Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
Subdirección General Adjunta de Enseñanza
Programa de Estudios de Postgrado

Evaluación del efecto del sitio en la productividad de las poblaciones de dos especies dominantes en un bosque tropical de la tercera fase de la sucesión secundaria en Costa Rica

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

MAGISTER SCIENTIAE

Bernal Herrera Fernández

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
Turrialba, Costa Rica.
Enero de 1996.

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

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:

José Joaquín Campos, Ph. D.
Profesor Consejero

Bryan Finegan, Ph. D.
Miembro Comité Asesor

Alfredo Alvarado, Ph. D.
Miembro Comité Asesor

William Vásquez, M. Sc.
Miembro Comité Asesor

Juan A. Aguirre, Ph. D.
Jefe, Area de Posgrado

Pedro Ferreira, Ph. D.
Director, Programa de Enseñanza

Bernal Herrera Fernández
Candidato

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. José Joaquín Campos, quien fungió como asesor principal en la presente investigación: por su amistad, confianza y apoyo brindados durante los veinticuatro meses de estudios en el Centro.

Al Dr. Bryan Finegan, por fomentar en mi persona el interés en la investigación en bosques secundarios tropicales y por sus valiosos aportes al documento.

Al Dr. Alfredo Alvarado, por el interés mostrado en el trabajo, así como por sus valiosos aportes en la comprensión de las relaciones suelo - planta.

Al M.Sc. William Vásquez, por sus pertinentes comentarios al documento.

A Jonnhy Pérez por su colaboración en los análisis estadísticos.

A Vicente Herra, por su invaluble ayuda en el trabajo de campo.

A las señoras Lidiette Marín y Grace Sánchez por su disposición e interés.

A Lorena Orozco por su valiosa colaboración en la edición del documento.

A mi profesora de pregrado M.Sc. Adelaida Chaverri, por su confianza y amistad.

A mis compañeros Violeta Colán, Fernando Sáenz, Jorge Miranda, Mario Sánchez, Henry Saravia, Juan José Rodríguez y Juventino Gálvez: por su valiosa amistad.

A todas aquellas personas que directa o indirectamente intervinieron en el proceso de investigación, a todos ellos gracias.

A la Agencia Internacional para el Desarrollo (AID) de los Estados Unidos de América por financiar mis estudios en este centro de investigación.

Al Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (CATIE/COSUDE), por el apoyo logístico brindado para que el trabajo de campo fuera posible.

Al Banco de Semillas del CATIE por apoyar la recolección de muestras foliares gracias al trabajo del Sr. Gerardo Barquero.

Al World Wildlife Fund (WWF), en representación del M.Sc. Miguel Cifuentes, por el apoyo financiero brindado para los análisis de laboratorio de las muestras foliares.

A mi madre, por la esperanza

A María, por la voluntad

A Carlos, por la paciencia

A Jorge Luis, por el ejemplo

HERRERA FERNANDEZ, B. 1996. Evaluación del efecto del sitio en la productividad de las poblaciones de dos especies dominantes en un bosque tropical de la tercera fase de la sucesión secundaria en Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 152 p.

Palabras clave: bosque tropical, bosque secundario, *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora*, calidad de sitio, sucesión, suelos forestales, producción potencial, análisis estadístico, Costa Rica

RESUMEN

El objetivo fundamental de esta investigación fue evaluar el efecto de la variación del sitio en la productividad de un bosque secundario de aproximadamente 28 años de edad, con una extensión de 32,5 ha, en el Area Experimental del CATIE denominada Finca El Cerro, ubicada en Florencia de San Carlos, Costa Rica.

Se instalaron en el campo un total de 36 parcelas temporales de 400 m² (20 m x 20 m) en las cuales se tomaron muestras de suelo a dos profundidades (0-12 cm y 12-30 cm). De estas se determinaron los análisis químico completo, azufre, boro, materia orgánica y textura. En el bosque se levantó información sobre el grado de pendiente y la posición de la parcela respecto a esta, el diámetro a la altura del pecho (dap), forma de copa y clase de iluminación según las metodologías de Dawkins y Hutchinson respectivamente, de todos los árboles mayores a 10 cm. En el caso de los individuos de especies comerciales se les midió además la altura total.

