio de montaña y claro de tumba y entre camino principal y camino secundario, presentaron diferencias significativas. Las demás diferencias entre los estratos no fueron estadísticamente significativas (Cuadro 11).

Cuadro 11. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable remoción del suelo.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	1.71ns	-			
C. Sec.	1.49ns	2.32*	-		
Claro	2.47*	2.73**	1.16ns	-	
Bosque	3.04**	3.02**	3.02**	3.06**	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Debido a que las características físicas y químicas del suelo cambian de acuerdo al horizonte analizado, es coherente encontrar correlaciones de la variable remoción con las otras variables descriptoras del microambiente relacionadas al suelo, observadas en el Cuadro 12.

Las estadísticas descriptivas de las variables pendiente, remoción del suelo y hidroerosión laminar son mostradas en los cuadros 4A, 5A y 6A, respectivamente.

Cuadro 12. Coeficientes de correlación $r =$ (Spearman) entre las variables de interés ecológico que presentaron correlación significativa.

Variable	DA	RPENET	CHIDR	POROT	ARENA	ARCILLA
REMOC	0.68**		-0.38*	-0.65**	-0.51**	0.50**
HUM	-0.74**	-0.48**		0.73**	0.48**	-0.48**
RPENET	0.37*			-0.38*		
DA				-0.99**	-0.63**	0.59**
POROT					0.58**	-0.54**
LIMO		-0.39*				
ARENA						-0.94**
P					0.65**	-0.65**

Cuadro 12. (cont...)

Variable	pH	P	K	Mg	MO	NHNO	PEND
REMOC	0.80**	-0.61**	-0.43*		-0.61**	-0.54**	
HUM	-0.44*						
DA					-0.76**	-0.49**	
POROT	-0.67**				0.71**	0.50**	
ARENA			0.55**		0.73**		
ARCILLA	0.67**	-0.65**	-0.58**		-0.68**	-0.40*	
pH		-0.58**	-0.38*		-0.65**	-0.54**	
Ca		0.38*	0.64**	0.79**			
P			0.65**		0.81**	0.54**	
K				0.53**	0.68**		
NHNO					0.51**		
EROSION							0.43*

* significativo al 0.05

** significativo al 0.01

4.1.3 Compactación del suelo en los sitios perturbados

En el cuadro 13 y en la Figura 4 se aprecia que los valores indicativos del proceso de compactación son más acentuados en los estratos patio de montaña y camino principal. Esto refleja la mayor movilidad del tractor en estos sitios.

Cuadro 13. Valores de mediana para los parámetros indicadores de compactación y humedad del suelo por estrato.

Estrato	RPENET (lbs/cm ²)	DA (kg/l)	CHIDR (cm/h)	POROT (%)	HUM (%)
Patio	4.85	0.87	0.27	66.40	69.25
C. Princ.	3.60	0.94	0.04	63.55	62.40
C. Sec.	3.30	0.75	0.14	69.75	85.80
Claro	2.50	0.77	2.18	69.90	80.45
Bosque	3.45	0.73	2.24	71.25	78.30

nota: RPENET= resistencia a la penetración
 DA = densidad aparente
 CHIDR = conductividad hidráulica
 POROT = porosidad total
 HUM = contenido de humedad

Algunos resultados de los análisis fueron influenciados por la presencia de piedras en las muestras, lo que puede explicar la alta variabilidad observada en los resultados, principalmente los relacionados a la conductividad hidráulica.

En el Cuadro 12 se pueden observar las correlaciones significativas entre los indicadores de compactación y las demás variables, destacándose la correlación negativa entre densidad aparente y resistencia a la penetración con humedad del suelo y con porosidad total. Estos resultados se ajustan a lo señalado por la literatura (Hendrison, 1990; Barroso, 1991), dado que bajo

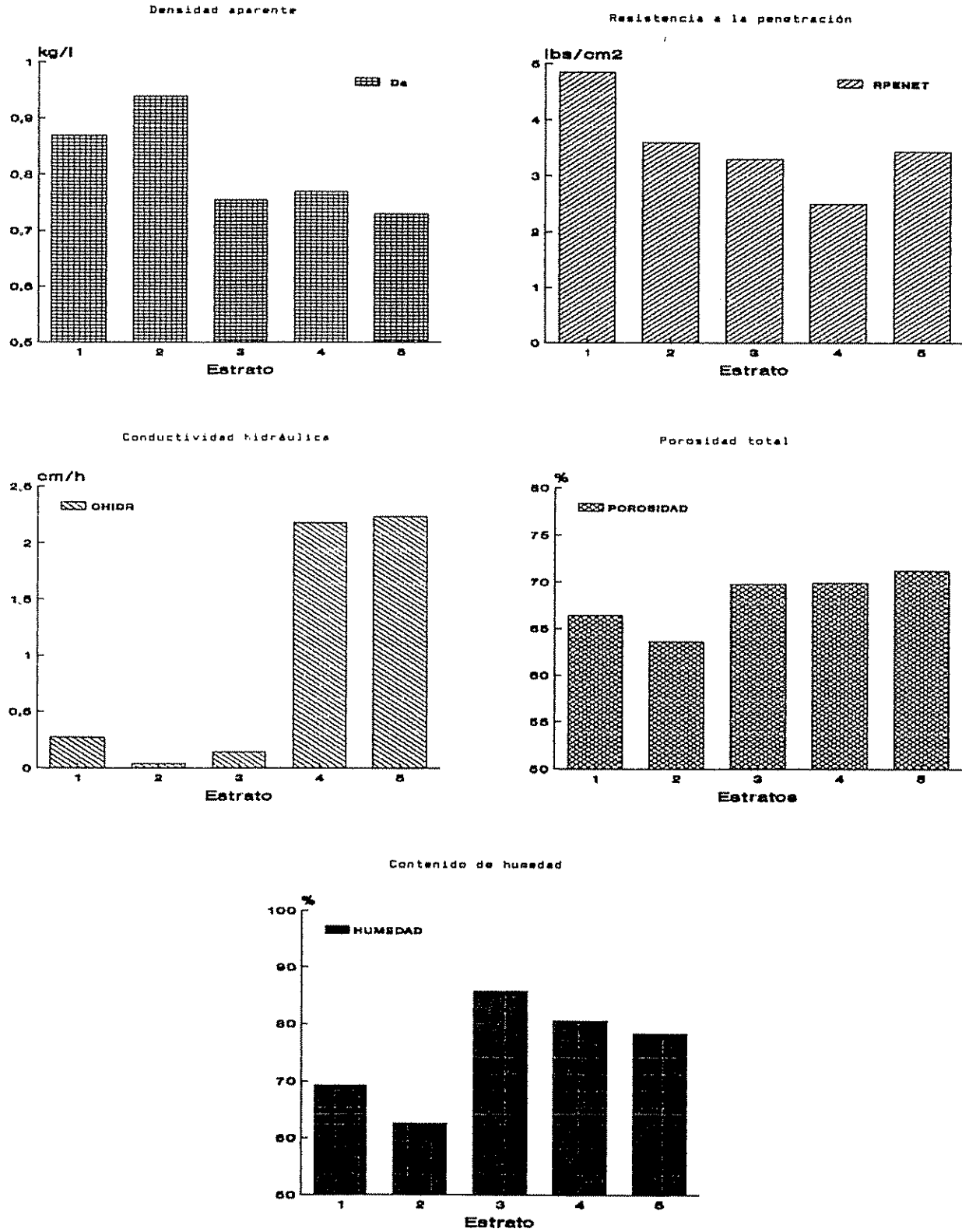


Figura 4. Valores de los indicadores de compactación y de contenido de humedad (%) medidos en cada estrato.

condiciones secas los indicadores de compactación presentan valores más elevados, mientras que en condiciones húmedas estos valores son más bajos. Lo contrario se verifica con la resistencia del suelo a la compactación, ofreciendo mayor resistencia en condiciones secas y mayor susceptibilidad en condiciones húmedas.

La prueba de Wilcoxon para la variable humedad y para las indicadoras de compactación detectó diferencias significativas entre los estratos.

Para el contenido de humedad, las diferencias fueron altamente significativas cuando fue comparado el estrato camino principal con el camino secundario y con el claro de tumba. Se observan diferencias significativas entre el patio de montaña comparado al camino secundario y, entre el bosque no intervenido comparado con el camino principal y con el camino secundario (Cuadro 14).

Cuadro 14. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares con respecto a la variable contenido de humedad.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	0.88ns	-			
C. Sec.	2.16*	2.80**	-		
Claro	1.68ns	2.80**	1.52ns	-	
Bosque	0.88ns	2.16*	2.24*	0.56ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

La comparación de los estratos usando los valores de resistencia a la penetración presenta diferencias estadísticas altamente significativas entre patio de montaña y camino secundario. Lo mismo sucede entre la comparación del claro de tumba con los demás estratos, con excepción del bosque no intervenido, cuya diferencia es significativa al 0.05. También se observan diferencias significativas entre el patio de montaña y el camino principal y, entre el bosque no intervenido comparado con el patio de montaña y con el claro de tumba (cuadro 15).

Cuadro 15. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable resistencia a la penetración.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	2.49*	-			
C. Sec.	2.82**	0.65ns	-		
Claro	2.81**	2.73**	2.83**	-	
Bosque	2.48*	0.32ns	0.41ns	2.16*	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Con respecto a la densidad aparente, se constataron diferencias altamente significativas entre el camino principal cuando es comparado con el camino secundario, con el claro de tumba y con el bosque no intervenido y, diferencia significativa entre el patio de montaña y el bosque no interferido. Las demás comparaciones resultaron ser no significativas (Cuadro 16).

Cuadro 16. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable densidad aparente.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	1.13ns	-			
C. Sec.	1.84ns	2.83**	-		
Claro	1.37ns	2.83**	0.64ns	-	
Bosque	2.32*	2.83**	0.40ns	1.61ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Para la variable conductividad hidráulica, sólo se observó diferencia significativa entre el camino secundario comparado con el bosque no intervenido (Cuadro 17). Esto probablemente se explica más por problemas en la toma de las muestras, debido a la pedregosidad del suelo, que por diferencias de permeabilidad.

Cuadro 17. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable conductividad hidráulica.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	0.34ns	-			
C. Sec.	0.00ns	0.49ns	-		
Claro	0.49ns	1.14ns	1.60ns	-	
Bosque	1.21ns	1.69ns	2.16*	0.24ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Usándose los valores obtenidos para la variable porosidad total para comparar los estratos en estudio, se verifican diferencias altamente significativas entre el camino principal comparado con el camino secundario, con claro de tumba y con el bosque no intervenido. También se encuentra una diferencia significativa entre el patio de montaña y el bosque no intervenido, siendo las otras comparaciones no significativas (Cuadro 18).

Cuadro 18. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable porosidad total.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	0.96ns	-			
C. Sec.	1.68ns	2.81**	-		
Claro	1.36ns	2.80**	0.72ns	-	
Bosque	2.16*	2.80**	0.72ns	1.20ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

La relación entre el contenido de humedad y la compactación es evidente y muy importante, por lo que debe ser observada si se desea disminuir el impacto del aprovechamiento sobre el suelo forestal, debiéndose planear el aprovechamiento para la época del año en que el suelo presente menor contenido de humedad.

De manera general, los resultados muestran valores de los indicadores de compactación relativamente bajos en toda el área de estudio, sugiriendo que la compactación causada por el aprovechamiento del bosque no provocó daños considerables al suelo.

Si se considera, por ejemplo, la porosidad total se verifica que presenta un buen porcentaje de poros, igual si los otros indicadores presentan valores de compactación más elevados. Esto resulta lógico, debido a que la extracción de la madera fue realizada por un tractor de orugas Caterpillar D-4, que es una máquina relativamente liviana y que por su tipo de ruedas impone un menor esfuerzo de tracción al suelo que una máquina de llantas, por distribuir mejor su peso en la superficie, no causando daños significativos al suelo. Así, los efectos de compactación observados tienden a limitarse a las capas superiores del suelo.

Por lo tanto, se demuestra que los mayores daños causados por la máquina fueron de remoción del suelo, los cuales, en la mayoría de las veces, fueron más por una necesidad para la construcción de los caminos, que provocados por el mal uso de la máquina.

Los valores de estadística descriptiva de la humedad del suelo y de los indicadores de compactación son presentados en los Cuadros 7A, 8A, 9A, 10A y 11A respectivamente.

4.1.4 El factor de sitio total (T.S.F) en los sitios perturbados

Los valores de estadísticas descriptivas de los datos de T.S.F calculados por estrato se presentan en el cuadro 19, en el cual se observan diferencias proporcionales al tamaño de la apertura del dosel en los sitios perturbados. Se obtuvo un rango de 24% entre los valores de mediana del sitio con mayor apertura (patio de montaña) y el más cerrado (bosque no intervenido).

Cuadro 19. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable factor de sitio total (T.S.F %) por estrato (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	31	30	36	26	12
C. Princ.	19	18	31	11	36
C. Sec.	11	11	12	10	09
Claro	13	13	17	11	16
Bosque	06	06	08	05	18

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Los resultados de la prueba de Wilcoxon para la variable T.S.F (Cuadro 20) mostraron diferencias altamente significativas entre la comparación del bosque no intervenido con los demás estratos, y del patio de montaña cuando es comparado al camino secundario y al claro de tumba. También presenta diferencia altamente significativa la comparación del camino principal con el camino secundario. Diferencias significativas al nivel de 0.05 se detectó de la comparación de los estratos patio de montaña con camino principal y del camino secundario con el claro de tumba.

Cuadro 20. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos tomados por pares, con respecto a la variable factor de sitio total (T.S.F).

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Prin.	2.16*	-			
C. Sec.	2.81**	2.57**	-		
Claro	2.81**	1.93ns	2.01*	-	
Bosque	2.80**	2.80**	2.81**	2.81**	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

4.1.5 Resumen

- La textura del suelo en el área de estudio se dividió en dos grupos: en el primero predomina la textura arcillosa, formado por los estratos patio de montaña, camino principal y claro de tumba; el segundo está constituido por el camino secundario y el bosque no intervenido y se verifica un mayor contenido de arena lo que asegura una textura más liviana en relación al primer grupo.

- La hidroerosión laminar no presentó diferencias significativas entre los estratos, pero se observa una correlación positiva significativa al 0.05 con la pendiente. Esta, a su vez, fue significativamente mayor en el claro de tumba y en el bosque no intervenido. La remoción del suelo fue significativamente mayor en el camino principal y en el patio de montaña, intermedia en el camino secundario y, ausente en el bosque no intervenido.

- De manera general, la compactación del suelo fue mayor en el camino principal y en el patio de montaña. Se observa que hay mayor número de diferencias significativas de la comparación de estos dos estratos con los demás.

- La radiación total bajo dosel, medida en el presente estudio por el factor de sitio total (T.S.F), como es de esperar es mayor en los sitios con dosel más abiertos. Así, se presentan los mayores valores para esta variable en el patio de montaña, el camino principal y el claro de tumba. Se observa que en todas las comparaciones de estos estratos con el camino secundario y el bosque no intervenido se obtienen diferencias significativas. Se observa también que ni siquiera en el sitio con el dosel más abierto (patio de montaña), la radiación alcanza 100%, presentando un T.S.F de sólo 30%. La cantidad de luz alcanzado en el patio de montaña es cinco veces mayor que la del bosque no intervenido.

- De lo expuesto, se verifica que los descriptores físicos del microambiente tienden hacia la formación de dos grupos de estratos: el primero constituido por los estratos patio de montaña y camino primario y el segundo por el camino secundario, el claro de tumba y el bosque no intervenido.

4.2 Descriptores químicos del microambiente

4.2.1 Reacción del suelo y materia orgánica

Los resultados de los análisis de pH, materia orgánica y acidez extraíble por extrato son presentados en el Cuadro 21. Se observan valores de pH más elevados para los estratos patio y camino principal, mientras que para la materia orgánica los valores son mayores en el camino secundario, el claro de tumba y el bosque no intervenido (figura 5 y 6).

Cuadro 21. Valores de mediana para las variables pH, contenido de materia orgánica (MO %) y acidez extraíble (ACEXT meq/100ml suelo), por estrato.

Estrato	pH	MO	ACEXT
Patio	4.90	3.77	2.32
C. Princ.	4.90	2.27	2.75
C. Sec.	4.65	6.65	2.27
Claro	4.70	4.71	2.67
Bosque	4.55	5.28	2.85

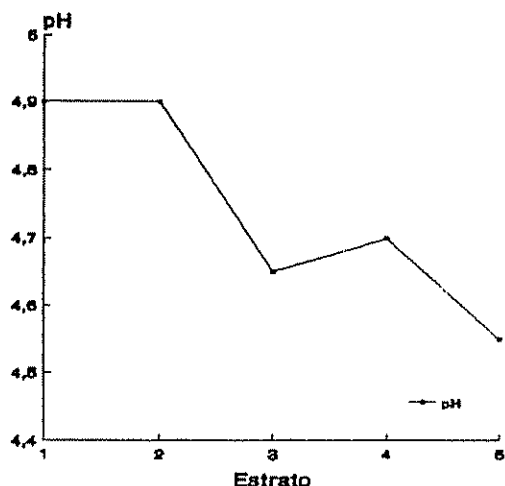


Figura 5. Niveles de pH en los sitios de estudio.

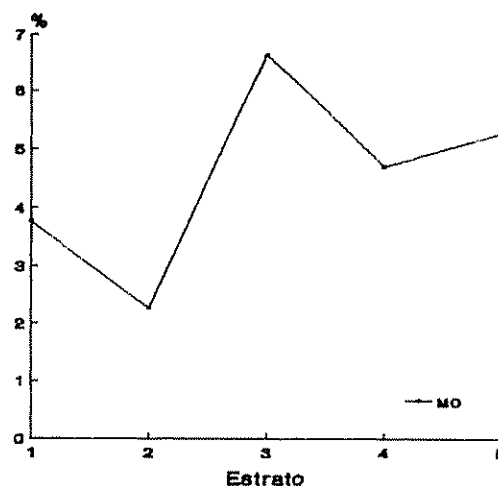


Figura 6. Contenido de materia orgánica por estrato.

Por lo general, la acidez tiende a ser mayor en los sitios con mayor contenido de materia orgánica, lo que normalmente ocurre en el suelo superficial. La mayor acidez en la superficie del suelo se debe a la mayor actividad química y biológica, producida por la descomposición de la materia orgánica originando productos ácidos (Oosting, 1951).

Lo anterior es corroborado en el presente estudio, encontrándose menor pH en los sitios con mayor contenido de materia orgánica (correlación $r = -0.65$). Como el contenido de materia orgánica y la remoción del suelo también están correlacionados ($r = -0.61$), se observa alta correlación ($r = 0.80$) entre pH y remoción del suelo (Cuadro 12).

La prueba de Wilcoxon para la variable pH muestra diferencias significativa cuando los estratos patio de montaña y camino principal son comparados con los demás estratos. En la comparación de estos dos estratos con el bosque no intervenido, que presenta el menor pH, la diferencia es altamente significativa (0.01). También se verifican diferencias significativas de la comparación de los estratos camino secundario (0.05) y claro de tumba (0.01) con el bosque no intervenido (cuadro 22).

Cuadro 22. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable pH.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	0.08ns	-			
C. Sec.	2.15*	2.21*	-		
Claro	2.33*	2.39*	0.42ns	-	
Bosque	2.85**	2.84**	2.22*	2.66**	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

La comparación de los estratos usando la variable contenido de materia orgánica (prueba de Wilcoxon) indica diferencias significativas entre el camino principal y los demás estratos. Otras diferencias significativas se observan de la comparación del patio de montaña con el camino secundario y con el bosque no intervenido y, entre el camino secundario y el claro de tumba (Cuadro 23).

Las estadísticas descriptivas de los datos de pH, contenido de materia orgánica y acidez extraíble por estrato son presentadas en los Cuadros 12A, 13A y 14A.

Cuadro 23. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares, con respecto a la variable contenido de materia orgánica.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	2.48*	-			
C. Sec.	2.48*	2.80**	-		
Claro	0.72ns	2.64**	2.48*	-	
Bosque	2.16*	2.81**	0.88ns	1.84ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

La prueba de Wilcoxon para la acidez extraíble presentó diferencias significativa entre la comparación del camino principal con el patio de montaña y con el camino secundario (0.05) y, con el claro de tumba (0.01). Las demás comparaciones no resultaron significativas (Cuadro 24).

Cuadro 24. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable acidez extraíble.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	2.17*	-			
C. Sec.	0.16ns	2.16*	-		
Claro	1.20ns	0.24ns	1.04ns	-	
Bosque	1.85ns	0.56ns	1.84ns	0.64ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

4.2.2 Disponibilidad de nutrientes

La disponibilidad de los elementos químicos analizados son presentados en el Cuadro 25 y la Figura 7. Se observa de manera general una poca disponibilidad de los elementos en todos los estratos, reflejando la baja fertilidad del suelo en el área de estudio.

Cuadro 25. Valores de mediana para la disponibilidad de fósforo, calcio, magnesio y potasio (meq/100ml suelo) por estrato.

Estrato	P	Ca	Mg	K
Patio	1.70	0.50	0.29	0.09
C. Princ.	1.20	0.51	0.31	0.09
C. Sec.	2.10	0.84	0.42	0.22
Claro	1.90	1.00	0.44	0.22
Bosque	2.10	0.61	0.34	0.15

Se observa una menor fertilidad en los estratos patio de montaña y camino principal. La prueba de Wilcoxon corrobora la fertilidad más baja en estos dos estratos, que de forma general presentan diferencias estadísticamente significativas cuando son comparados con los demás estratos (cuadros 26, 27 y 28). En el caso de la disponibilidad de magnesio, no se verifican diferencias significativas entre los estratos.

El Cuadro 12 presenta las correlaciones de los elementos químicos entre si y con los demás factores ambientales, evidenciando la correlación negativa entre fósforo y potasio con la remoción del suelo, el contenido de arcilla y el pH. Las estadísticas descriptivas de los datos de cada variable son presentadas en los Cuadros 15A, 16A, 17A y 18A.

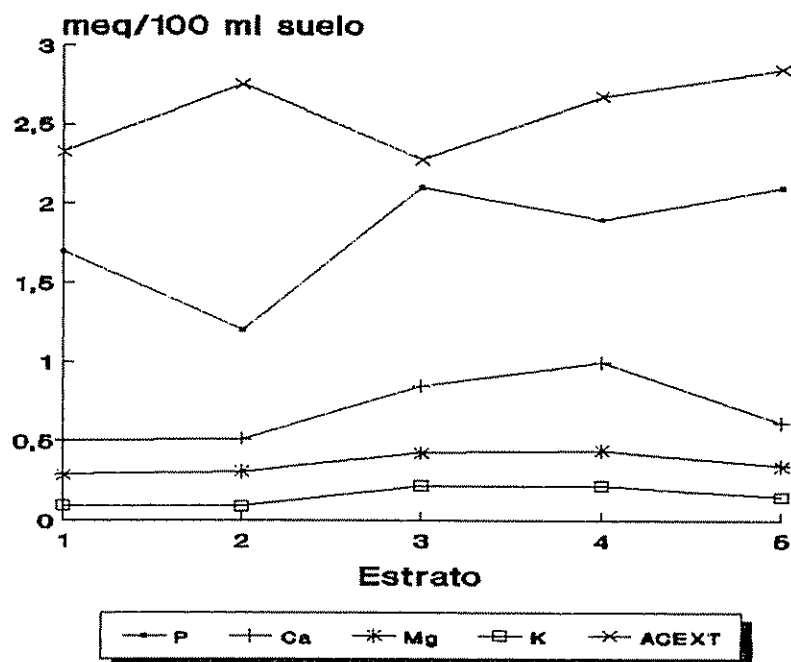


Figura 7. Disponibilidad de P, Ca, Mg, K y la acidez extraíble en los sitios de estudio.

Cuadro 26. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares, con respecto a la variable disponibilidad de fósforo.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	1.01ns	-			
C. Sec.	2.32*	2.58**	-		
Claro	1.47ns	1.96*	1.10ns	-	
Bosque	2.60**	2.73**	0.25ns	1.55ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Cuadro 27. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable disponibilidad calcio.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	0.00ns	-			
C. Sec.	1.36ns	1.12ns	-		
Claro	2.25*	1.84ns	0.88ns	-	
Bosque	0.88ns	0.56ns	0.88ns	1.84ns	-

*= significativo al 0.05

ns= no significativo

Cuadro 28. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable disponibilidad de potasio.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	0.00ns	-			
C. Sec.	2.80**	2.81**	-		
Claro	2.25*	2.74**	0.24ns	-	
Bosque	2.02*	2.34*	2.32*	0.88ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

4.2.3 Mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo

Los resultados de los análisis de las variables evaluadas en el estudio de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica son presentados en el Cuadro 29 y la Figura 8. Se observa que existe una tendencia a una mayor concentración de nitrato en toda el área de estudio y que la mayor parte del nitrógeno disponible se encuentra en forma de nitrato.

Cuadro 29. Valores de mediana para las variables evaluadas en el estudio de la mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo (mg/kg).

Estrato	NH4I	NO3I	NH4A	NO3A	NH4B	NO3B	MINEA	MINEB
Patio	14.05	17.10	4.85	13.30	7.05	5.30	-15.30	-9.40
C.princ.	8.75	5.90	3.50	5.10	5.70	3.25	-8.25	-9.00
C. sec.	15.75	21.45	8.55	30.00	7.40	15.40	0.65	-9.20
Claro	14.85	22.95	5.90	21.40	6.30	18.80	-15.45	-16.45
Bosque	18.10	33.55	7.50	38.75	9.95	25.35	-6.15	-12.20

Nota:

- NH4I = Disponibilidad inicial de amonio
- NO3I = Disponibilidad inicial de nitrato
- NH4A = Amonio postincubación (método A)
- NO3A = Nitrato postincubación (método A)
- NH4B = Amonio postincubación (método B)
- NO3B = Nitrato postincubación (método B)
- MINEA= Nitrógeno mineralizado (método A)
- MINEB= Nitrógeno mineralizado (método B)

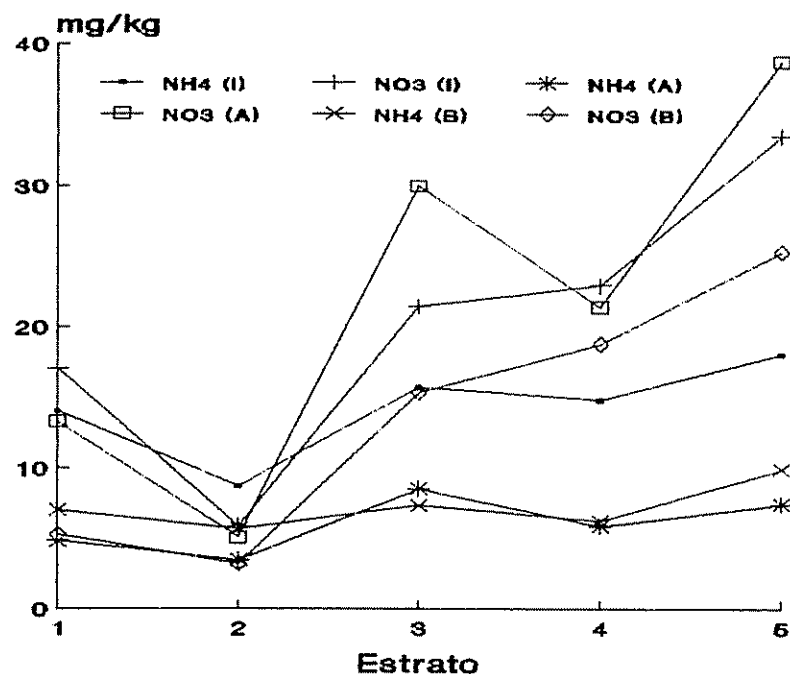


Figura 8. Concentraciones iniciales de amonio y nitrato comparado con los valores obtenidos después de 31 días usando dos métodos de incubación *in situ* (A y B).

Los resultados negativos de la mineralización del nitrógeno, tanto con la utilización del método A como del B, indican que la cantidad de nitrato y amonio contenidos en las muestras incubadas fue inferior a las cantidades iniciales, con excepción del camino secundario que, cuando se usó el método A, presentó mineralización, aunque muy baja (0.65 mg/kg) (figura 9). Esto puede explicarse por un factor individual o por la sumatoria de los siguientes factores: ausencia de mineralización, absorción por las plantas, inmovilización, lixiviación y denitrificación.

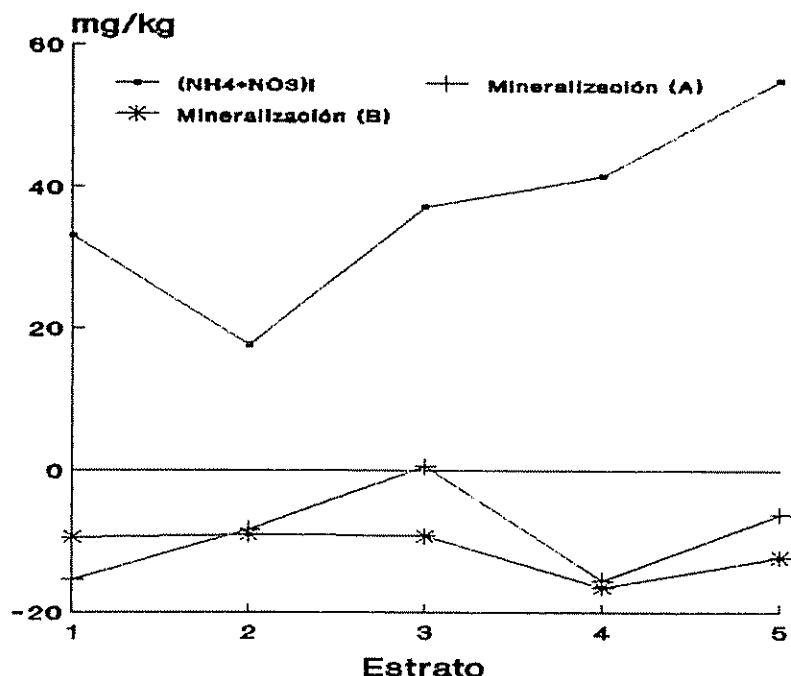


Figura 9. Cantidad inicial de amonio y nitrato y la mineralización después de 31 días de incubación *in situ*.

La ausencia o baja tasa de mineralización puede ser causada por la interacción de una serie de factores de naturaleza física, química y/o biológica. Entre los factores que probablemente hayan influenciado se pueden citar: alta relación C/N (no evaluada en este estudio), pH ácido, alto contenido de arcilla, poco oxígeno disponible, baja población microbiana y poca disponibilidad de fósforo.

Como la mayor parte del área de estudio sufrió perturbación reciente, no se debe desechar la posibilidad de inmovilización y absorción por las plantas y microorganismos, ya que estas áreas presentan gran actividad biológica, posibilitada por la liberación de los recursos y de las condiciones ambientales por el aprovechamiento del bosque.

Considerando el análisis de correlación de las cantidades de amonio y nitrato post-incubación con los factores ambientales, sólo se verifica correlación significativa entre la densidad

aparente con amonio ($r = -0.53$) y con nitrato ($r = -0.78$), ambos usando el tubo taponado (método A). También se encuentra una correlación de $r = -0.72$ entre la densidad aparente y la disponibilidad de nitrato usando el tubo abierto (método B). En el Cuadro 30 se presentan las correlaciones entre las cantidades iniciales de amonio y nitrato con sus cantidades postincubación usando los métodos A y B.

Cuadro 30. Coeficientes de correlación $r =$ (Spearman) entre las disponibilidades iniciales de amonio (NH4I) y nitrato (NO3I) con sus respectivas disponibilidades después de 31 días de incubación *in situ* usando los métodos de incubación A y B.

	NH4A	NO3A	NH4B	NO3B
NH4I			0.50**	0.36*
NO3I	0.49**	0.56**		0.40*

* significativo al 0.05

** significativo al 0.01

En el Cuadro 12, se observan las correlaciones para el caso de las cantidades iniciales de nitrato y amonio sumadas (NHNO), lo que da el nitrógeno disponible. Se verifican correlaciones altamente significativas con la remoción del suelo ($r = -0.65$), con la densidad aparente ($r = -0.49$), con la porosidad total ($r = 0.50$), con el pH ($r = -0.54$), con la disponibilidad de fósforo ($r = 0.54$), con el contenido de materia orgánica ($r = 0.51$) y significativa (0.05) con el contenido de arcilla ($r = -0.40$).

Los resultados de la prueba de Wilcoxon, realizada para cada una de las variables evaluadas en el experimento de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo, son presentados a continuación.

La comparación de los estratos usando la variable disponibilidad inicial de amonio no mostró diferencias significativas, mientras que para la disponibilidad inicial de nitrato se detectan diferencias significativas sólo de la comparación del camino principal con los demás estratos. La diferencia es significativa al 0.01, cuando este estrato es comparado con el camino secundario, con el claro de tumba y con el bosque no intervenido y, significativa al 0.05, cuando comparado al camino principal (Cuadro 31).

Cuadro 31. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados por pares, con respecto a la variable disponibilidad inicial de nitrato.

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	2.16*	-			
C. Sec.	0.88ns	2.80**	-		
Claro	0.88ns	2.81**	0.56ns	-	
Bosque	1.68ns	2.80**	1.52ns	1.20ns	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

La cantidad de amonio post-incubación (método A) fue significativamente mayor en el camino secundario comparado al patio de montaña, el camino principal y el claro de tumba. Las diferencias entre la comparación de los demás estratos no fue significativa (Cuadro 32).

Cuadro 32. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable amonio (método A).

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	1.04ns	-			
C. Sec.	2.32*	2.00*	-		
Claro	1.60ns	1.84ns	2.16*	-	
Bosque	1.76ns	1.84ns	0.80ns	0.88ns	-

*= significativo al 0.05

ns= no significativo

Para la disponibilidad de nitrato post-incubación usando el método A, las diferencias entre los estratos fueron más evidentes cuando el camino principal fue comparado al camino secundario, al claro de tumba y al bosque no intervenido, mostrando diferencias altamente significativas (0.01). Diferencias a este nivel se registró también de la comparación del claro de tumba con el bosque no intervenido. La comparación del patio de montaña con el bosque no intervenido y del camino secundario con el claro de tumba resultaron significativas al nivel de 0.05 (Cuadro 33).

Las diferencias entre los estratos resultantes de la comparación usando la variable amonio post-incubación (método B) no fueron estadísticamente significativas. En el caso del nitrato, usando el mismo método, las diferencias fueron altamente significativas cuando se comparó el estrato camino principal con el camino secundario, con el claro de tumba y con el bosque no intervenido. Las demás comparaciones no presentaron diferencias estadísticamente significativas (Cuadro 34).

Cuadro 33. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable nitrato (método A).

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	1.84ns	-			
C. Sec.	1.20ns	2.80**	-		
Claro	0.56ns	2.81**	2.32*	-	
Bosque	2.00*	2.80**	1.84ns	2.64**	-

*= significativo al 0.05

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Cuadro 34. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable nitrato (método B).

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	1.36ns	-			
C. Sec.	1.60ns	2.80**	-		
Claro	1.52ns	2.80**	0.24ns	-	
Bosque	1.84ns	2.80**	0.40ns	1.04ns	-

**= significativo al 0.01

ns= no significativo

Considerando la variable mineralización del nitrógeno de la materia orgánica (método A) en la comparación de los estratos, se verifica una diferencia significativa apenas entre el camino secundario (único estrato que presentó mineralización positiva) y el claro de tumba, que presentó la mayor diferencia (negativa), entre la cantidad inicial de amonio y nitrato y las respectivas cantidades después de la incubación (Cuadro 35). La misma variable, usando el método B en la incubación, no acusó diferencia significativa en la comparación de los estratos.

Cuadro 35. Valores de $|Z|$ y niveles de significancia (prueba de Wilcoxon) de la comparación de los estratos en estudio tomados de a pares, con respecto a la variable mineralización del nitrógeno de la materia orgánica (método A).

Estrato	Patio	C. Princ.	C. Sec.	Claro	Bosque
Patio	-				
C. Princ.	0.24ns	-			
C. Sec.	1.04ns	1.12ns	-		
Claro	0.24ns	1.20ns	2.00*	-	
Bosque	0.40ns	0.08ns	0.56ns	1.20ns	-

*= significativo al 0.05

ns= no significativo

El resultado de la prueba de Wilcoxon de la comparación entre los valores de mediana para el método A (tubo taponado) y método B (tubo destaponado), utilizados en el proceso de incubación *in situ* para determinar la mineralización del nitrógeno de la materia orgánica, no presentó diferencia significativa entre ambos métodos.

Los Cuadros 19A a 25A presentan las estadísticas descriptivas para las variables utilizadas en el estudio de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica.