Se estimó la altura dominante, definida como el promedio de los 100 árboles más altos por ha (i.e. 4 árboles en 400 m²) para las especies *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*, la altura media para estas especies, el área basal para las especies comerciales y no comericales y para el total de la parcela. Para ambas especies se recolectaron muestras de hojas de árboles dominantes con el objeto de cuantificar el contenido de nutrientes.

De las 36 parcelas evaluadas, en 24 fue posible estimar la altura dominante de *V. ferruginea* y en 13 la de *C. alliodora* (solamente en una de las parcelas, fue posible encontrar 4 árboles de cada una de las especies). Para *V. ferruginea* el coeficiente de variación de la altura dominante dentro de las parcelas osciló entre 5,9 y 17,5%, mientras que los análogos para *C. alliodora* oscilaron entre 5,5 y 17,6%. Esta baja variabilidad estadística asegura que los árboles dominantes representan condiciones homogéneas dentro de parcelas en cuanto a la capacidad productiva del sitio. Se encontró que un 10% de los árboles dominantes de ambas especies presentaron condiciones de iluminación deficiente, lo que puede conducir a una subestimación de la altura dominante.

La altura dominante de *V. ferruginea* (no así la de *C. alliodora*) presentó correlaciones significativas con el diámetro a la altura del pecho (57,7%), con la altura total (87,3%), con el área basal de todas las especies encontradas en la parcela (78,9%) y con su propia área basal (51,1%).

Las condiciones edáficas del bosque indicaron una deficiencia de calcio entre los 12 y 30 cm de profundidad, bajos contenidos de potasio en ambas profundidades, un pH menor a 5,5, el aluminio disponible se encontró en niveles medios, la concentración de fósforo fue menor a 12,04 ppm y las concentaciones de manganeso, cobre y hierro se encontraron en niveles considerados altos para cultivos agrícolas. Por su parte, los contenidos de magnesio, azufre, zinc y boro se encontraron en niveles considerados adecuados.

Se detectaron diferencias significativas ($0,05 < p < 0,1$) entre las condiciones edáficas y topográficas donde las poblaciones de *V. ferruginea* y *C. alliodora* se desarrollan. La primera especie, en contraposición con *C. alliodora*, se encontró en sitios con mayor pendiente, mayor contenido de aluminio intercambiable, menores concentraciones de bases, cobre y azufre, combinado con sitios donde los porcentajes de arcilla sean mayores.

Las variables edáficas que se correlacionaron con la altura dominante de *V. ferruginea* fueron las concentraciones entre 0 y 12 cm de fósforo (-59,1%), hierro (-58,3%), cobre (46,7%), manganeso en las dos profundidades (43,7% y 38,5%), magnesio (34,6%) y azufre (-40,2%). El porcentaje de arcilla en ambas profundidades presentó un coficiente de correlación de -61,3% (0-12cm) y -35,5% (12-30cm), mientras que el porcentaje de materia orgánica (0-12 cm) presentó un coeficiente de -47,2%. Para *C. alliodora* debido posiblemente al bajo número de observaciones (13), no se encontraron correlaciones estadísticamente significativas entre la altura dominante y las variables cuantificadas.

El modelo de regresión múltiple ajustado para *V. ferruginea*, utilizando cuatro árboles por parcela y aplicando el método hacia adelante (Forward) fue el siguiente:

$$\textbf{Altura dominante (m)} = 53,9 - 1,25\ P_{0\text{-}12} + 0,038 Mn_{0\text{-}12} - 2,02\ \%Mat.\ org._{0\text{-}12} - 0,29\ \%\ Arcilla_{0\text{-}12},$$

con un coeficiente de determinación (R^2) igual a 79,5% y un error estándar de 1,8 metros.