4.2.4 Resumen

- La acidez y el contenido de materia orgánica fueron significativamente mayores en el camino secundario, el claro de tumba y el bosque no intervenido. La diferencia entre el patio de montaña y el camino principal no fue significativa, considerándose el pH, pero significativa (0.05) cuando se considera el contenido de materia orgánica.

- La disponibilidad de fósforo y potasio fue significativamente mayor en el claro de tumba, el camino secundario y el bosque no intervenido. En el caso del magnesio, no hubo diferencias significativas y para el calcio sólo entre el patio de montaña y el claro de tumba a una probabilidad de 0.05.

- Para el amonio y el nitrato disponible, las diferencias entre estratos muestran el mismo comportamiento de las variables anteriores, o sea, tendencia hacia una mayor concentración en los estratos camino secundario, claro de tumba y bosque no intervenido. La mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo sólo presentó diferencia significativa (0.05) entre el camino secundario y el claro de tumba, cuando se utilizó el método de incubación A.

- Las variables utilizadas en la descripción química del microambiente también indican, de forma general, una tendencia de agrupamiento entre las muestras tomadas en los estratos camino secundario, claro de tumba y bosque no intervenido, y entre las tomadas en el patio de montaña y el camino principal.

4.3 La vegetación

Se determinó la composición florística en las 30 muestras tomadas a través de los cinco estratos en estudio, incluyéndose todas las especies encontradas. Fueron identificadas en el área de estudio, un total de 107 especies, agrupadas en 106 géneros y 58 familias (Cuadro 26A), la cual tiene una dimensión total de 270 m², divididos en 30 parcelas de 9 m² cada una, distribuidas equitativamente en cinco estratos.

El Cuadro 36 contiene las especies seleccionadas para los análisis multivariados, con sus respectivos índices de importancia por estrato (MBD1). Los valores están expresos como la sumatoria de los valores relativos de cobertura, densidad y frecuencia. Por lo tanto, el valor que representa la máxima importancia de cada especie es 300.

Los Cuadro de 27A a 31A muestran las variables cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de todas las especies leñosas determinadas por estrato.

Cuadro 36. Índice de importancia (%) para las 42 especies leñosas seleccionadas en los cinco estratos en estudio. Bosque natural intervenido. Finca "Los Laureles de Corinto", Guapiles, Costa Rica.

Código especie ^{1/}	Estrato*				
	1	2	3	4	5
AMPEHO	0.0	0.0	4.6	5.7	4.2
APEIME	13.4	26.1	25.2	8.0	0.0
ARDIPA	0.0	0.0	4.1	0.0	1.8
BROSSP	0.0	3.6	4.1	4.6	9.3
CARAGU	0.0	0.0	24.9	10.6	4.9
CASESI	0.0	0.0	0.0	0.0	8.3
CECRIN	14.4	17.0	0.0	37.5	0.0
COLUOB	0.0	5.8	0.0	30.6	92.1
COUSIM	0.0	0.0	0.0	0.0	6.6
CROTSC	0.0	4.3	6.7	8.8	0.0
DENDAR	0.0	0.0	0.0	0.0	4.1
FARAOC	0.0	0.0	0.0	2.1	3.0
GOETME	104.2	51.1	10.3	6.4	0.0
GUARGL	0.0	0.0	0.0	0.0	7.7
GUATSP	0.0	0.0	0.0	0.0	4.8
HELIAP	0.0	3.6	0.0	3.9	0.0
HERNDI	0.0	0.0	0.0	10.1	3.1
INGASP	0.0	0.0	4.1	1.7	2.0
LACIAG	0.0	0.0	0.0	3.4	0.0
MICRCR	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3
MICOSP	155.6	101.6	8.2	41.9	28.1
NECTSP	0.0	0.0	4.6	0.0	0.0
NEEAPS	0.0	0.0	0.0	2.3	2.6
OCHRLA	13.4	0.0	0.0	0.0	0.0
OCOTMO	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8
PALIGU	0.0	3.6	5.7	2.4	7.9
PAULCO	0.0	0.0	5.6	0.0	0.0
PENTMA	0.0	67.1	99.1	19.6	22.0
PENTSP	0.0	0.0	0.0	5.2	0.0
PLEULI	0.0	0.0	0.0	3.6	0.0
POURAS	0.0	0.0	27.7	8.4	22.8
PROTSP	0.0	0.0	9.8	0.0	3.6
PSYCSP	0.0	12.3	29.3	39.2	40.5
QUARBR	0.0	0.0	4.6	0.0	1.8
ROLLMI	0.0	0.0	4.1	2.1	0.0
SOROPU	0.0	0.0	0.0	2.6	3.6
STEMDO	0.0	0.0	4.1	0.0	2.8
STERRE	0.0	0.0	0.0	0.0	2.8
TREMMI	0.0	3.9	0.0	0.0	0.0
VERNPA	0.0	0.0	0.0	3.7	0.0
VIROSE	0.0	0.0	13.3	6.4	0.0
VISMFE	0.0	0.0	0.0	3.2	0.0

* 1= Patio de montaña 3= Camino secundario 5= Bosque no
 2= Camino principal 4= Claro de tumba intervenido
 1/ Ver cuadro 2 para nombres completo.

4.3.1 Análisis de la diversidad de especies

Se calculó la diversidad para toda el área de estudio y para cada estrato en particular, usando cinco índices: Simpson (Simpson, 1949), Shannon (Shannon y Weaver, 1949) y los números de diversidad de Hill (NO, N1 y N2), Hill (1973), donde NO corresponde al número total de especies presentes en el área, o sea, su riqueza florística, N1 corresponde al número de especies abundantes y N2 al número de especies muy abundantes.

Los índices de diversidad para toda el área de estudio, calculados con base en los datos obtenidos en la última evaluación, presentaron los siguientes valores: Simpson = 0.20, Shannon = 2.56, NO = 115 (incluyéndose ocho especies no identificadas), N1 = 12.96 y N2 = 5.11. Estos números evidencian la alta diversidad de especies en el área de estudio. Se observan la existencia de 13 especies abundantes (N1) y cinco especies muy abundantes (N2).

Los índices de diversidad para cada estrato aparecen en el Cuadro 37.

Cuadro 37. Índices de diversidad de especies calculados para cada estrato en estudio. Bosque natural intervenido. Finca "Los Laureles de Corinto", Guapiles, Costa Rica.

Estrato	Simpson	Shannon	NO	N1	N2
Patio	0.68	0.90	32	2.45	1.48
C. princ.	0.16	2.21	29	9.13	6.35
C. sec.	0.27	1.94	44	6.93	3.68
Claro	0.006	3.37	74	29.10	17.88
Bosque	0.37	1.85	46	6.38	2.67

La más baja diversidad entre los estratos se observa en el patio de montaña. Tal situación ocurre por ser este ampliamente dominado por la especie *Cyperus luzulae*, la cual es calificada como muy abundante (N2). Se presentan entre dos y tres especies abundantes (N1), destacándose: *Miconia sp.*, *Hyptis sp.*, *Dioclea sp.* y *Goethalsia meiantha* (Cuadro 37).

En el camino principal se encuentra la segunda más alta diversidad, después del claro de tumba. Seis especies ocurren en forma muy abundante (N2), destacándose: *Miconia sp.*, *Cyperus luzulae* y *Goethalsia meiantha* y nueve especies abundantes (N1).

El camino secundario y el bosque no intervenido presentan una diversidad intermedia, con una gran similaridad entre los valores de sus índices de diversidad. En el camino secundario, las especies muy abundantes (N2) son *Gouania lupuloides*, *Anthurium sp.* y *Aristolochia sp.* En el bosque no intervenido, se destacan *Colubrina ovalifolia*, helechos (Polypodiaceae), *Pentaclethra macroloba* y *Pourouma aspera*.

La mayor diversidad se verifica en el claro de tumba, presentando la mayor riqueza de especies (NO = 74) y el mayor número de especies muy abundantes (N2 = 18) y abundantes (N1 = 29). Entre las especies más abundantes sobresalen: *Miconia sp.*, *Anthurium sp.*, helechos (Polypodiaceae), *Solanum sp.*, *Cecropia insignis* y *Psychotria sp.*

La poca ocurrencia de algunas especies típicamente pioneras (*Cecropia* por ejemplo), en los estratos con mayores apertura del dosel (patio de montaña y camino principal), se debe a que el suelo en estos sitios fue muy removido e intensamente transitado por el tractor, lo que seguramente inviabilizó la germinación de las semillas de estas especies por remoción del banco de semillas, enterramiento profundo o por daños mecánicos. No obstante, en un futuro próximo estas especies serán abundantes en estos sitios, en la medida en que ocurran nuevas "lluvias de semillas", pues entonces encontrarán condiciones ambientales muy favorables a la germinación.

Lo contrario ocurre en los claros de tumba, donde no hubo remoción considerable del suelo ni tránsito del tractor, lo que dejó el banco de semillas prácticamente intacto, posibilitando la germinación de un gran número de especies, justificando su mayor diversidad y riqueza florística. En este estrato se observa un mayor número de especies pioneras, destacándose la abundancia de *Cecropia insignis*.

4.3.2 Análisis de frecuencia de las especies por estrato

En los cinco estratos considerados, el análisis de frecuencia mostró un mayor porcentaje de especies en las clases más bajas de frecuencia, lo que indica la ocurrencia de muchas especies raras o de baja ocurrencia y pocas especies abundantes (Figura 10).

La distribución de frecuencia del estrato camino secundario es muy similar al que determina la "Ley de frecuencia de Raunkiaer" (Raunkiaer, 1934, citado por Matteucci y Colma, 1982), la cual establece que, si el número total de las especies de una comunidad se divide en cinco clases de frecuencias iguales (A=0 a 20%, B=21 a 40%, C=41 a 60%, D=61 a 80% y E=81 a 100%), siempre se mantiene la siguiente relación:

$$\begin{array}{c} > \\ A > B > C = D < E \\ < \end{array}$$

Esta ley se aplica con mayor exactitud en poblaciones no intervenidas por el hombre, no estando comprobada su aplicación en comunidades muy perturbadas. En el caso del presente estudio, el estrato bosque no intervenido se presenta descaracterizado en relación a esta ley, por la ausencia de especies en la cuarta clase de frecuencia, pero hay que recordar que en este estrato solo se consideraron en las evaluaciones las especies del sotobosque.

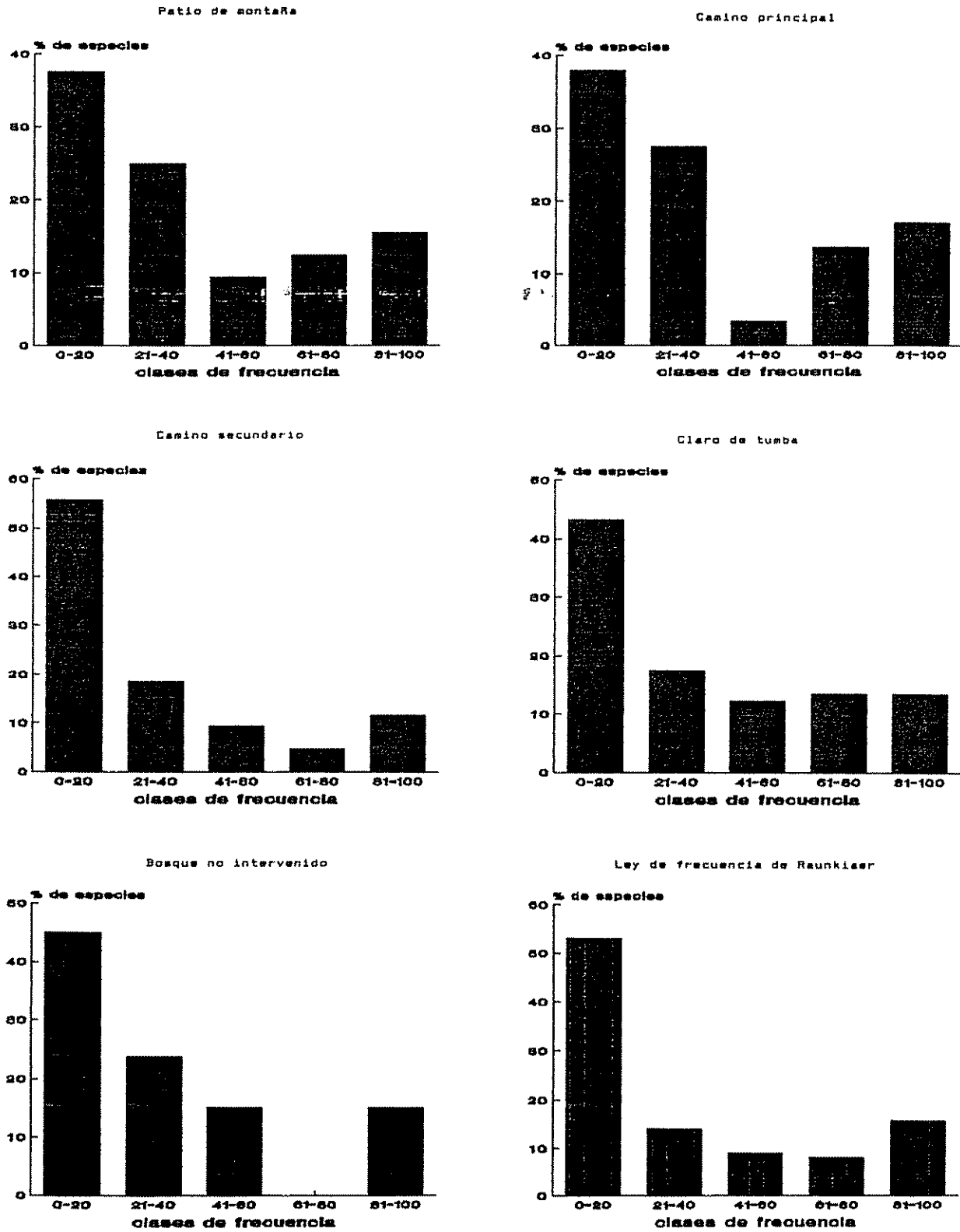


Figura 10. Distribución de frecuencia de ocurrencia por estrato comparado a ley de frecuencias de Raunkiaer.

4.3.3 Correlación de la vegetación con los factores microambientales

En el Cuadro 38 y Figura 11 se puede observar la abundancia de especies total, leñosas y pioneras en cada estrato, destacase el claro de tumba, donde de las 74 especies total 39 son leñosas (53%) y entre las leñosas ocho son netamente pioneras (20%). En el bosque no intervenido, de las 46 especies determinadas, 28 son leñosas (61%), encontrándose solamente la presencia de una especie pionera. En el presente estudio no se consideraron las epifitas entre las especies determinadas.

La distribución de las especies leñosas por los estratos parece ser lógica, de acuerdo a los conceptos ecológicos, variando en orden creciente del sitio más perturbado al menos perturbado, observándose una clara relación inversa entre presencia de especies leñosas y perturbación (cuadro 38 y figura 9).

Entre las especies leñosas determinadas, diez fueron apuntadas como netamente pioneras, dividiéndose en tres grupos:

- Arbusto: *Vernonia patens*,
- Arbol de vida corta: *Vismia ferruginea*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Trema micrantha*, *Cecropia insignis* y *Ochroma lagopus* y
- Arbol de vida larga: *Hernandia didymantha*, *Apeiba membranaceae*, *Rollinia microsepala*, y *Goethalsia meiantha***.

(**) FINEGAN, B. Comunicación personal, CATIE (C.R.). 1993.

Cuadro 38. Valores de abundancia de las especies leñosas y pioneras en relación al número total de especies y al Factor de Sitio Total (T.S.F) por estrato.

Estrato	Total	NEL	VRL(%)	NEP	VRP(%)	T.S.F(%)
Patio	32	5	16	4	80	30
C. princ.	29	12	41	5	42	18
C. sec.	44	20	45	3	15	11
Claro	74	39	53	8	20	13
Bosque	46	28	61	1	3.5	06

nota:

Total = Número total de especies

NEL = Número de especies leñosas

VRL = Valor relativo de las especies leñosas en relación al total de especies

NEP = Número de especies pioneras

VRP = Valor relativo de las especies pioneras en relación a las especies leñosas

Los números absolutos de especies pioneras por estrato muestran la tendencia lógica de una mayor concentración en los estratos con mayor T.S.F, sobresaliendo el claro de tumba por razones ya discutidas en el inciso 4.3.1. Al analizar la abundancia relativa de estas especies la tendencia observada queda más clara, pues la proporción de especies pioneras decrece propocionalmente a la reducción de los valores del T.S.F calculados para cada estrato (Cuadro 38).

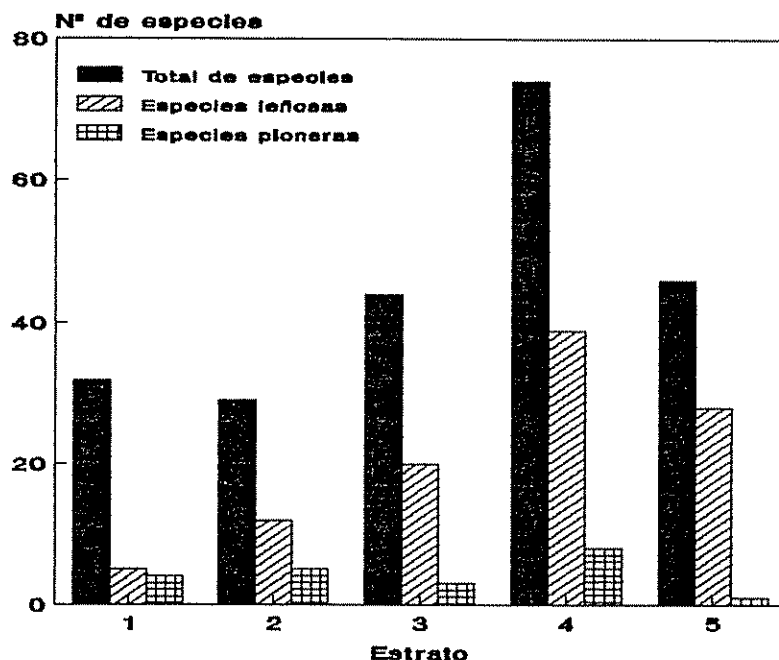


Figura 11. Número total de especie determinado por estrato, comparado al número de especies leñosas y pioneras.

Para determinar el grado de asociación entre los factores microambientales y la vegetación, se realizó un análisis de correlación usando el coeficiente r de Spearman. Para el análisis se utilizaron los datos de la matriz básica de datos compuesta por 20 factores microambientales, que fueron correlacionados con número total de especies (NO), el número de especies leñosas (NEL) y con el número de especies pioneras (NEP), determinados en cada parcela. Los resultados de las variables que presentaron correlación significativa se muestran en el Cuadro 39.