Adicionalmente se ajustó un modelo utilizando solamente dos árboles dominantes con (iluminación 1 y 2). Las variables que participaron en el modelo fueron las mismas encontrados en el modelo anterior, con excepción del contenido de fósforo. Se obtuvo un R^2 igual a 74,4% y un error estándar de 1,2 m.

Apoyándose en las correlaciones entre las reservas de nutrientes en el suelo y los respectivos contenidos foliares puede señalarse que *V. ferruginea*, especie acumuladora de aluminio en las hojas, requiere muy bajas concentraciones de fósforo, lo que posiblemente se deba a su capacidad de absorber fosfatos en presencia de aluminio. Además esta especie requiere bajos porcentajes de materia orgánica y como cualquier otra especie se desarrolla mejor en suelos francos. Adicionalmente, esta especie es capaz de tolerar concentraciones altas de manganeso en el suelo, acumulándolo en las hojas y evitando que interfiera en su crecimiento.

Existen dos restricciones en el uso de los resultados que son el bajo número de observaciones (por lo que las relaciones encontradas deben ser estudiadas con mayor detalle en un mayor número de sitios) y que la edad del bosque no es exacta sino que puede oscilar en un rango no muy amplio, pero desconocido.

HERRERA, FERNANDEZ, B. 1996. Evaluation of the effect of the site in the productivity of two dominant species' populations in a tropical forest in the third stage of secondary succession in Costa Rica. Thesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 152 p.

Key words: tropical rain forest, secondary forest, *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora*, site quality, succession, forest soils, productivity, statistical analysis, Costa Rica

ABSTRACT

The fundamental objective of this study was to evaluate the effect of the site in the productivity of a 28 year old secondary forest, with an extension of 32.5 hectares, in the CATIE experimental site called "El Cerro," located in Florencia de San Carlos, Costa Rica.

A total of 36 temporary plots of 400 square meters (20 m x 20 m) were installed, in which soil samples from two different depths (0-12 cm and 12-30cm) were taken. A complete chemical analysis, sulfur, boron, organic mater and texture were performed. In the forest, information was gathered on the slope and its respective plot position, diameter at breast height (dbh), crown form and light class according to the Dawkins methodology for each tree greater than 10 cm. In the case of commercial species, the total height was measured as well.

Estimations were made of the dominant height, defined as the average of the 100 tallest trees per hectare (i.e. 4 trees per 400 m^2) for the species *Vochysia ferruginea* and *Cordia alliodora*, the average height for these species, the basal area for commercial and non-commercial species and for the entire plot. For both species, leaf samples from dominant trees were collected to quantify the nutrient content.

Of the 36 plots evaluated, in 24 it was possible to estimate the dominant height of *V. ferruginea* and in 13 that of *C. alliodora* (only in one of the plots it was possible to find four trees of each species). For *V. ferruginea* the coefficient of variation of the dominant height within the plots oscillated between 5.9 and 17.5%, while the same coefficient for *C. alliodora* oscillated between 5.5 and 17.6%. This low statistical variability assures that the dominant trees represent homogeneous conditions within the plots with respect to the productive site capacity and phytosanitary state. Of the dominant trees of both species 10% were found to be light deficient, which could indicate a subestimation of the dominant height.

The dominant height of *V. ferruginea* (not that of *C. alliodora*) was significantly correlated with the diameter at breast height (57.7%), with its own total height (87.3%), with the basal area of all species found in the plots (78.9%) and with its own basal area (51.1%).

The edaphic conditions of the secondary forest indicated a calcium deficiency between a depth of 12 and 30 cm, low potassium content at both depths, a pH less than 5.5, an average level of available aluminum, a concentration of phosphate less than 12.04 ppm, and a concentration of magnesium, copper and iron toxic for agricultural crops. On the other hand, the magnesium, sulfur, zinc, and boron content were found to be adequate.

Significant differences ($0.05 < p < 0.01$) were found between the edaphic and topographic conditions where the *V. ferruginea* and *C. alliodora* populations were found. The former species, versus *C. alliodora*, it found in soils with greater slope, a greater amount of interchangeable aluminum, less bases concentrations, copper and sulfur, and sites where the percentage of clay is greater.

The edaphic variables which were correlated with the dominant height of *V. ferruginea* were concentrations between 0 and 12 cm of phosphorus (-59.1%), iron (-58.3%), copper (46.7%), manganese at two depths (43.7% and 38.5%), magnesium (34.6%) and sulfur (-40.2%). The percentage of clay showed a correlation coefficient of -61.3% (0-12 cm) and -35.5% (12-30 cm), while the percentage of organic mater (0-12 cm) indicated a coefficient of -47.2%.

Given probably the low number of observations (13) for *C. alliodora*, statistically significant correlations were not found between the dominant height and the quantified variables.

The adjusted multiple regression model for *V. ferruginea*, using four trees per plot and applying the Stepwise regression analysis (Forward method) used is as follows:

$$\textbf{Dominant height (m)} = 53.9 - 1.25\ P_{0\text{-}12} + 0.038\ Mn_{0\text{-}12} - 2.02\ \%\ Org.\ Mat._{0\text{-}12} - 0.29\ \%Clay_{0\text{-}12},$$

with a coefficient of determination (R^2) equal to 79.5% and a standard error of 1.8 meters.

Additionally, a model was fit using only two dominant trees (light class 1 and 2). The variables used in the model were the same as those found in the previous model, with the exception of the concentration of phosphorus. An R^2 value of 74.4% and a standard error or 1.2 m were found.

Supporting correlations between the soil nutrient reserve and its respective foliar content preliminarily confirm that *V. ferruginea*, a species which accumulates aluminum in its leaves, requires very low concentrates of phosphorus, which possibly is due to its capacity to absorb phosphates in the presence of aluminum; low percentages of organic mater, and like any other species, grows better in clay-loam soils. In addition, this species is capable of tolerating high concentrations of manganese in the soil, its accumulation in the leaves, without affecting its growth.

The results are affected by two limitations. the low number of observations (as a result, those relations found should be studied in greater detail in a larger number of sites) and the stand age, varies within a narrow, yet unknown range.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS ii