Cuadro 39. Coeficientes de correlación $r =$ (Spearman) entre el número total de especies, el número de especies leñosas y el número de especies pioneras por parcela, con los factores microambientales.

Variable	NO	NEL	NEP
PEND		0.57**	
REMOC	-0.48**	-0.53**	0.43*
HUM	0.52**		
RPENET	-0.50**	-0.71**	
Da	-0.46*	-0.46*	
POROT	0.48**	0.46*	
ARENA			-0.41*
ARCILLA			0.42*
pH		-0.50**	0.43*
P	0.37*	0.38*	
Ca	0.47**		
K	0.52**	0.47**	
MO			-0.39*
TSF		-0.59**	0.55**

* Significativo al 0.05

** Significativo al 0.01

De las correlaciones observadas en el cuadro en referencia, sin duda, las más importantes son las verificadas entre el Factor de Sitio Total (T.S.F) y las especies leñosas y pioneras. Esto, debido a su mayor potencial ecológico para explicar las diferencias entre la vegetación presente en cada estrato.

La correlación negativa ($r = -0.59$) entre el T.S.F y el número de especies leñosas se puede explicar por el hecho de que, en las áreas con mayor apertura del dosel (patio de montaña y camino principal), el suelo fue removido, no encontrándose regeneración remanente del bosque virgen, como ocurre en el caso

del claro de tumba y el camino secundario. Se debe considerar aún que el microambiente en estos sitios no es el más adecuado a la germinación de semillas de especies del bosque primario, por no soportar la competencia de las pioneras en esta etapa de la sucesión.

En el caso de las especies pioneras, la correlación positiva verificada ($r= 0.55$) con el T.S.F corrobora la importancia de la radiación solar bajo dosel como factor determinante en la regeneración del bosque perturbado.

El entendimiento de la reacción de las especies a las gradientes ambientales ligadas al factor luz es de suma importancia para el manejo de los bosques tropicales, proporcionando informaciones que permiten comprender el proceso, de regeneración natural del bosque perturbado de forma global, posibilitando al silvicultor intervenir en este proceso direccionando hacia la obtención de la máxima productividad.

No se verifica correlación significativa entre el T.S.F y el número total de especies por parcela (riqueza florística), ya que la mayoría de los gradientes ambientales analizados en el presente estudio son relativamente cortos y los ambientes no son tan distintos. Por lo tanto, en este caso, el número de especies que ocurre en cada sitio se mostró independiente de las características microambientales.

4.4 Análisis multivariados

Con el objetivo de corroborar los resultados de los análisis anteriores, se realizaron los siguientes análisis: análisis de conglomerados, análisis de componentes principales y análisis discriminante. Se utilizaron los datos de abundancia de las especies leñosas, obtenidos por el cálculo de sus respectivos índices de importancia por estrato, y los datos obtenidos de la evaluación de 20 factores ambientales usados como descriptores del microambiente en cada unidad muestral. Los resultados se presentan a continuación.

4.4.1 Análisis de conglomerados ("Cluster analysis")

En el análisis de conglomerados utilizando la primera matriz básica de datos (Cuadro 36), se tomó el índice de importancia de cada especie como variable y el total de las 30 muestras determinadas en los cinco estratos se incluyeron como observaciones (técnica R), posteriormente se realizó la práctica inversa (técnica Q).

El patrón de distribución de frecuencias de las 42 especies seleccionadas en los cinco estratos se muestra en la Figura 12. Se puede observar que la primera clase frecuencial contiene 40.5%, es decir, que de las 42 especies, 17 están presentes en un solo estrato, mientras que la última clase contiene apenas el 2.5% de las especies, indicando que sólo hay una especie común para todos los estratos.

Con la utilización de la técnica R y de las pruebas pseudo T, pseudo F y criterio cúbico se logró escoger y determinar la formación de nueve grupos de especies (Figura 13). Para las especies de cada grupo se calculó un nuevo índice de importancia, en esta ocasión tomando únicamente los valores de las muestras que forman cada grupo (Cuadro 40). De esta manera se logra obtener un valor más real de la importancia que puede tener una especie en su grupo. Los Cuadros 32A a 41A muestran, por estrato, los valores de cobertura, densidad y frecuencia de las especies leñosas en los grupos determinadas.

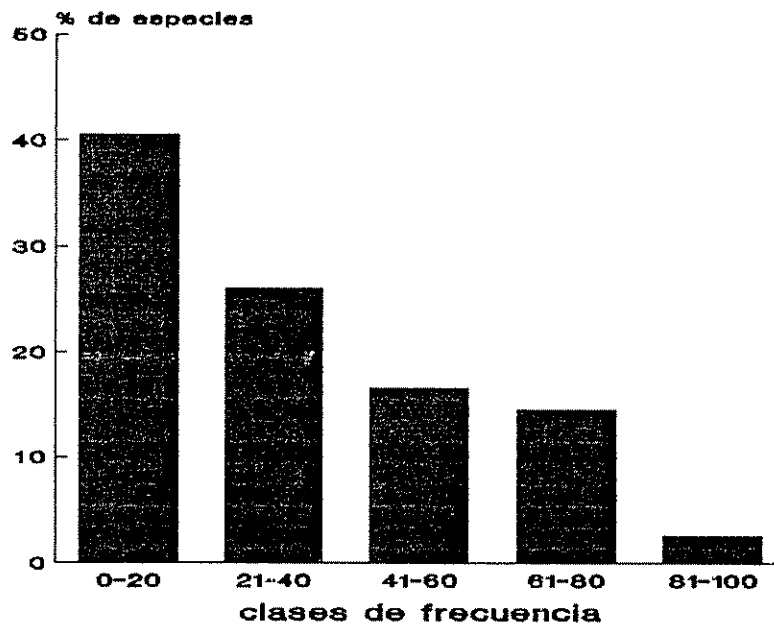


Figura 12. Distribución de frecuencia de ocurrencia de las 42 especies leñosas seleccionadas para el estudio.

La distribución de frecuencias de las especies leñosas en los nueve grupos escogidos del análisis de conglomerados (Figura 14) muestra un comportamiento muy diferente del presentado en los distintos estratos, apreciándose una tendencia hacia una distribución de Poisson, situación común cuando la distribución de las especies por unidad de área sigue un patrón aleatorio (no aglomerado). En la primera clase de frecuencia se observan sólo dos especies (5.25%), en la segunda siete (18.42%), en la tercera cinco (13.16%), en la cuarta clase se tiene el mayor número, con 17 especies (44.75%), y en la quinta clase también siete especies (18.42%).

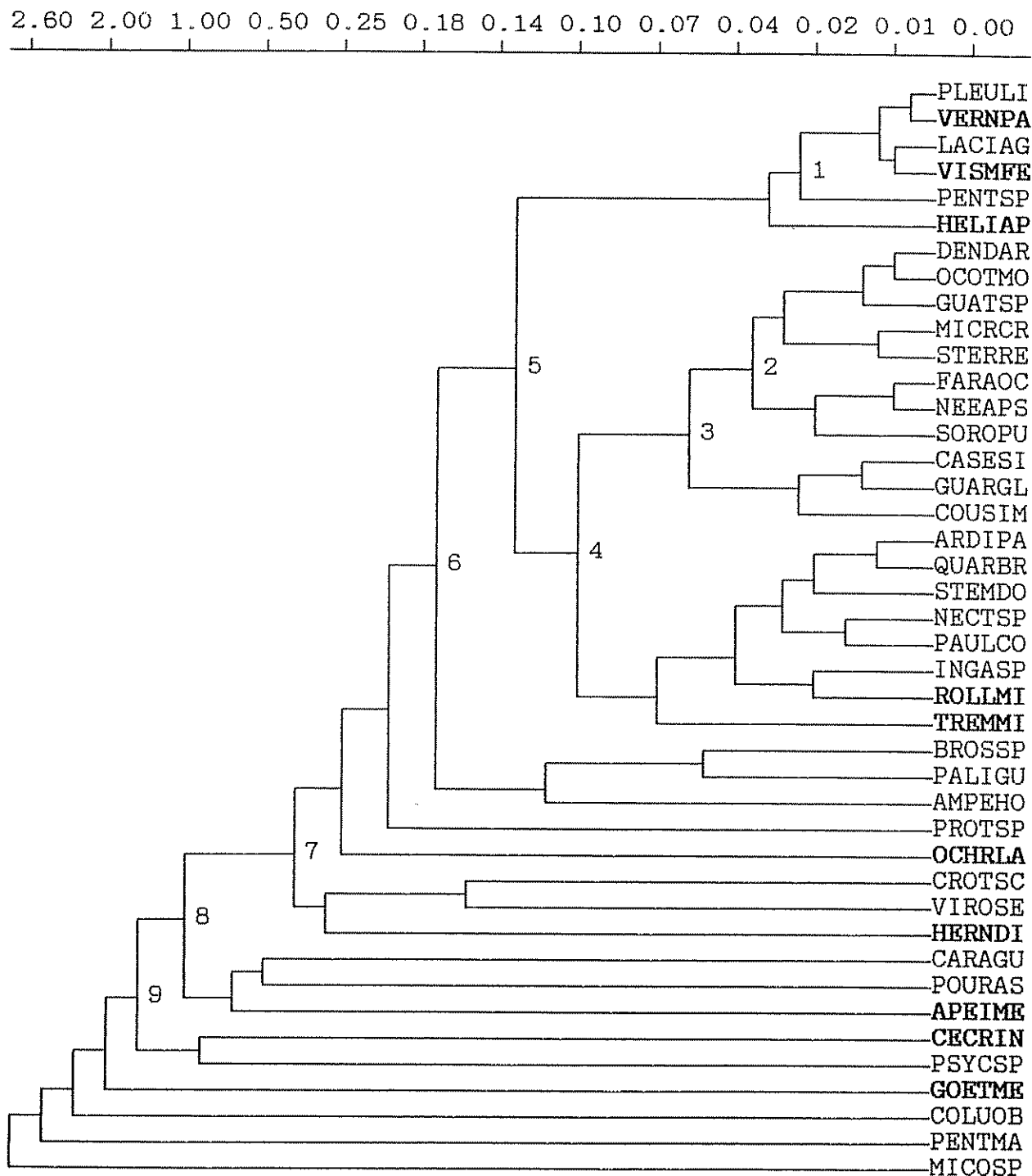


Figura 13. Dendrograma del agrupamiento de 42 especies leñosas determinado por el análisis de conglomerado usando la técnica del ligamiento promedio. Los números en la línea ubicada en el extremo superior expresan la similitud entre los grupos. Las especies netamente pioneras están señaladas en negrita. (Sin escala).

Cuadro 40. Índice de importancia y frecuencia de las especies leñosas para cada uno de los grupos determinadas por el análisis de conglomerados.

Especie	Grupos									Frecuencia
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
AMPEHO						28.1	20.7	13.9	8.3	4
APEIME								31.7	21.3	2
ARDIPA				10.6	7.8	5.6	4.0	2.7	1.9	6
BROSSP						35.3	26.2	17.3	10.9	4
CARAGU								23.8	14.6	2
CASESI			45.5	29.5	22.8	15.6	11.6	7.7	4.8	7
CECRIN									38.3	1
COUSIM			37.5	28.5	21.0	14.7	10.9	6.9	4.6	7
CROTSC							21.5	14.0	9.0	3
DENDAR		34.0	22.0	15.0	11.7	7.8	5.9	4.0	2.3	8
FARAOC		45.6	28.7	19.5	15.2	10.4	7.6	5.2	3.2	8
GUARGL			38.8	25.3	19.5	13.6	9.9	6.6	4.2	7
GUATSP		38.3	23.5	15.5	12.0	8.3	6.1	4.1	2.7	8
HELIAP					16.5	10.1	8.5	5.6	3.7	5
HERNDI							25.1	16.8	10.1	3
INGASP				37.4	14.4	10.1	7.5	4.8	3.4	6
LACIAG	43.9				9.4	6.6	4.8	3.2	2.2	6
MICRCR		23.3	13.6	9.1	6.8	4.7	3.4	2.2	1.5	8
NECTSP				5.5	4.1	2.8	2.2	1.4	1.0	6
NEEAPS		46.5	29.4	20.1	15.7	10.7	7.8	5.3	3.3	8
OCHRLA							4.0	2.7	1.9	3
OCOTMO		31.8	20.4	13.4	10.7	7.1	5.4	3.6	2.1	8
PALIGU						31.0	23.1	14.6	9.6	4
PAULCO				6.1	4.5	3.0	2.4	1.5	1.1	6
PENTSS	89.1				19.2	13.0	9.7	6.3	3.9	6
PLEULI	49.4				10.9	7.5	5.5	3.7	2.5	6
POURAS								46.5	28.7	2
PROTSP							9.3	6.0	4.2	3
PSYCSP									69.6	1
QUARBR				10.9	8.0	5.7	4.1	2.7	2.0	6
ROLLMI				14.5	11.2	7.8	5.7	3.8	2.5	6
SOROPU		57.9	34.4	22.9	17.2	11.9	8.8	5.8	3.9	8
STEMDO				10.7	11.2	7.8	5.7	3.8	2.5	6
STERRE		22.7			6.7	4.5	3.5	2.3	1.5	6
TREMMI				5.5	4.1	2.8	2.2	1.4	1.0	6
VERNPA	50.2				11.0	7.7	5.6	3.8	2.5	6
VIROSE							17.0	11.3	7.2	3
VISMFE	67.5				8.2	5.8	4.2	2.8	2.0	6

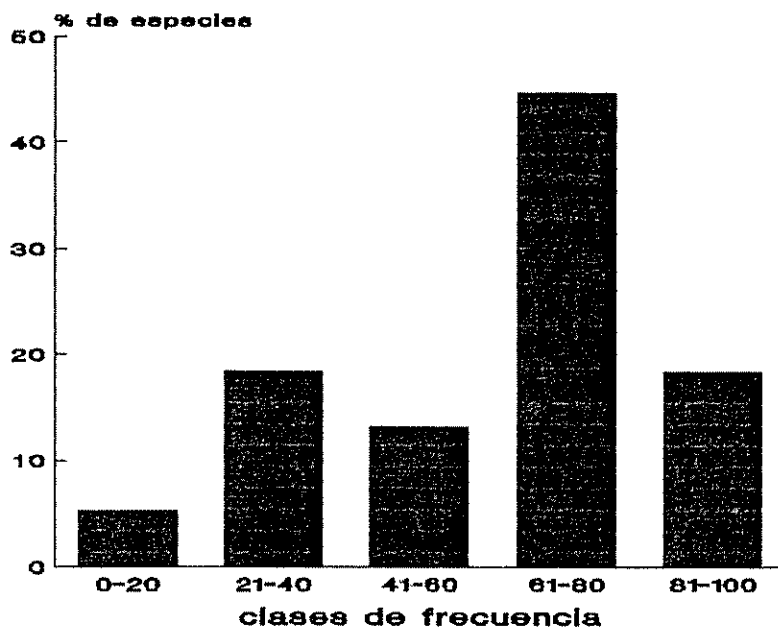


Figura 14. Distribución de frecuencia de las especies agrupadas por el análisis de conglomerados.

La naturaleza de los datos usados en estos análisis llevan a este tipo de distribución, pues en algunos estratos las especies leñosas son relativamente raras en comparación con las otras. Además, el método usado en la toma de datos y las condiciones impuestas por el análisis de conglomerados, aseguran el cumplimiento de los supuestos básicos de esta distribución, que son los siguientes: (1) cada unidad muestral tiene igual probabilidad de abrigar un individuo o especie; (2) la ocurrencia de un individuo o especie en una unidad muestral no influencia que sea ocupada por otra; (3) cada unidad muestral es igualmente obtenible y, (4) el número de individuos por unidad muestral es bajo en relación al máximo posible que podría ocurrir (Greig-Smith, 1983; Ludwig y Reynolds, 1988).

El análisis de conglomerados agrupa las muestras por su grado de similitud. La similaridad disminuye en la medida en que aumenta la distancia entre grupos, siendo las especies del primer

grupo las que presentan un mayor grado de similitud, y las del noveno grupo una menor similaridad. La homogenización de la distribución de frecuencia de especies a través de los grupos ocasiona una pérdida en la caracterización de las distintas poblaciones.

Se observó que las especies *G. meiantha*, *C. obalifolia*, *P. macroloba* y *Miconia sp.* aparecen aisladas en el agrupamiento producido por el análisis, no haciendo parte de ninguno de los grupo determinados. Lo anterior se explica debido al comportamiento individual de estas especies, estando cada una de ellas adaptadas a colonizar exitosamente sitios diferentes con distintas condiciones ambientales, siendo siempre especies abundantes o muy abundantes. Una excepción se hace para la especie *Miconia sp.*, la cual apareció en todos los estratos mostrando gran plasticidad para colonizar sitios con condiciones ambientales distintas.

En el ordenamiento generado por este análisis, las especies netamente pioneras están distribuidas ampliamente, aunque se sabe que comparten una alta exigencia de luz; esto refleja en gran papel jugado por los factores aleatorios. Por tanto, se deduce que probablemente esta agrupación no se repetiría si el muestreo fuera repetido en otro sector del bosque***.

Utilizándose los mismos datos de la matriz anterior, pero con la técnica Q, se obtuvo la relación entre los estratos.

La mayor similitud ocurre entre los estratos patio y camino primario. Después, a una mayor distancia, se asocia al grupo anterior el estrato claro de tumba. En seguida vienen los estratos camino secundario y bosque no intervenido a una distancia de similitud mayor. Se encuentra que el grado de similitud entre los estratos ocurre en el orden de perturbación, estando más cerca los dos estratos con mayor perturbación, distanciándose los demás en la medida en que disminuye la

(***) FINEGAN, B. Comunicación personal, CATIE (C.R.). 1993.

intensidad de la perturbación (Figura 15).

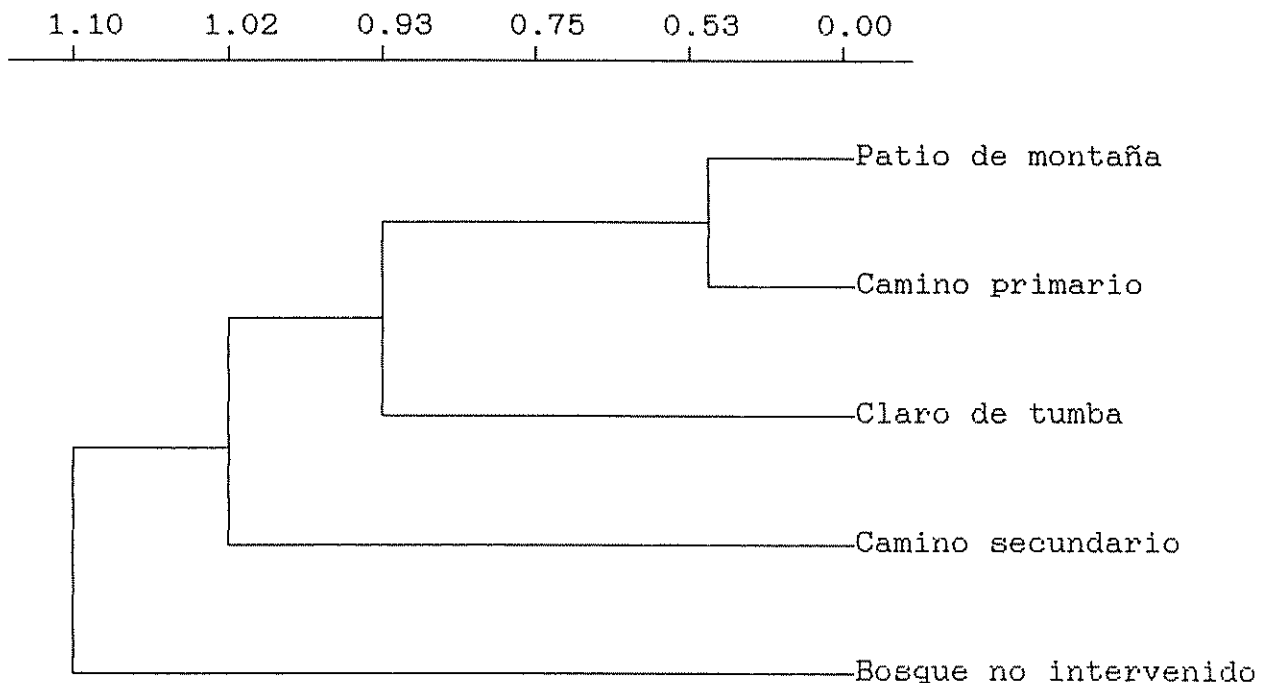


Figura 15. Dendrograma del agrupamiento de los estratos, obtenido del análisis de conglomerados usando la técnica del ligamiento promedio, utilizando los datos de abundancia de 42 especies leñosas seleccionadas en los estratos. Los números en la línea ubicada en el extremo superior expresan la similitud entre los grupos. (Sin escala).

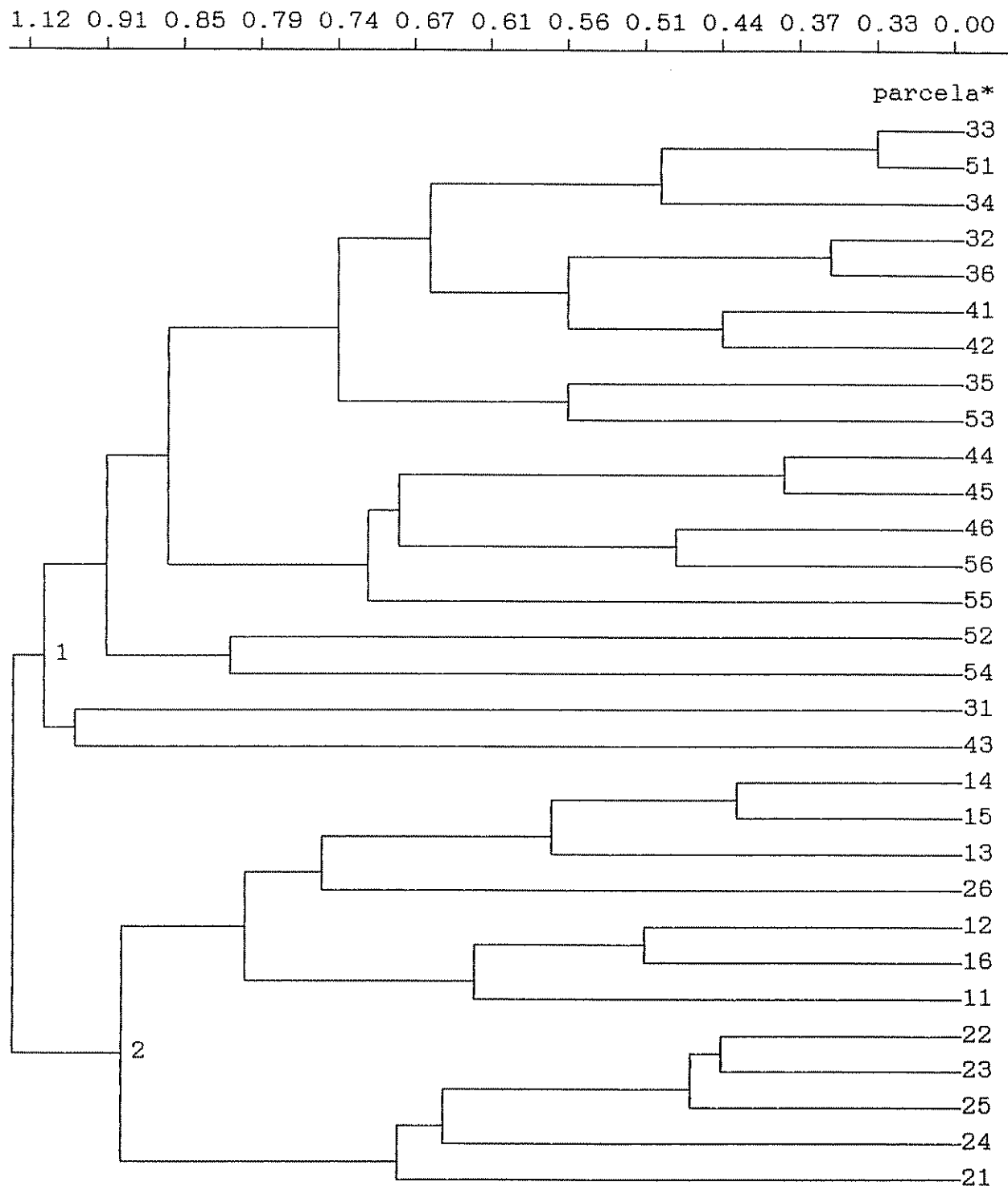
Aquí se verifica una inversión en el orden de perturbación planteada al inicio del estudio, ya que el claro de tumba se encuentra asociado al patio y al camino principal a una menor distancia que el camino secundario, estando este último más cerca del bosque no intervenido. Tal situación se explica por el hecho de que las perturbaciones en el camino secundario fueron mínimas, quedando el suelo poco alterado, ya que, apesar de haber sufrido alguna remoción, se observó un efecto favorable al establecimiento de las plantas.

La separación entre estos dos estratos se hace principalmente por la perturbación en la apertura del dosel. Como puede observarse en el Cuadro 20, la diferencia entre los valores obtenidos para el T.S.F es significativa, siendo este el factor decisivo en la definición de la vegetación que se establece en cada estrato. Esta perturbación, en el caso del camino secundario, es mínima, pues la mayor parte de la vegetación tumbada para la construcción de dichos caminos se ubican en el estrato inferior (sotobosque). Así, el camino secundario forma con el estrato superior un "túnel", en el cual las condiciones de iluminación son similares a las del bosque no intervenido, quedando el cielo siempre parcialmente encubierto. En cambio, en el claro de tumba las condiciones de iluminación son similares a las del patio y el camino principal, donde parte del claro siempre estará abierto al cielo, lo que influye decisivamente en la mayor similitud entre la vegetación de estos estratos.

En el análisis de conglomerados usando la segunda matriz básica de datos, se utilizó la técnica Q, obteniéndose los resultados que siguen.

En la Figura 16 se ilustran los resultados del agrupamiento de las muestras (parcelas), que aparecen representadas por los números dispuestos verticalmente al lado derecho de la referida figura. El primer guarismo corresponde al estrato y el segundo el número de la parcela dentro del estrato.

Se puede verificar una clara división entre las parcelas, estando agrupadas en dos grupos distintos. El primer grupo está compuesto por muestras pertenecientes a los estratos camino secundario, claro de tumba y bosque no intervenido, y el segundo grupo por las muestras de los estratos restantes (patio de montaña y camino primario). Estos resultados son consistentes con los obtenidos del análisis de la primera matriz de datos usando la técnica Q.



* 10 guarismo=estrato, 20 guarismo=parcela

Figura 16. Dendrograma del agrupamiento de muestras (parcelas) obtenido del análisis de conglomerados usando la técnica del ligamiento promedio. Se utilizaron los datos obtenidos de la evaluación de 20 factores ambientales como descriptores del microambiente. Los números en la línea ubicada en el extremo superior expresan la similitud entre los grupos. (Sin escala).

La relación entre las unidades muestrales, tomándose en cuenta los descriptores del microambiente, indica claramente la separación entre las muestras tomadas en los sitios con mayor grado de perturbación, de las tomadas de sitios menos perturbados.

De estos análisis se puede concluir que, tanto la vegetación como los factores ambientales usados para describir el microambiente, fueron válidos en la discriminación entre los estratos y que existen diferencias entre los dos grupos de estratos definidos en los análisis. Mas adelante, a través del análisis discriminante, se profundizará en el estudio de estas diferencias.

4.4.2 Análisis de frecuencia cruzada

El analisis de frecuencia cruzada realizada entre los nueve grupos de especies determinados por el análisis de conglomerados en los cinco estratos en estudio, permite apreciar que las especies con mayor similitud (formando el primer grupo) están 100% localizadas en el estrato 4 (claro de tumba). Los grupos 2 y 3 reúnen muestras proporcionales de los estratos 5 y 4. Los grupos 4, 5 y 6 poseen muestras de los estratos 5, 4, 3 y en menor proporción del estrato 2. Los grupos 7, 8 y 9 poseen muestras de todos los cinco estratos, pero sus especies estan agrupadas a una mayor distancia que las grupos anteriores, y así a un grado de similitud menor (Figura 17).

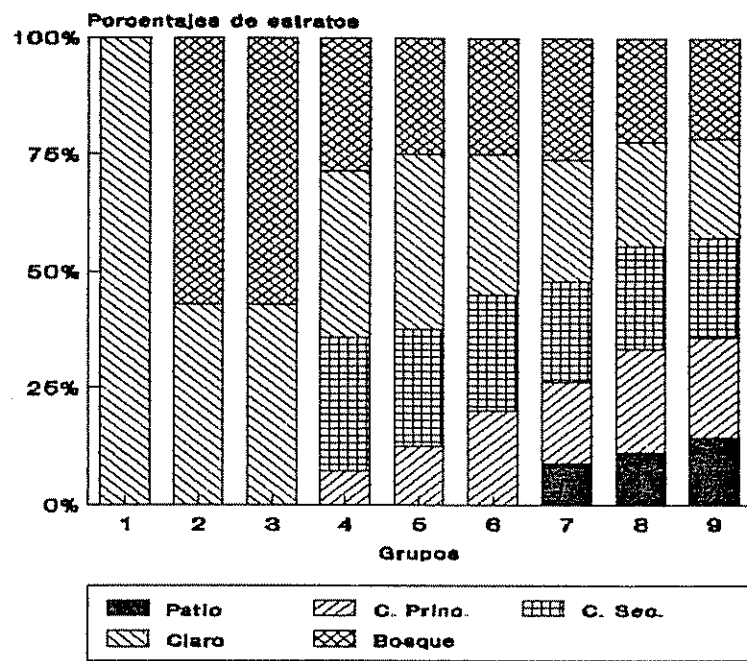


Figura 17. Resultados del análisis de frecuencia cruzada entre los grupos de especies leñosas y los estratos en estudio.

Se observa que el grupo 9 está constituida por 28 de las 30 muestras, ya que en dos muestras del patio de montaña no se observó la ocurrencia de especies leñosas.

Este análisis muestra que posiblemente haya una mayor similitud entre la vegetación leñosa del bosque no intervenido con el claro de tumba. Lo anterior probablemente se explique por la presencia de muchas especies remanentes del bosque virgen compitiendo con las pioneras en este estrato. Conviene recordar que sólo se consideraron en el presente análisis las especies leñosas agrupadas por el análisis de conglomerado, lo que puede tornar las agrupaciones obtenidas un poco "artificiales", debido a la ausencia de las otras especies. También hay que considerar el papel de los factores aleatorios en el muestreo de la vegetación, que pueden explicar gran parte de las relaciones obtenidas entre los grupos de especies y los estratos en estudio.

4.4.3 Análisis de componentes principales

Con el objetivo de corroborar las agrupaciones obtenidas en el análisis de conglomerados, se realizó el análisis de componentes principales.

Con los datos de la primera matriz modificada usando la técnica Q, se obtuvieron las relaciones entre las unidades muestrales. Los dos primeros componentes contienen el 59% de la variación total entre parcelas y aportan más información que los demás, siendo entonces utilizados para la interpretación ecológica de los resultados.

En la Figura 18 las unidades muestrales están dispuestas en el espacio bidimensional, con arreglo a los valores de sus coordenadas en relación con los dos primeros componentes principales. La distancia entre los puntos determina el grado de similitud entre las muestras. Los resultados indican los dos primeros componentes separando y asociando las muestras de los estratos. Se observa, como en los análisis anteriores, una mayor tendencia de similitud entre las muestras tomadas de los estratos bosque no intervenido, claro de tumba y camino secundario, y entre las muestras del patio de montaña y el camino principal.

Para el análisis de la segunda matriz de datos se utilizó la técnica Q. Se usaron los dos primeros componentes principales, ya que fueron los que aportaron más información útil para la interpretación ecológica de los resultados. Estos dos componentes contienen el 92% de la variación total entre las muestras.

Analizando la Figura 19 se aprecia que las muestras del camino principal y del bosque no intervenido forman dos grupos distintos, pese a que se verificaron muestras de otros estratos mezcladas con las dos agrupaciones. Los grupos están ubicados en cuadrantes diferentes y a una distancia de similitud relativamente grande. Estas dos agrupaciones sugieren dos cosas: la primera, que estos dos estratos fueron los más homogéneos entre todos, presentando menor variabilidad entre sus muestras, y la segunda, que fueron los estratos más distintos entre sí,

presentando menor grado de similitud en relación a los demás. Si esto es verdadero, se puede concluir que el camino principal fue el estrato que presentó el mayor grado de perturbación, considerándose el conjunto de factores ambientales evaluados.

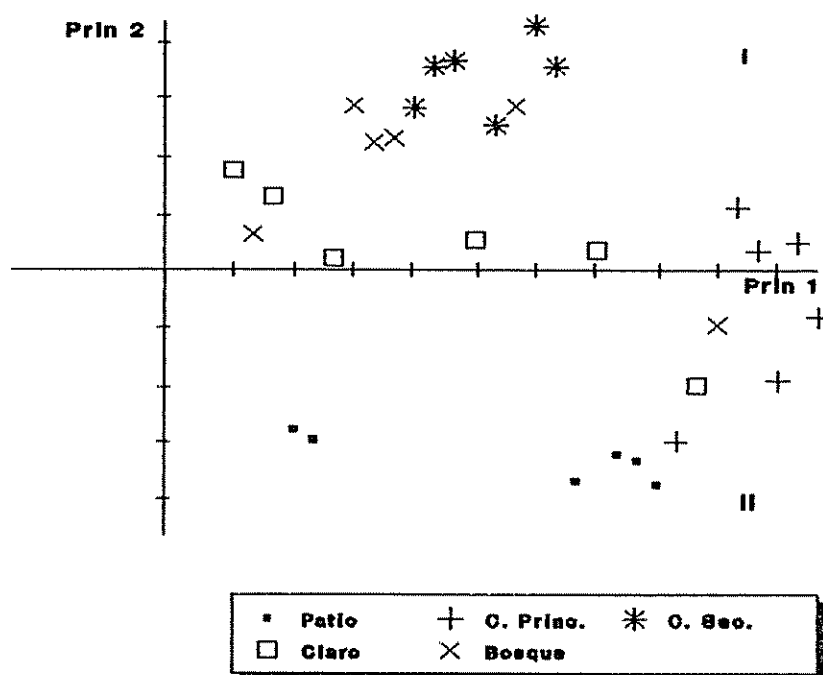


Figura 18. Componentes principales 1 y 2 mostrando la distribución de las 30 muestras en el espacio definido por las 42 especies leñosas seleccionadas.

Las muestras pertenecientes a los demás estratos se presentan, en su mayoría, mezcladas entre sí, reflejando una mayor heterogeneidad en estos sitios y una mayor similitud entre ellos.

La no existencia de una tendencia bien definida de agrupación de las muestras de los diferentes estratos, como ocurre cuando se utilizaron los datos de abundancia de la vegetación, posiblemente se puede explicar por el hecho de que en el presente caso el ambiente fue menos distinto que la vegetación, debido a que los gradientes ambientales estudiados fueron relativamente cortos.

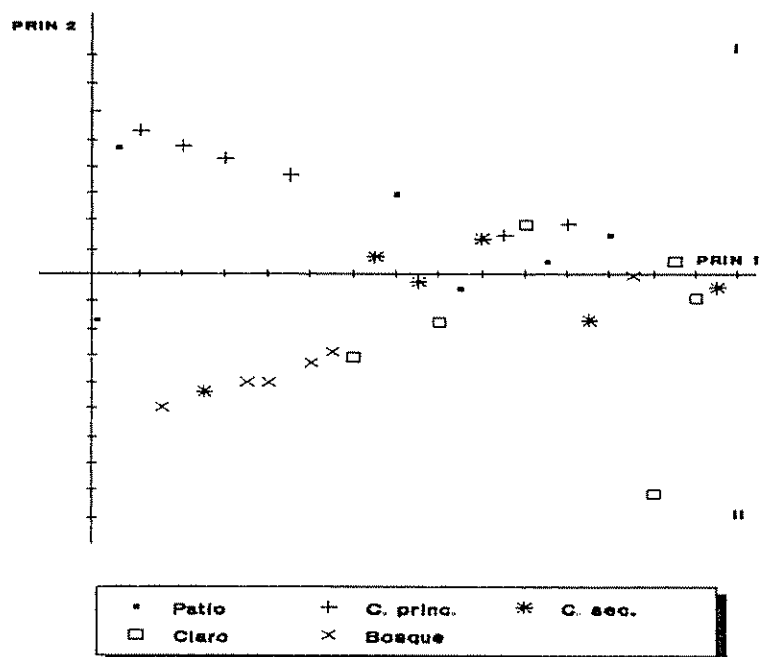


Figura 19. Componentes principales 1 y 2 mostrando la distribución de las 30 muestras en el espacio definido por 13 factores ambientales evaluados en cada estrato.