RESUMEN iv

ABSTRACT vi

CONTENIDO ix

LISTA DE CUADROS xiii

LISTA DE FIGURAS xv

LISTA DE ANEXOS xvi

1 INTRODUCCION 1

1 1 Potencial de manejo de los bosques secundarios 1

1 2 Estado del conocimiento en bosques secundarios 2

1 3 Determinación de la capacidad productiva del sitio 2

1.4 Hipótesis de trabajo y objetivos de la investigación 3

2 REVISION DE LITERATURA 5

2.1 Sucesión secundaria 5

2.1 1 Definición de bosque tropical secundario 5

2.1.2 Dinámica de la sucesión 5

2.1.3 Factores que afectan la sucesión 7

2.2 Calidad de sitio: definición, importancia y métodos para su evaluación 11

2.2.1 Definición de calidad de sitio y su importancia en el manejo forestal 11

2.2.2 Métodos de evaluación de la calidad de sitio en rodales coetáneos 13

2.2.2.1 Métodos directos 14

2.2.2.2 Métodos indirectos 18

2.2.3 Estimación de la calidad de sitio a partir de factores climáticos, topográficos y edáficos 19

2.2.3.1 Evaluación a partir del clima 20

2.2.3.2 Evaluación a partir de factores topográficos y edáficos 21

2.2.4 Interacción entre los factores del sitio 31

2.3 Diagnóstico del estado nutricional de las plantas mediante el análisis foliar 38

2.3.1 Principios e importancia 38

2.3.2 Factores que afectan el muestreo de las hojas 40

3 METODOLOGIA 43

3.1 Descripción del área de estudio 43

3.1.1 Ubicación 43

3.1.2 Condiciones biofísicas 43

3.1.2.1 Clima 43

3.1.2.2 Suelos y topografía 44

3.1.2.3 Vegetación 46

3.2 Diseño del muestreo para el levantamiento de información 47

3.2.1 Tamaño de la unidad de muestreo 47

3.2.2 Número de unidades de muestreo, intensidad y distribución en el campo 48

3.3 Levantamiento de la información de campo 49

3.3.1 Estructura y composición florística en cada unidad de muestreo 49

3.3.2 Estudio de fertilidad de suelos 50

3.3.3 Muestreo foliar 51

3.4 Análisis del contenido de nutrientes del suelo y follaje 52

3.4.1 Suelo 52

3.4.2 Foliar 53

3.5 Análisis de datos de campo 54

3.5.1 Caracterización general del bosque 54

3.5.2 Caracterización de la variabilidad edáfica y topográfica del sitio 55

3.5.3 Diferenciación de nichos de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora* 57

3.5.4 Efecto de la variación edáfica y topográfica sobre la productividad de las especies de interés 57

4 RESULTADOS Y DISCUSION 59

4.1 Caracterización general del sitio 59

4.1.1 Estructura y composición florística 59

4.1.1.1 La altura dominante como posible indicador de la capacidad productiva del sitio 66

4.1.1.2 Asociación de la altura dominante con otras variables dasométricas 71

4.1.2 Caracterización de la variación edáfica y topográfica 75

4.1.2.1 Fertilidad de los suelos 76

4.1.2.2 Variabilidad edáfica y topográfica 82

4.2 Diferenciación de nichos de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora* 87

4.2.1 Abundancia de las especies en los sitios de estudio 87

4.2.2 Diferencias en los requerimientos edáficos y topográficos entre las especies de interés 87

4.3 Efecto de la variación edáfica y topográfica sobre la productividad de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora* 94

4.3.1 Efecto sobre *Cordia alliodora* 94

4.3.1.1 Caracterización del estado nutricional 94

4.3.1.2 Asociación entre las reservas de nutrientes en el suelo y el contenido de nutrientes foliares 97

4.3.1.3 Asociación entre la productividad y las reservas de nutrientes en el suelo 97

4.3.2 Efecto sobre *Vochysia ferruginea* 99

4.3.2.1 Caracterización del estado nutricional 99

4.3.2.2 Asociación entre las reservas de nutrientes en el suelo y el contenido de nutrientes foliares 101

4.3.2.3 Asociación entre la altura dominante y las reservas de nutrientes en el suelo 105

4.3.2.4 Construcción de modelos de regresión múltiple para la predicción de la productividad 109

5 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES 123

6 BIBLIOGRAFIA 128

ANEXO 140

LISTA DE CUADROS

1. Niveles críticos para las propiedades químicas empleados en la interpretación de análisis de suelos en cultivos agrícolas. Tomado y adaptado de Bertsch (1987). 56

2. Número de árboles y área basal para las especies de mayor ocurrencia en el bosque de la finca El Cerro para el conjunto de árboles con dap ≥ 10 cm, en 36 parcelas estudiadas. Entre paréntesis se encuentra el mínimo y el máximo , respectivamente, de la variable evaluada. 59

3. Diámetro a la altura del pecho (dap), altura total (alt tot) promedios, para todas las especies, *V. ferruginea* y *C. alliodora*; con sus respectivos rangos (valores mínimos y máximos), coeficientes de variación (CV%) e incrementos medios anuales (IMA) para individuos con dap ≥ a 10 cm. 61

4. Comparación de promedios entre parcelas sometidas a raleo y parcelas no raleadas del diámetro a la altura del pecho, altura dominante, altura total de la especie individual, área basal de todas las especies y la correspondiente a la especie individual para individuos ≥ 10 cm dap. Letras iguales en una misma fila significan que no hay diferencias estadísticamente significativas al 5%. 63

5. Altura dominante (cuatro árboles más altos por parcela) y su respectivo coeficiente de variación para la especie *Vochysia ferruginea*. 67

6. Altura dominante (cuatro árboles más altos por parcela) y su respectivo coeficiente de variación para la especie *Cordia alliodora*. 68

7. Número de árboles y su respectivo porcentaje por especie, respecto a la clase de iluminación y forma de copa según la clasificación de Hutchinson y Dawkins, respectivamente, para el total de los árboles dominantes (cuatro por sitio). 70

8. Coeficientes de correlación (%) entre la altura dominante de las especies *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*, y el diámetro a la altura del pecho (dap), altura total de la especie individual y áreas basales de cada una de las especies de interés y del total de especies encontradas 73

9. Valores propios y varianza acumulada de los componentes principales (CP) que explican la mayor proporción de la variación edáfica y topográfica de todos los sitios, así como los asociados con *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*. 83

10. Variables que aportan la mayor contribucion a la varianza de los componentes principales que explican alrededor del 50% de la variación edáfico-topográfica 84

11. Resultados de la prueba Mann-Withney (mediana y la probabilidad de encontrar diferencias) para las propiedades del suelo en sitios asociados con *V. ferruginea* y *C. alliodora* (sitios donde la especie es dominante) cuyas distribuciones son estadísticamente diferentes. 91

12. Comparación de medias (Mann-Withney, mediana y la probabilidad de encontrar diferencias) entre los contenidos de nutrientes foliares de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora* 93

13. Contenidos foliares promedio, con su respectivo máximo, mínimo y coeficiente de variación encontrados en este estudio y niveles críticos reportados por la literatura en plantaciones jóvenes de *C. alliodora*. 96

14. Coeficientes de correlación entre los contenidos de nutrientes del suelo en los primeros 12 cm de profundidad y los contenidos de nutrientes foliares para *Cordia allliodora*. 98

15. Contenidos foliares promedio, con su respectivo máximo, mínimo y coeficiente de variación encontrados en este estudio y contendios totales reportados para *V. ferruginea*. 100

16. Coeficientes de correlación entre los contenidos de nutrientes del suelo en los primeros 12 cm de profundidad y los contenidos de nutrientes foliares para *Vochysia ferruginea*. 102

17. Coeficientes de correlación (r %) y su respectiva significancia estadística entre la altura dominante y variables del suelo para sitios donde domina la especie *Vochysia ferruginea*. 106

18. Análisis de varianza para el modelo 4.1 de estimación de la altura dominante para la especie *Vochysia ferruginea* a partir de cuatro variables edáficas. 112

19. Análisis de varianza para el modelo 4.2 de estimación de la altura dominante para la especie *Vochysia ferruguinea* a partir de tres variables edáficas. 118

20. Asociación de las variables incluídas en los modelos 4.1 y 4.2 (coeficientes de correlación y significancia estadística) para la estimación de la altura dominante de la especie *Vochysia ferruginea* y otras variables ambientales cuantificadas en este estudio. 122

LISTA DE FIGURAS

1. Principales componentes de la variación total en la capacidad productiva de un bosque en la tercera fase de la sucesión secundaria (Adaptado de Campos 1989). 26

2. Distribución acumulada del número de árboles por clase de altura total para las especies *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*. El cuadro que acompaña la figura reporta el número de árboles absoluto por clase de altura. 65

3. Distribución del porcentaje de todos los sitios según el nivel en que se encuentren los nutrientes relacionados con el estatus de alcalinidad. Categorías según Bertsch (1987, Cuadro 1) 78

4. Distribución del porcentaje de todos los sitios según el nivel en que se encuentren los nutrientesy condiciones relacionados con el estatus de acidezy contenido de fósforo en el suelo. Categorías según Bertsch (1987, Cuadro 1). 79