Según Crisci y Lopez (1983), las técnicas de agrupamiento o de ordenación, permiten obtener diferentes resultados gráficos y, en muchos casos, difieren en las relaciones que sugieren. Citan como ejemplo el trabajo de Rohlf (1968), que ha demostrado que el análisis de componentes principales refleja con mayor fidelidad relaciones entre grupos formados a bajos niveles de similitud. En cambio, es menos fiel en reflejar relaciones muy estrechas. El caso inverso se da con las técnicas del análisis de agrupamiento, donde las relaciones estrechas son distorsionadas en menor proporción que las conexiones de baja similitud del dendrograma.

Estos autores concluyen que en el procesamiento de los datos es aconsejable el uso de más de una técnica. En lo posible, un análisis de agrupamiento y una de ordenación, con el fin de minimizar los efectos metodológicos. Las conclusiones finales deben surgir de una complementación de técnicas diferentes.

Se puede concluir que los análisis de componentes principales indican, de manera general, como en los análisis anteriores, mayor similitud entre las muestras tomadas del grupo formado por los estratos bosque no intervenido, claro de tumba y camino secundario, y entre las muestras tomadas del patio de montaña y el camino principal, siendo esta ordenación más evidente cuando el espacio de distribución de las muestras es definido por los datos de abundancia de la vegetación.

4.4.4 Análisis discriminante

El análisis discriminante entre los dos grupos de muestras obtenidos en el análisis de conglomerados determinó que la distancia multivariada total (Mahalanobis, 1936) entre ellos es $D^2 = 79.43$. El análisis de varianza multivariada muestra diferencia altamente significativa ($F = 25.14$) entre los dos grupos (cuadro 41), indicando que hay una probabilidad menor de 0.01 de que se obtenga un D^2 de 79.43 solamente debido al azar.

Cuadro 41. Análisis de varianza multivariada para la discriminación entre los dos grupos de muestras obtenidos en el análisis de conglomerados.

Fuente de variación	grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado médio	Valor F
ENTRE grupos	13	57.95	4.46	25.14**
DENTRO de grupos	16	2.84	0.18	
TOTAL	28	60.78		

** Significativo al 0.01

El porcentaje de contribución relativa de cada factor ambiental y los coeficientes de la función discriminante se entregan en el Cuadro 42. Se nota que de los 13 factores

ambientales utilizados en el análisis, seis contribuyen positivamente para la distancia multivariada total entre los dos grupos, siendo muy importantes en la discriminación entre los grupos, destacándose la alta contribución del T.S.F con 43.1%. Los otros siete factores ambientales son menos importantes, por contribuir negativamente. Por lo tanto, estas siete variables fueron pobres discriminantes entre los dos grupos.

Cuadro 42. Porcentaje de contribución de cada factor ambiental a la distancia multivariada total (importancia relativa) y los coeficientes de la función discriminante entre los dos grupos de muestras obtenidos en el análisis de conglomerados.

Factor ambiental	% de Contribución	Coefficiente
TSF	43.1	233.84
HUM	25.8	-1.06
K	24.6	-201.12
REMOG	21.5	9.17
pH	11.4	50.36
NHNO	6.8	-0.32
Mg	-0.8	7.95
Ca	-2.4	-18.24
P	-3.5	8.68
MO	-3.7	1.12
RPENET	-5.6	-4.53
ARCILLA	-6.3	-1.12
Da	-10.9	-25.76

El porcentaje de variación entre los dos grupos explicado por el análisis discriminante fue de 95.33%.

En el Cuadro 43 se indican las coordenadas para cada unidad muestral a lo largo del eje de la función discriminante acerca de cada grupo y en la Figura 20, se muestra la posición de cada muestra en el espacio definido por esta función.

Cuadro 43. Coordenadas para cada muestra a lo largo del eje de la función discriminante acerca de los dos grupo definidos en el análisis de conglomerados.

Grupo	Muestra	Coordenada
1	11	151.87
1	12	159.85
1	13	150.16
1	14	129.89
1	15	147.72
1	16	157.30
1	21	153.31
1	22	146.96
1	23	144.98
1	24	146.73
1	25	161.85
1	26	160.91
2	31	73.50
2	32	69.72
2	33	74.09
2	34	77.14
2	35	68.44
2	36	82.48
2	41	80.15
2	42	64.45
2	43	64.23
2	44	86.72
2	45	73.95
2	46	76.72
2	51	70.06
2	52	69.07
2	53	58.09
2	54	71.23
2	55	78.37
2	56	49.07

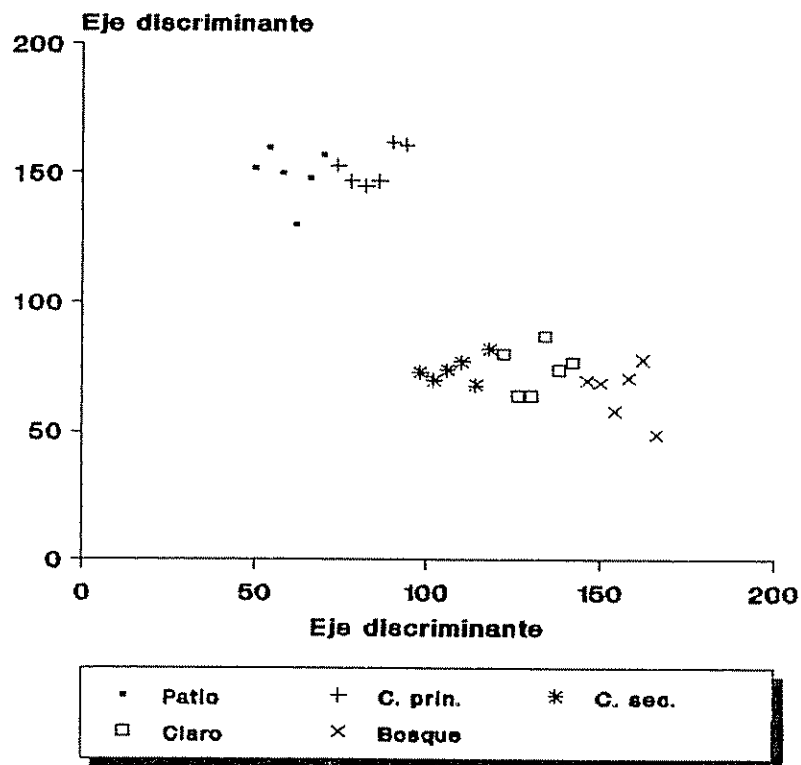


Figura 20. Análisis discriminante simple para dos grupos de muestras determinados por el análisis de conglomerados, representando las coordenadas de las 30 muestras tomadas en cinco estratos distribuidas a lo largo del eje de la función discriminante.

En conclusión, se puede decir que los dos grupos resultantes de la clasificación fueron útiles en la interpretación del microambiente en el área de estudio. Las 13 variables utilizadas fueron encontradas ser significativamente diferentes entre los dos grupos y pueden ser usadas en la distinción entre ellos, siendo la variable T.S.F la más importante entre todas.

5. CONCLUSIONES

1. Todos los análisis realizados demostraron, de manera general, una mayor similitud entre las muestras tomadas en los estratos patio de montaña y el camino principal y, entre las tomadas en el camino secundario, el claro de tumba y el bosque no intervenido, formando dos grupos en los cuales las unidades muestrales dentro de cada grupo son más similares entre sí y más distintos entre ellos.

2. Considerando la similitud (demostrada por los análisis estadísticos) entre las muestras tomadas en el camino secundario, claro de tumba y bosque no intervenido, que el área del bosque aprovechado donde se detectaron las mayores perturbaciones (patio de montaña y pistas de arrastre) no llega a 5% del total (Carrera, 1992), y que los resultados obtenidos demostraron que tales perturbaciones no fueron limitantes para la regeneración aún en estos sitios, se concluye que no hay evidencias para rechazar la hipótesis nula.

3. Por lo tanto, el aprovechamiento planificado del bosque en estudio reunió criterios favorables a la sostenibilidad ecológica, manteniendo poco alteradas las condiciones microambientales, observándose un alto potencial de regeneración en los sitios perturbados.

4. De manera general, el suelo del área en estudio presentó una buena resistencia a la erosión, donde se observaron pérdidas de suelo aceptables, no presentándose diferencias significativas entre los estratos. Sin embargo, el método de las "varillas de erosión" no pareció adecuado para medir la erosión en las condiciones del bosque natural.

5. La mineralización del nitrógeno de la materia orgánica presentó valores negativos, exceptuando el estrato camino secundario. Se observó una disminución acentuada en la cantidad de amonio y nitrato después del período de incubación. El nitrógeno disponible fue predominantemente en la forma de nitratos en toda el área de estudio.

6. Los valores absolutos de los indicadores del proceso de compactación del suelo fueron, de manera general, bajos, no constituyendo un factor limitante al establecimiento de especies colonizadoras. Los valores más altos fueron registrados en los estratos patio de montaña y camino principal, debido al mayor tránsito del tractor en estos sitios.

7. Entre los factores ambientales evaluados, se destacó la radiación bajo dosel, medida por el factor de sitio total (T.S.F), como la más importante en la discriminación entre los estratos. Contribuyeron también, en orden de importancia, el contenido de humedad, la disponibilidad de potasio, la remoción del suelo, el pH y la disponibilidad de amonio y nitrato.

6. RECOMENDACIONES

De acuerdo a los resultados y a algunas observaciones realizadas durante el período de estudio, se hacen las siguientes recomendaciones:

1. Usar métodos para prevenir erosión en los caminos con mayor pendiente. El objetivo es de conservarlos en buenas condiciones para ser usados en los próximos aprovechamientos. Deben emplearse métodos sencillos y de bajos costos, que puedan ser adoptados por los campesinos.

2. Utilizar métodos alternativos para medir los parámetros indicadores del grado de compactación del suelo, ya que los métodos utilizados sufrieron interferencias de factores no controlados. Como ejemplo, se puede citar la resistencia a la penetración, la cual varía mucho de acuerdo con el contenido de humedad del suelo, no siendo un buen indicador de la compactación en suelos forestales del bosque húmedo. En el caso de la conductividad hidráulica, se presentaron problemas en la toma de las muestras debido al suelo pedregoso, lo que llegó a perjudicar algunas muestras. Por esta razón, se recomienda el uso de métodos apropiados a estas condiciones de suelo.

3. De acuerdo a lo verificado en este estudio y otros citados en la literatura, hay correlación entre la humedad del suelo y la compactación. Por lo tanto, las operaciones de aprovechamiento deben ser realizadas en el período más seco del año.

4. Realizar un estudio completo de mineralización del nitrógeno, así como del fósforo, en bosques naturales intervenidos a fin de obtener resultados concluyentes. En el mismo se debe incluir la relación C/N, el análisis mineralógico de las arcillas, la temperatura del suelo y un estudio de la población microbiana que actúa en el proceso de mineralización, además de las variables consideradas en este trabajo.

5. Se observó que el tamaño de la apertura del dosel, evaluado en el presente estudio por el factor de sitio total (T.S.F), se constituye en un factor determinante en la regeneración de los sitios perturbados, induciendo el tipo de vegetación que se establecerá en el sitio. Así, los claros mayores serán dominados por especies pioneras (algunas pueden tener valor comercial), mientras que en claros pequeños la regeneración remanente del bosque virgen (de mayor valor comercial) tiene mejor oportunidad de establecerse, acortando el periodo de recuperación del bosque en términos de presencia de especies de mayor valor silvicultural. Por lo tanto, dependiendo de los objetivos del manejo, puede ser conveniente planificar el aprovechamiento con el objetivo de obtener claros pequeños en el bosque remanente.

6. Dada la importancia de la variable T.S.F en la caracterización del microambiente, como es mostrado en el presente estudio, se recomienda atribuir mayor peso a esta variable en estudios que involucren la evaluación de las condiciones microambientales de cualquier sitio.

7. Debido a que los estudios en bosque natural deben necesariamente ser a largo plazo, principalmente tratándose de estudios de la regeneración natural, se recomienda continuar las evaluaciones de campo del presente estudio, con el objetivo de completar por lo menos la primera fase del ciclo de regeneración del bosque perturbado, para obtener resultados más concluyentes.

7. BIBLIOGRAFIA

- ABDULHADI, R., KARTAWINATA, K.; SUKARDJO, S. 1981. Effects of mechanized logging in the lowland dipterocarp forest at lempake, East Kalimantan. *The Malaysia Forester* 44, 407-418.
- AMBASHT, R.S. 1969. A text of plant ecology. Department of Botany. Banaras Hindu University. 212p.
- ANDERSON, M.C. 1964. Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light condition. *Journal of Ecology* 52: 27-41.
- _____. 1966. Some problems of simple characterization of the light climate in plant communities. In R. Baindbridge, G.C. Evans & O. Rackham (editors), light as an ecological factor. Blackwell, Oxford, pp. 77-90.
- _____. 1971. Radiation and crop structure. In: S. Sestak, J. Catsky & P.G. Jarvis (editors), light as an ecological factor. Blackwell, Oxford, pp: 77-90.
- BARROSO, P.F.A. 1991. Relación entre compactación del suelo y usos de la tierra a nivel de cuencas hidrográficas, río AQUIARES, Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 125 p.
- BERNHARD-REVERSAT, F, 1982. Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos (Dinamarca)* 38(3): 321-332.
- BOUYOUCOS, G.J. 1936. Direction for making mechanical analysis of soils by the hydrometer method. *Soil sci.* 42: 225-230.
- BRAUM-BLANQUET, J. 1950. Sociologia vegetal. Edición Acme Agency. Arg. 444p.
- BRINKMANN, W.L.F. 1984. Nutrient balance of a central Amazonian rainforest: comparison of natural and man-managed systems. IAHS-Publication 140: 153-163.
- BRUIJNZEEL, L.A. 1990. Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. UNESCO/Netherlands IHP Committee/ITC/IAHS/VUA. Amsterdam, The Netherlands. 224 p.
- CABRELLI, D.A. 1992. Efecto de la radiación solar bajo dosel sobre el crecimiento de la regeneración de especies heliófitas durables en el bosque húmedo tropical y su respuesta a la intervención silvicultural. Tesis M. Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 132 p.

- CAIM, S.A.; CASTRO, G.M.O. 1959. Manual of vegetation analysis. Harper & Brothers, publishers. New York. 325p.
- CARRERA, F. 1992. Rendimientos y costos de las operaciones iniciales de manejo en un bosque primario de la zona atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 89p.
- CAUSTON, D.R. 1988. An Introduction to vegetation analysis. principles, practice and interpretation. Department of Botany and Microbiology, University College of Wales. London. Boston, Sydney Wellington. 342p.
- COLEGIO DE POSGRADUADOS. 1977. Manual de conservación de suelo y agua. Chapingo, México. 248 p.
- CRISCI, J.V.; LOPEZ, M.F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Monografía O.E.A. Serie Biológica nº 26. 132p.
- CURTIS, J.T.; MCINTOSH, R.P. 1957. An upland forest continuum in prairies forest border of Wisconsin. Ecology 32: 476-496.
- DANTAS, M. 1989. Studies on succession in cleared areas of amazonian rain forest. Tesis Ph. D., Oxford. 266p.
- EVANS, G.C. 1956. An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks. Journal of Ecology. 44: 391-428.
- FASSBENDER, H.W.; BORNEMISZA, E. 1987. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. IICA. 2a. ed. rev. San José, Costa Rica. 420p.
- FINEGAN, B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. Apuntes de clase. mimeografiado.
- 1992a. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. CATIE - Turrialba C.R. (Serie técnica. Informe técnico/CATIE; No. 188) 28p.
- FORSYTHE, W. 1985. Física de suelos: Manual de laboratorio. IICA. 1a. ed. San José, Costa Rica. 212p.
- FREESE, F. 1962. Elementary forest sampling. Agriculture handbook Nº 232. US Department of Agriculture. 89p.
- GAVANDE, S. 1972. Física de suelos. Limusa. México, D.F. 351p.

- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. University of California Press. Series: Studies in Ecology. v.9. 35p.
- GRIMM U.; FASSBENDER, H,W. 1981a. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. I. Inventario de las reservas orgánicas y minerales (N,P,K,Ca;Mg,Mn,Fe,Al,Na). Turrialba 31(1): 27-36.
-
- 1981b. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. III. Ciclo hidrológico y translocación de elementos químicos con el agua. Turrialba 31(2): 89-99.
- HAMZAH, Z. 1978. Some observations on the effects of mechanical logging on regeneration, soil and hydrological conditions in East Kalimantan. BIOTROP Special Publication No. 3: 73-87. Bogor, Indonesia.
- HENDRISON, J. 1990. Damage-controlled logging in managed tropical rain forest in Suriname. Agricultural University Wageningen, The Netherlands, 204 p.
- HING NIM, L. 1978. Long-term effects of logging in peninsular Malaysia. BIOTROP Special Publication No. 3, p. 43-55. Bogor, Indonesia.
- HUE, N.V.; ADAMS, F. 1984. Effect of phosphorus level on nitrificación rates in three low-phosphorus ultisols. Soil Science (EE.UU.) 137(5): 324-331.
- JONKERS, W.B.J. 1987. Vegetation structure logging damage and silviculture in a tropical rain forest in Suriname. Agricultural University Wageningen, The Netherlands. 172 p.
- JORDAN, C.F. 1982. The nutrient balance of an Amazonian rainforest. Ecology 63: 647-654.
-
1985. Nutrients cycling in tropical forest ecosystems. J.Wiley & Sons. New York. 190 p.
- KAMARUZAMAN, J.; MAJID, N. M. 1992. An analysis of soil disturbance from logging operation in a hill forest of Peninsular Malaysia. For. Ecol. and Manegement, 47:323-333.
- KARTAWINATA, K.; ADISOEMARTO, S.; RISWAN, S.; VAYDA, A. 1981. The impact of man on a tropical forest in Indonesia. Ambio 10(2-3): 115-119.