5. Distribución del porcentaje de todos los sitios según el nivel en que se encuentren los nutrientes relacionados con el estatus de elementos menores y el porcentaje de materia orgánica en el suelo. Categorías según Bertsch (1987, Cuadro 1). 81

6. Abundancia de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora* en cada una de las 36 parcelas estudiadas. 88

7. Distribución del porcentaje de los sitios, según el nivel en que se encuentra la acidez intercambiable (ppm) en los primeros 12 cm de suelo y para cada una de las especies de interés. Categorías según Bertsch (1987) (Cuadro 1). 89

8. Coeficiente de determinación (R^2) y su desviación estándar en la estimación de la altura dominante conforme se incrementan las variables edáficas y topográficas en el modelos de regresión para *V. ferruginea*. 110

9. Valores predichos a partir de cuatro variables edáficas (modelo 4.1) y valores observados para la altura dominante en 24 sitios de *Vochysia ferruginea*. 115

10. Porcentajes de la variación total en la altura dominante de *V. ferruginea* que es posible explicar con el modelo 4.1 116

11. Valores predichos a partir de tres variables edáficas (modelo 4.2) y valores observados para la altura dominante en 24 sitios de *Vochysia ferruginea*. 119

12. Porcentajes de la variación total en la altura dominante de *V. ferruginea* que es posible explicar con el modelo 4.2. 120

LISTA DE ANEXOS

1. Especies encontradas en las 36 parcelas instaladas en el bosque. 140

2. a. Variables edáficas y topográficas con su respectivo promedio, máximo, mínimo y coeficiente de variación para los sitios asociados con *Vochysia ferruginea* 142

   b. Variables edáficas y topográficas con su respectivo promedio, máximo, mínimo y coeficiente de variación para los sitios asociados con *Cordia alliodora*. 144

3. Ubicación de parcelas en el área de estudio. 146

4. Relación entre la altura dominante de *Vochysia ferruginea* y las variables del suelo que resultaron con una correlación estadísticamente significativas con esta variable. 147

5. Coeficientes de correlación (r%) (p>10%) entre las variables del suelo que correlacionaron con la altura dominante de *V. ferruginea* y otras variables edáficas. 152

1. INTRODUCCION

1.1 Potencial de manejo de los bosques secundarios

Dado el proceso acelerado que ha vivido Costa Rica en los últimos 45 años, en la actualidad el relicto de bosque de producción primario existente, intervenidos y no intervenidos, oscila entre 192 000 y 218 000 ha (Tosi 1992; DGF 1992; citados por Stewart 1994). Muy probable, para finales de siglo todo el bosque primario de las tierras bajas, excepto el de las áreas protegidas, habrá sido perturbado o destruído (Leonard 1986; citado por Finegan 1992b).

Para el año 1992, el país contaba con al menos 420 000 ha de vegetación secundaria (Tosi 1992; citado por Stewart 1994) las cuales representan indudablemente un potencial productivo importante, que mediante el manejo adecuado puede mitigar la carencia de productos del bosque, cumplir algunas de las funciones ecológicas del bosque primario, tales como protección de nacientes de agua, mantenimiento de la biodiversidad de flora y fauna, protección contra la erosión, mantenimiento de fertilidad natural, entre otros. Estas funciones, no son incompatibles con los objetivos que persigue el manejo forestal (Finegan 1992b).

En la Región Huetar Norte de Costa Rica existen por lo menos 15 000 ha de bosque secundario, con un volumen utilizable para árboles con diámetro a la altura del pecho superior a 30 cm que se calcula en 0,587 millones de metros cúbicos (COSEFORMA 1994).

En los bosques secundarios neotropicales, pueden encontrarse especies heliófitas durables a lo largo de la región, como lo son *Didymopanax morototoni*, *Jacaranda copaia*, *Laetia procera*, *Simarouba amara* y los géneros *Casearia*, *Cordia*, *Pourouma*, *Rollinia*, *Spondias*, *Vochysia*, *Stryphnodendron* e *Inga*. La madera de muchas de estas especies es

posible comecializarla en el mercado o presenta características que las hacen apropiadas para un ámbito de productos finales, aunque actualmente algunas no se comercialicen (Finegan 1992b).