- KEENEY, D.R.; NELSON, D.W. 1986. Nitrogen-inorganic forms. *In* Methods of soil analysis. Part 2 : Chemical and microbiological properties. 2 ed. Ed. A.L. Page. American Society of Agronomy; Soil Science Society of America. Agronomy Monograph no. 9. p. 643-698.
- KREYSZIG, E. 1982. Introducción a la estadística matemática: Principios y metodos. Limusa. Mexico. 505p.
- LADD, J.N.; AMATO, M.; OADES, J.M. 1985. Decomposition of plant material in Australian soils. 3. Residual organic and microbial biomass C and N from isotope-labelled legume material and soil organic matter decomposing under field conditions. Australian Journal of Soil Research (Australia) 23: 603-611.
- LEGENDRE L.; LEGENDRE P. 1983. Numerical Ecology. Elsevier, New York. 419p.
- LEON, R. 1990. Determinación de la erosión laminar utilizando varillas metálicas asociadas a parcelas de escorrentia. La suiza, cuenca del rio Tuis, Costa Rica. Tesis Ms.C. Turrialba, C. R. CATIE. 174 P.
- LLERENA, C. A. 1987. Uso de varillas de erosión para medir erosión hidrica. *In* Congreso internacional de suelos. Abril, 1987, Lima-Peru. Universidad agraria de molina.
- LUDWIG. J.A.; REYNOLDS J.F. 1982. Statistical ecology: A primer on methods and computing. Willey & Sons New York, NY. USA. 339p.
- MATTEUCCI, S. D.; COLMA A. 1982. Metodologia para el estudio de la vegetación. Monografía O.E.A. Serie Biológica nº 23. 163p.
- MONTEITH, J.L. & UNSWORTH, M.H. 1990. Principles of Environmental Physics. Arnold, London, 291 pp.
- MULLER, L. 1961. Un aparato micro kjeldalh simple para analisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. Turrialba (C.R.) 11(1): 17-25.
- NYE, P.H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. Plant and soil 13 (4): 333-346.
- OOSTING, H.J. 1951. Ecologia vegetal. Trad. Jose Garcia Vicente. Aguilar, S.A. de Ediciones. Madrid. 436p.
- PARKER, G.G. 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrients cycle. Advances in ecological research 13: 53-133.

- PLA, L.E. 1986. Análisis Multivariado: Método de componentes principales. Monogr. O.E.A. Serie de Matemáticas nº 27. 94p.
- POELS, R.L.H. 1987. Soils, water and nutrients in a forest ecosystem in Suriname. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands, 253 p.
- PURCHASE, B.S. 1974. The influence of phosphate deficiency on nitrification. *Plant and Soil* (Holanda) 41: 541-547.
- RICH, P.M. 1989. A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Department of Biological Sciences, Stanford University. LA-11733-M Manual.
- RICO, M.B.; GOMEZ-POMPA, A. 1976. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perenifolia en Veracruz, Mexico. in: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico. Eds. A. Gómez-Pompa; C. Vázquez-Yanes; S. del Amo Rodríguez; A. Butanda Cervera. Xalapa Ver, Mexico. 676 p.
- RUNGE, M. 1983. Physiology and ecology of nitrogen nutrition. *In* *Physiological plant ecology*. 3. Responses to the chemical and biological environment. Ed. by O.L. Lange; N.S. Nobel; C.B. Osmond; H. Ziegler. Berlin, Springer-Verlag. p. 163-200. (Encyclopaedia of Plant Physiology; v. 12C)
- SABOGAL, C.; OROZCO, L.; ARTAVIA, M.; CARRERA, F. 1992 (no publ.). Investigaciones para el manejo del bosque natural en la zona atlántica de Costa Rica: caso de un bosque primario no intervenido en Guápiles. GSBN/CATIE, Turrialba, Costa Rica. 27p.
- SANCHEZ, P.A. 1981. Suelos del tropico; características y manejo. Trad. por Edilberto Camacho. IICA. Serie de Libros y Materiales Educativos No. 48. 660 p.
- SOERIANEGARA, I. 1978. Assessment of logging effects with special reference to the tropical rain forests in Indonesia. BIOTROP Special Publication No. 3, p. 61-64. Bogor, Indonesia.
- SCHEAFFER, R.L.; W. MENDENHALL. ; L. OTT. 1986. Elementos de muestreo. trad. por G. Rendon J. R. Gómez. Editorial Iberoamérica. 320p.
- SNEDECOR, G. W.; W.G. COCHRAN. 1937. Statisticals methods. 6 th Ed, 1967, Iowa State. University Press. Ames, Iowa. U.S.A. 593p.

- STELL, R.G.D.; TORRIE, J.H. 1985. Bioestadística: Principios y procedimientos. 2ed. Trad. por Ricardo Martínez B. McGraw-Hill, Bogotá. 622p.
- TROPICAL SOIL BIOLOGY AND FERTILITY PROGRAMME. 1989. TSEF: A handbook of methods. Ed. by J.M. Anderson; J.S.I. Ingram. s.l., IUBS, UNESCO-MAB. 171p.
- VERDOLIN, H.; PINTO, P.R.; KNAPPER, C. F. 1981. Medicao direta da erosao laminar en solos agrícolas pelo método de hastes metálicas. Brasília, Ministerio da agricultura, Secretaria Nacional de Producao Agropecuaria. 14p.
- VILAS BOAS, O. 1990. Descomposición de la hojarasca y mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo bajo cuatro sistemas agroforestales, en Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 152 p.
- VITOUSEK, P.M.; DENSLOW, J.S. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of ecology*. 74: 1167-1178.
- VITOUSEK, P.M.; MATSON, P.A. 1985. Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology (EE.UU.)* 66: 1360-1376.
- VITOUSEK, P. M.; SANFORD, R. L. Jr. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:137-167.
- WERGER, M.J.A.; LOUPPEN, J.M.W.; EPPINK, J.H.M. 1985. Species performances and vegetation boundaries along an enviromental gradient. *In Plant community ecology: Papers in honor of Robert H. Whittaker*. Ed. R.K. Peet. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. p. 59-68.
- WHITMORE, T.C. 1981. On studying processes and cycles in tropical rainforests. *Common. For. Rev.* 60(2): 113-116.
- YAVITT, J.B.; WIEDER, R.K. 1988. Nitrogen, phosphorus, and sulfur properties of some forest soils on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 20(1): 2-10.

8 . ANEXOS

Cuadro 1A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de arena (%) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	31.53	30.20	37.20	29.20	10.16
C. Princ.	31.53	31.20	39.20	23.20	17.67
C. Sec.	42.93	40.20	58.00	35.20	19.13
Claro	35.67	35.00	46.00	26.00	19.23
Bosque	42.67	42.00	52.00	34.00	16.42

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 2A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de limo (%) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	15.40	15.40	18.40	12.40	13.62
C. Princ.	20.67	20.60	24.80	16.80	13.99
C. Sec.	17.13	18.40	20.40	11.20	19.72
Claro	19.20	19.20	23.20	15.20	14.73
Bosque	18.27	18.20	21.60	15.20	15.59

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 3A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de arcilla (%) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	53.07	53.40	58.40	44.40	9.13
C. Princ.	47.80	48.00	52.40	40.40	9.21
C. Sec.	39.93	41.40	44.40	30.80	12.22
Claro	45.13	46.80	50.80	34.80	14.13
Bosque	39.07	39.60	44.80	32.80	11.79

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 4A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable pendiente (%) por estrato (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	8.00	7.75	15.00	4.00	49.53
C. Princ.	16.42	18.50	27.00	4.50	59.13
C. Sec.	11.25	9.00	20.50	5.00	59.01
Claro	41.92	37.75	70.00	18.00	57.02
Bosque	39.92	38.00	78.00	10.00	73.34

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 5A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable remoción del suelo por estrato, medida en una escala de cinco niveles de perturbación (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	3.50	3.50	4.00	3.00	15.65
C. Princ.	4.33	4.50	5.00	3.00	18.84
C. Sec.	2.83	3.00	4.00	2.00	26.57
Claro	2.33	2.00	3.00	2.00	22.13
Bosque	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 6A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable hidroerosión laminar (ton) por estrato (n= 24).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	13.83	14.70	16.10	8.30	20.78
C. Princ.	16.77	11.35	43.60	8.50	80.54
C. Sec.	20.35	17.75	37.70	6.60	61.17
Claro	16.57	15.75	24.60	9.00	43.45
Bosque	17.17	10.10	36.00	6.40	80.97

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 7A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable humedad del suelo (%) por estrato (n= 36).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	68.35	69.25	87.90	54.50	17.99
C. Princ.	62.86	62.40	66.00	61.40	2.75
C. Sec.	86.53	85.80	93.80	81.40	5.55
Claro	80.03	80.45	87.30	70.90	7.57
Bosque	75.06	78.30	85.00	62.60	12.39

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 8A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable resistencia a la penetración (lbs/cm²=0.454kg) por estrato (n= 36).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	4.92	4.85	6.10	3.80	20.88
C. Princ.	3.47	3.60	3.90	2.80	12.46
C. Sec.	3.35	3.30	3.60	3.20	5.25
Claro	2.37	2.50	2.80	1.70	18.83
Bosque	3.35	3.45	4.20	2.20	19.60

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 9A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable densidad aparente (l/kg) por estrato (n= 18).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	0.87	0.87	1.02	0.74	12.93
C. Princ.	0.95	0.94	1.02	0.89	4.51
C. Sec.	0.73	0.75	0.80	0.62	10.46
Claro	0.77	0.77	0.82	0.71	4.94
Bosque	0.72	0.73	0.79	0.65	6.37

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 10A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable conductividad hidráulica (cm/h) por estrato (n=18).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	1.81	0.27	6.53	0.00	151.41
C. Princ.	1.09	0.04	6.10	0.00	225.14
C. Sec.	0.21	0.14	0.59	0.00	108.50
Claro	2.23	2.18	5.23	0.00	88.14
Bosque	3.53	2.24	11.26	0.07	113.23

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 11A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable porosidad total (%) por estrato (n= 18).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	66.32	66.40	70.80	61.20	5.83
C. Princ.	63.55	63.55	66.10	61.30	2.47
C. Sec.	70.98	69.75	75.20	68.70	4.03
Claro	69.78	69.90	72.20	67.90	2.25
Bosque	71.12	71.25	74.20	68.90	2.56

nota:

Ma= media

Min= minimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 12A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable pH por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	4.90	4.90	5.10	4.80	2.23
C. Princ.	4.90	4.90	5.00	4.80	1.82
C. Sec.	4.70	4.65	4.90	4.60	2.69
Claro	4.72	4.70	4.90	4.60	2.08
Bosque	4.52	4.55	4.60	4.40	2.17

nota:

Ma= media

Min= minimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 13A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de materia orgánica (%) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	3.91	3.77	6.15	2.65	32.04
C. Princ.	2.22	2.27	3.14	1.10	31.23
C. Sec.	6.57	6.65	7.84	5.29	14.82
Claro	4.43	4.71	5.70	2.88	24.44
Bosque	6.07	5.28	8.09	5.02	23.63

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 14A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable acidez extraíble (meq/100ml suelo) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	2.27	2.32	2.45	2.05	8.31
C. Princ.	2.70	2.75	3.10	2.20	10.99
C. Sec.	2.25	2.27	2.65	1.65	16.21
Claro	2.57	2.67	3.20	1.80	20.90
Bosque	2.79	2.85	3.35	2.30	14.57

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 15A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable disponibilidad de fósforo (mg/l) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	1.53	1.70	1.70	1.20	16.84
C. Princ.	1.37	1.20	1.70	1.20	18.89
C. Sec.	2.18	2.10	3.00	1.70	22.88
Claro	1.82	1.90	2.10	1.20	19.82
Bosque	2.25	2.10	3.00	1.70	19.82

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 16A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable disponibilidad de calcio (meq/100ml suelo) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	0.54	0.50	0.78	0.41	24.64
C. Princ.	0.59	0.51	1.13	0.33	47.94
C. Sec.	0.91	0.84	1.90	0.45	57.85
Claro	1.00	1.00	1.43	0.52	35.30
Bosque	0.61	0.61	0.94	0.20	42.36

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 17A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable disponibilidad de magnesio (meq/100ml suelo) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	0.28	0.29	0.35	0.21	18.49
C. Princ.	0.41	0.31	0.81	0.25	54.11
C. Sec.	0.48	0.42	0.98	0.25	56.83
Claro	0.44	0.44	0.67	0.29	33.11
Bosque	0.36	0.34	0.65	0.21	42.65

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 18A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable disponibilidad de potasio (meq/100ml suelo) por estrato (n= 6; muestras compuestas).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	0.10	0.09	0.15	0.06	38.28
C. Princ.	0.09	0.09	0.12	0.07	18.79
C. Sec.	0.22	0.22	0.29	0.16	21.17
Claro	0.21	0.22	0.29	0.12	38.80
Bosque	0.15	0.15	0.19	0.09	22.73

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 19A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido inicial de nitrato y amonio - NHNO (mg/kg), usado en la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato (n= 18).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	35.15	33.10	55.10	19.40	38.10
C. Princ.	19.15	17.65	30.40	10.30	36.37
C. Sec.	39.23	37.20	58.20	26.50	30.68
Claro	41.15	41.55	53.20	28.80	19.59
Bosque	51.98	54.95	60.00	35.00	18.43

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 20A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de amonio inicial - NH_4I (mg/kg) usado en la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	14.25	14.05	22.50	9.70	32.70
C. Princ.	11.90	8.75	26.30	6.00	66.05
C. Sec.	15.30	15.75	22.80	9.50	32.97
Claro	16.63	14.85	21.40	14.30	19.22
Bosque	19.32	18.10	31.20	9.80	40.84

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 21A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de nitrato inicial - NO3I (mg/kg) usado en la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	29.90	17.10	39.90	9.70	58.91
C. Princ.	7.25	5.90	13.70	1.90	65.52
C. Sec.	23.93	21.45	40.30	17.00	35.53
Claro	24.52	22.95	38.00	14.40	31.53
Bosque	32.66	33.55	45.60	20.60	27.33

nota: Ma= media
 Mana= mediana
 Max= máximo
 Min= mínimo
 C.V.= coeficiente de variación
 n= número de observaciones

Cuadro 22A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de amonio - NH4A (mg/kg) después de 31 días de incubación *in situ*, usando el método A, para la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	5.17	4.85	8.70	3.10	38.08
C. Princ.	4.83	3.50	12.30	1.90	78.33
C. Sec.	10.60	8.55	21.10	6.40	55.28
Claro	6.40	5.90	9.40	5.10	24.12
Bosque	7.75	7.50	11.30	5.10	30.92

nota: Ma= media
 Mana= mediana
 Max= máximo
 Min= mínimo
 C.V.= coeficiente de variación
 n= número de observaciones

Cuadro 23A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de nitrato - NO₃A (mg/kg) después de 31 días de incubación *in situ*, usando el método A, mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	18.60	13.30	41.20	4.90	80.83
C. Princ.	4.65	5.10	9.50	0.00*	85.99
C. Sec.	30.60	30.00	38.00	24.60	17.13
Claro	20.67	21.40	29.70	13.20	29.49
Bosque	40.08	38.75	51.20	25.40	22.83

* No detectado en el análisis.

nota: Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 24A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de amonio - NH₄B (mg/kg) después de 31 días de incubación *in situ*, usando el método B, mineralización del nitrógeno de la materia orgánica por estrato (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	10.77	7.05	25.20	3.00	83.95
C. Princ.	5.50	5.70	6.90	2.80	25.92
C. Sec.	7.25	7.40	10.40	4.50	31.75
Claro	6.35	6.30	8.10	4.50	22.42
Bosque	8.75	9.95	11.60	4.20	35.29

nota: Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 25A. Valores de media, mediana, máximo y mínimo para la variable contenido de nitrato - NO₃B (mg/kg) después de 31 días de incubación *in situ*, usando el método B, para la determinación de la tasa de mineralización del nitrógeno de la materia orgánica del suelo por estrato (n= 6).

Estrato	Ma	Mana	Max	Min	C.V.
Patio	10.58	5.30	33.50	2.00	114.50
C. Princ.	3.43	3.25	5.90	0.90	62.67
C. Sec.	18.95	14.40	27.90	14.40	33.18
Claro	17.02	18.80	23.50	9.80	31.98
Bosque	26.25	25.35	43.80	9.20	54.60

nota:

Ma= media

Min= mínimo

Mana= mediana

C.V.= coeficiente de variación

Max= máximo

n= número de observaciones

Cuadro 26A. Familias, número de géneros y especies determinadas en 30 muestras obtenidas en los cinco estratos comprendidos en el estudio. Bosque natural intervenido. Finca "Los Laureles de Corinto", Guápiles, Costa Rica.

Familia	Nº de Géneros	Nº de Especies
Annonaceae	2	2
Apocynaceae	2	2
Araceae	2	2
Araliaceae	1	1
Arecaceae	2	2
Aristolochiaceae	1	1
Asteraceae	4	4
Begoniaceae	1	1
Bignoniaceae	1	1
Bombacaceae	2	2
Boraginaceae	1	2
Burseraceae	1	1
Caryophyllaceae	1	1
Cecropiaceae	2	2
Chloranthaceae	1	1
Clusiaceae	1	1
Commelinaceae	2	2
Convolvulaceae	1	1
Curcubitaceae	1	1
Cyperaceae	2	2
Euphorbiaceae	3	3
Fabaceae	1	1
Flacourtiaceae	2	2
Graminaceae	1	1
Hernandiaceae	1	1
Lacistemaceae	1	1
Lauraceae	2	2
Malpighiaceae	2	2
Maranthaceae	1	1
Melastomaceae	1	1
Meliaceae	2	2
Menispermaceae	3	3

Cuadro 26A. (cont...)

Família	Nº de Géneros	Nº de Especies
Mimosaceae	2	2
Monimiaceae	1	1
Moraceae	5	5
Musaceae	1	1
Myrcinaceae	1	1
Myristicaceae	2	2
Nyctaginaceae	1	1
Oxalidaceae	2	2
Palmae	3	3
Papilionaceae	2	2
Passifloraceae	1	1
Phytolaccaceae	1	1
Piperaceae	1	1
Polypodiaceae	nd	nd
Rhamnaceae	2	2
Rubiaceae	10	10
Sapindaceae	2	2
Sapotaceae	1	1
Saurariaceae	1	1
Solanaceae	4	4
Sterculiaceae	2	2
Tiliaceae	3	3
Ulmaceae	2	2
Verbenaceae	2	2
Vitaceae	1	1
Zingiberaceae	2	2
TOTAL	106	107

nota:

nd= no determinado

Cuadro 27A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en el estrato patio de montaña, bosque natural intervenido.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
<i>Miconia sp.</i>	1.92	1.85	6	155.59
<i>G. meiantha</i>	1.15	1.04	6	104.22
<i>O. lagopus</i>	0.03	0.04	2	13.40
<i>A. membranacea</i>	0.03	0.04	2	13.40
<i>C. insignis</i>	0.03	0.04	2	13.40

1. Índice de importancia.

Cuadro 28A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en el estrato camino principal.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
<i>Miconia sp.</i>	1.87	2.13	6	101.59
<i>P. macroloba</i>	1.73	0.72	6	67.08
<i>G. meiantha</i>	0.88	0.87	5	51.13
<i>A. membranacea</i>	0.28	0.28	5	26.07
<i>C. insignis</i>	0.13	0.13	4	16.95
<i>Psychotria sp.</i>	0.08	0.09	3	12.29
<i>C. ovalifolia</i>	0.07	0.07	1	5.83
<i>C. schiedeanus</i>	0.03	0.04	1	4.34
<i>T. micrantha</i>	0.03	0.02	1	3.92
<i>Brosimum sp.</i>	0.02	0.02	1	3.60
<i>H. appendiculatus</i>	0.02	0.02	1	3.60
<i>P. guianensis</i>	0.02	0.02	1	3.60

1. Índice de importancia.

Cuadro 29A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en el estrato camino secundario.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
<i>P. macroloba</i>	1.53	0.67	6	99.12
<i>Psychotria sp.</i>	0.20	0.19	5	29.27
<i>P. aspera</i>	0.23	0.19	4	27.71
<i>A. membranacea</i>	0.15	0.19	4	25.20
<i>C. guianensis</i>	0.52	0.07	2	24.87
<i>V. sebifera</i>	0.17	0.06	2	13.28
<i>G. meiantha</i>	0.08	0.09	1	10.28
<i>Protium sp.</i>	0.05	0.06	2	9.76
<i>Miconia sp.</i>	0.03	0.04	2	8.22
<i>C. schiedeanus</i>	0.07	0.04	1	6.66
<i>P. guianensis</i>	0.03	0.04	1	5.65
<i>P. costarricensis</i>	0.07	0.02	1	5.62
<i>Q. bracteolosa</i>	0.03	0.02	1	4.61
<i>A. hottlei</i>	0.03	0.02	1	4.61
<i>Nectandra sp.</i>	0.03	0.02	1	4.61
<i>R. microsepala</i>	0.02	0.02	1	4.11
<i>S. Donnell-Smithii</i>	0.02	0.02	1	4.11
<i>Inga sp.</i>	0.02	0.02	1	4.11
<i>Erosimum sp.</i>	0.02	0.02	1	4.11
<i>A. palmata</i>	0.02	0.02	1	14.11

1. Índice de importancia.

Cuadro 30A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en el estrato claro de tumba.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
<i>Miconia sp.</i>	6.32	1.20	5	41.90
<i>Psychotria sp.</i>	8.70	0.74	6	39.24
<i>C. insignis</i>	6.87	0.85	6	37.52
<i>C. ovalifolia</i>	8.37	0.44	4	30.59
<i>P. macroloba</i>	2.15	0.43	6	19.57
<i>H. didymantha</i>	1.82	0.13	4	10.91
<i>C. guianensis</i>	2.00	0.09	4	10.59
<i>C. schiedeana</i>	0.98	0.11	4	8.82
<i>P. aspera</i>	1.02	0.15	3	8.43
<i>A. membranacea</i>	0.23	0.15	4	7.96
<i>V. sebifera</i>	0.90	0.06	3	6.43
<i>G. meiantha</i>	0.38	0.11	3	6.40
<i>A. hottlei</i>	1.83	0.04	1	5.70
<i>Pentagonia sp.</i>	0.70	0.07	2	5.20
<i>Brosimum sp.</i>	0.60	0.06	2	4.64
<i>H. appendiculatus</i>	0.43	0.04	2	3.94
<i>V. patens</i>	0.30	0.04	2	3.66
<i>P. lindenii</i>	0.28	0.04	2	3.62
<i>L. aggregatum</i>	0.17	0.04	2	3.38
<i>V. ferruginea</i>	0.07	0.04	2	3.17
<i>S. puvibena</i>	0.33	0.04	1	2.56
<i>H. albiflora</i>	0.50	0.02	1	2.56
<i>P. guianensis</i>	0.10	0.06	1	2.43
<i>N. psychotrioides</i>	0.40	0.02	1	2.35
<i>C. zanonía</i>	0.18	0.04	1	2.25
<i>Mollinedia sp.</i>	0.33	0.02	1	2.21
<i>C. spruce</i>	0.33	0.02	1	2.21
<i>Theobroma sp.</i>	0.30	0.02	1	2.14
<i>F. occidentalis</i>	0.30	0.02	1	2.14
<i>R. microcephala</i>	0.30	0.02	1	2.14
<i>Cestrum sp.</i>	0.22	0.02	1	1.97
<i>C. inermes</i>	0.03	0.04	1	1.94
<i>C. alliadora</i>	0.17	0.02	1	1.86
<i>Inga sp.</i>	0.08	0.02	1	1.69
<i>M. costarricensis</i>	0.07	0.02	1	1.65
<i>C. biflora</i>	0.03	0.02	1	1.58
<i>H. tovaensis</i>	0.02	0.02	1	1.55
<i>Lonchocarpus sp.</i>	0.02	0.02	1	1.55
<i>M. splendens</i>	0.02	0.02	1	1.55

1. Índice de importancia.

Cuadro 31A. Cobertura, Densidad, Frecuencia e Índice de importancia de las especies leñosas del sotobosque determinadas en el estrato bosque no intervenido.

Espece	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
<i>C. ovalifolia</i>	3.72	8.39	2	92.15
<i>Psychotria sp.</i>	7.80	0.39	6	40.49
<i>Miconia sp.</i>	4.83	0.19	6	28.15
<i>P. aspera</i>	2.67	0.44	6	22.83
<i>P. macroloba</i>	1.95	0.63	6	21.97
<i>Brosimum sp.</i>	1.07	0.09	3	9.30
<i>C. silvestris</i>	0.83	0.07	3	8.31
<i>P. guianensis</i>	0.48	0.17	3	7.90
<i>G. glabra</i>	0.70	0.06	3	7.67
<i>C. impetiolearis</i>	0.15	0.15	3	6.56
<i>C. guianensis</i>	0.37	0.06	2	4.92
<i>Guateria sp.</i>	0.38	0.04	2	4.82
<i>A. hottlei</i>	0.20	0.04	2	4.17
<i>D. arboreus</i>	0.67	0.02	1	4.09
<i>O. mollifolia</i>	0.58	0.02	1	3.79
<i>Protium sp.</i>	0.05	0.04	2	3.64
<i>S. pubivena</i>	0.03	0.04	2	3.58
<i>H. didymantha</i>	0.38	0.02	1	3.09
<i>F. occidentales</i>	0.35	0.02	1	2.97
<i>S. Donnell-Smithii</i>	0.30	0.02	1	2.79
<i>N. psychotrioides</i>	0.28	0.02	1	2.73
<i>S. recordiana</i>	0.25	0.02	1	2.61
<i>M. crotonoides</i>	0.12	0.04	1	2.31
<i>Inga sp.</i>	0.03	0.04	1	2.02
<i>A. palmata</i>	0.02	0.02	1	1.79
<i>P. hayesii</i>	0.02	0.02	1	1.79
<i>Q. bracteolosa</i>	0.02	0.02	1	1.79
<i>S. maxonii</i>	0.02	0.02	1	1.79

1. Índice de importancia.

Cuadro 32A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la primera agrupación del análisis de conglomerados.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
PENTSP	0.84	0.09	2	89.07
VISMFE	0.80	0.04	2	67.50
VERNPA	0.36	0.04	2	50.17
PLEULI	0.34	0.04	2	49.39
LACIAG	0.20	0.04	2	43.87

1. Índice de importancia.

Cuadro 33A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la segunda agrupación del análisis de conglomerados.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
SOROPU	0.31	0.06	3	57.86
NEEAPS	0.59	0.03	2	46.50
FARAOC	0.56	0.03	2	45.55
GUATSP	0.33	0.03	2	38.29
DENDAR	0.57	0.02	1	34.01
OCOTMO	0.50	0.02	1	31.80
MICRCR	0.10	0.03	1	23.35
STERRE	0.21	0.02	1	22.65

1. Índice de importancia.

Cuadro 34A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la tercera agrupación del análisis de conglomerados.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
COUSIM	0.13	0.13	3	45.49
CASESI	0.72	0.06	3	43.66
GUARGL	0.60	0.05	3	38.76
SOROPU	0.31	0.06	3	34.36
NEEAPS	0.59	0.03	2	29.42
FARAOC	0.56	0.03	2	28.74
GUATSP	0.33	0.03	2	23.53
DENDAR	0.57	0.02	1	22.03
OCOTMO	0.50	0.02	1	20.45
MICRCR	0.10	0.03	1	13.55

1. Índice de importancia.

Cuadro 35A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la cuarta agrupación del análisis de conglomerados.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
INGASP	0.60	0.03	3	37.41
CASESI	0.36	0.03	3	29.52
COUSIM	0.06	0.06	3	28.49
GUARGL	0.30	0.02	3	25.27
SOROPU	0.16	0.03	3	22.95
NEEAPS	0.30	0.02	2	20.13
FARAOC	0.28	0.02	2	19.47
GUATSP	0.16	0.02	2	15.53
DENDAR	0.30	0.01	1	15.00
ROLLMI	0.13	0.02	2	14.54
OCOTMO	0.25	0.01	1	13.35
QUARBR	0.02	0.02	2	10.93
STEMDO	0.01	0.02	2	10.70
ARDIPA	0.01	0.02	2	10.60
MICRCR	0.05	0.02	1	9.06
PAULCO	0.03	0.01	1	6.12
TREMMI	0.01	0.01	1	5.46
NECTSP	0.01	0.01	1	5.46

1. Índice de importancia.

Cuadro 36A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la quinta agrupación del análisis de conglomerados.

Espece	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
CASESI	0.31	0.03	3	22.75
COUSIM	0.06	0.06	3	21.05
GUARGL	0.26	0.02	3	19.54
PENTSP	0.26	0.03	2	19.17
SOROPU	0.14	0.03	3	17.20
HELIAP	0.17	0.02	3	16.52
NEEAPS	0.26	0.01	2	15.67
FARAOC	0.24	0.01	2	15.22
INGASP	0.05	0.03	3	14.41
GUATSP	0.14	0.01	2	12.04
DENDAR	0.25	0.01	1	11.70
STEMDO	0.12	0.01	2	11.21
ROLLMI	0.12	0.01	2	11.21
VERNPA	0.11	0.01	2	11.02
PLEULI	0.11	0.01	2	10.86
OCOTMO	0.22	0.01	1	10.74
LACIAG	0.06	0.01	2	9.41
VISMFE	0.02	0.01	2	8.19
QUARBR	0.02	0.01	2	8.03
ARDIPA	0.01	0.01	2	7.84
MICRCR	0.04	0.01	1	6.76
STERRE	0.09	0.01	1	6.73
PAULCO	0.02	0.01	1	4.48
NECTSP	0.01	0.01	1	4.13
TREMMI	0.01	0.01	1	4.13

1. Índice de importancia.

Cuadro 37A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la sexta agrupación del análisis de conglomerados.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
BROSSP	0.51	0.055	7	35.28
PALIGU	0.19	0.083	6	31.01
AMPEHO	0.62	0.028	4	28.08
CASESI	0.25	0.022	3	15.62
COUSIM	0.05	0.044	3	14.70
GUARGL	0.21	0.017	3	13.56
PENTSP	0.21	0.022	2	13.04
SOROPU	0.11	0.022	3	11.93
NEEAPS	0.21	0.011	2	10.68
FARAOC	0.20	0.011	2	10.42
INGASP	0.04	0.022	3	10.12
HELIAP	0.14	0.017	2	10.06
GUATSP	0.12	0.011	2	8.32
DENDAR	0.20	0.005	1	7.80
STEMDO	0.09	0.011	2	7.78
ROLLMI	0.09	0.011	2	7.77
VERNPA	0.09	0.011	2	7.66
PLEULI	0.09	0.011	2	7.53
OCOTMO	0.18	0.005	1	7.14
LACIAG	0.05	0.011	2	6.59
VISMFE	0.02	0.011	2	5.80
QUARBR	0.02	0.011	2	5.70
ARDIPA	0.01	0.011	2	5.57
MICRCR	0.03	0.011	1	4.66
STERRE	0.08	0.005	1	4.52
PAULCO	0.02	0.005	1	3.05
NECTSP	0.01	0.005	1	2.81
TREMMI	0.01	0.005	1	2.81

1. Índice de importancia.

Cuadro 38A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la séptima agrupación del análisis de conglomerados.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
BROSSP	0.44	0.048	7	26.23
HERNDI	0.57	0.038	5	25.10
PALIGU	0.17	0.072	6	23.09
CROTSC	0.28	0.048	6	21.52
AMPEHO	0.54	0.024	4	20.74
VIROSE	0.28	0.029	5	16.95
CASESI	0.22	0.019	3	11.59
COUSIM	0.04	0.038	3	10.92
GUARGL	0.18	0.014	3	9.94
PENTSP	0.18	0.019	2	9.65
PROTSP	0.03	0.024	4	9.32
SOROPU	0.10	0.019	3	8.85
HELIAP	0.12	0.014	3	8.47
NEEAPS	0.18	0.009	2	7.82
FARAOC	0.17	0.009	2	7.62
INGASP	0.04	0.019	3	7.51
GUATSP	0.10	0.009	2	6.08
DENDAR	0.17	0.005	1	5.87
ROLLMI	0.08	0.009	2	5.67
STEMDO	0.08	0.009	2	5.67
VERNPA	0.08	0.009	2	5.59
PLEULI	0.07	0.009	2	5.50
OCOTMO	0.15	0.005	1	5.40
LACIAG	0.04	0.009	2	4.81
VISMFE	0.02	0.009	2	4.23
QUARBR	0.01	0.009	2	4.14
OCHRLA	0.01	0.009	2	4.05
ARDIPA	0.01	0.009	2	4.05
STERRE	0.07	0.005	1	3.46
MICRCR	0.03	0.009	1	3.38
PAULCO	0.02	0.005	1	2.39
NECTSP	0.01	0.005	1	2.21
TREMMI	0.01	0.005	1	2.21

1. Índice de importancia.

Cuadro 39A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la ochava agrupación del análisis de conglomerados.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
POURAS	0.87	0.173	13	46.52
APEIME	0.16	0.144	15	31.72
CARAGU	0.64	0.049	8	23.85
BROSSP	0.38	0.041	7	17.32
HERNDI	0.49	0.033	5	16.79
PALIGU	0.14	0.062	6	14.64
CROTSC	0.24	0.041	6	14.01
AMPEHO	0.46	0.020	4	13.92
VIROSE	0.24	0.025	5	11.27
CASESI	0.19	0.016	3	7.66
COUSIM	0.03	0.033	3	6.87
GUARGL	0.16	0.012	3	6.64
PENTSP	0.16	0.016	2	6.30
PROTSP	0.02	0.020	4	5.96
SOROPU	0.08	0.016	3	5.76
HELIAP	0.10	0.012	3	5.64
NEEAPS	0.15	0.008	2	5.32
FARAOC	0.14	0.008	2	5.17
INGASP	0.03	0.016	3	4.83
GUATSP	0.09	0.008	2	4.09
DENDAR	0.15	0.004	1	3.97
ROLLMI	0.07	0.008	2	3.82
STEMDO	0.07	0.008	2	3.82
VERNPA	0.07	0.008	2	3.77
PLEULI	0.06	0.008	2	3.69
OCOTMO	0.13	0.004	1	3.64
LACIAG	0.04	0.008	2	3.22
VISMFE	0.01	0.008	2	2.80
QUARBR	0.01	0.008	2	2.75
ARDIPA	0.01	0.008	2	2.69
OCHRLA	0.01	0.008	2	2.69
STERRE	0.06	0.004	1	2.28
MICRCR	0.03	0.008	1	2.20
PAULCO	0.01	0.004	1	1.53
NECTSP	0.01	0.004	1	1.42
TREMMI	0.01	0.004	1	1.42

1. Índice de importancia.

Cuadro 40A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas determinadas en la novena agrupación del análisis de conglomerados.

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
PSYCSP	3.60	0.301	20	69.61
CECRIN	1.51	0.218	12	38.27
POURAS	0.84	0.167	13	28.70
APEIME	0.15	0.139	15	21.30
CARAGU	0.62	0.048	8	14.61
BROSSP	0.36	0.040	7	10.93
HERNDI	0.47	0.032	5	10.09
PALIGU	0.14	0.060	6	9.57
CROTSC	0.23	0.040	6	9.02
AMPEHO	0.44	0.020	4	8.29
VIROSE	0.23	0.024	5	7.17
CASESI	0.18	0.016	3	4.82
COUSIM	0.03	0.032	3	4.59
GUARGL	0.15	0.012	3	4.25
PROTSP	0.02	0.020	4	4.24
PENTSP	0.15	0.016	2	3.90
SOROPU	0.08	0.016	3	3.85
HELIAP	0.10	0.012	3	3.73
INGASP	0.03	0.016	3	3.38
NEEAPS	0.15	0.008	2	3.28
FARAOC	0.14	0.008	2	3.21
GUATSP	0.08	0.008	2	2.66
STEMDO	0.07	0.008	2	2.52
ROLLMI	0.07	0.008	2	2.52
VERNPA	0.06	0.008	2	2.49
PLEULI	0.06	0.008	2	2.46
DENDAR	0.14	0.004	1	2.30
LACIAG	0.04	0.008	2	2.21
OCOTMO	0.13	0.004	1	2.14
VISMFE	0.01	0.008	2	2.01
QUARBR	0.01	0.008	2	1.97
ARDIPA	0.01	0.008	2	1.95
OCHRLA	0.01	0.008	2	1.95
MICRCR	0.03	0.008	1	1.47
STERRE	0.05	0.004	1	1.45
PAULCO	0.01	0.004	1	1.07
NECTSP	0.01	0.004	1	1.01
TREMMI	0.01	0.004	1	1.01

1. Índice de importancia.

Cuadro 41A. Cobertura, densidad, frecuencia e índice de importancia de las especies leñosas dominantes que no se asociaron a ninguno de los grupos determinados en el análisis de conglomerados (*).

Especie	Cobertura	Densidad	Frecuencia	(I.i) ¹
COLUOV	2.43	1.78	7	22.87
MICOSP	2.99	1.08	25	20.98
PENTMA	1.47	0.49	24	12.13
GOETMI	0.50	0.42	15	7.78

1. Índice de importancia.

(*) Los valores son referentes a toda el área (30 parcelas en los cinco estratos en estudio).