Dadas las características señaladas anteriormente, se hace imperativo la búsqueda de nuevas opciones de manejo forestal sostenible que ayuden, tanto a satisfacer la demanda de productos del bosque, así como a cumplir con la conservación del medio ambiente (Fournier 1989). Es bajo este concepto que se debería enmarcar el manejo de los bosques secundarios de las tierras bajas del país.

1.2 Estado del conocimiento en bosques secundarios

La investigación en este tipo de bosque es relativamente reciente en el país, por lo que la necesidad de trabajos que ayuden a comprender mejor la relación entre productividad y conservación son de gran trascendencia para los sectores forestal y social nacionales.

Las investigaciones se han dirigido principalmente en cuatro grandes corrientes: caracterización de grupos ecológicos (heliófitas efímeras, heliófitas durables, esciófitas), dinámica de los bosques, factores que afectan la sucesión secundaria (fertilidad del sustrato, uso anterior y fuente de semilla, entre otros) y manejo sostenible de estos ecosistemas (tratamientos silviculturales y aprovechamiento) (Finegan 1992b).

1.3 Determinación de la capacidad productiva del sitio

Uno de los pasos principales para proponer un manejo forestal sostenible, es la determinación de la capacidad de las tierras para producir un tipo de vegetación dadas ciertas condiciones ambientales particulares. Esto se conoce como "calidad de sitio" (Carmean, 1975). El estudio de la calidad de sitio y la clasificación de los sitios de acuerdo a su potencial productivo permitirá en un futuro estimar el crecimiento y

rendimiento; así como los factores que lo determinan; planificar y ejecutar otros trabajos de investigación (por ejemplo ensayos de regímenes de raleo), y programar y ejecutar trabajos de mantenimiento del rodal (por ejemplo limpiezas, raleos, etc.) (Vincent 1980).

Los estudios para la determinación de la calidad de sitio a partir de factores edáficos y topográficos se han concentrado, tanto en el trópico como en otras latitudes, en plantaciones forestales. En lo que se refiere a bosques secundarios las investigaciones al respecto son hasta la fecha prácticamente inexistentes.

Es así como de la convergencia entre estos dos conceptos, calidad de sitio y dinámica de la sucesión secundaria en bosques húmedos tropicales coetáneos, es posible generar objetivos e hipótesis que serviran como base para futuros estudios, de tal forma que contribuyan al manejo sostenible de los bosques secundarios nacionales; y generar principios generales para el manejo e investigación en los bosques de otros países con condiciones ecológicas similares.

1.4 Hipótesis de trabajo y objetivos de la investigación

Para la presente investigación se plantea como hipótesis nula:

"La productividad[1] de las especies dominantes del bosque depende de la variación ambiental (edáfica y topográfica) que se presenta en el área de estudio".

---

[1]En el presente documento el término "productividad" se empleará tal y como ha sido desarrollado en estudios similares en plantaciones forestales y no como es utilizado normalmente en la ciencia ecológica

1.4.1 Objetivo general

1.4.1.1 Evaluar el efecto de la variación del sitio en la productividad de las poblaciones de las dos especies dominantes (*Cordia alliodora* y *Vochysia ferruginea*) en un bosque secundario en la tercera etapa de la sucesión.

1.4.2 Objetivos específicos

1.4.2.1 Caracterizar la variación en la productividad de las poblaciones de las especies *Cordia alliodora* y *Vochysia ferruginea* mediante características productivas tales como: altura dominante, altura media y área basal.

1.4.2.2 Caracterizar la variación ambiental (edáfica y topográfica) en el área de estudio.

1.4.2.3 Evaluar la relación entre la variación ambiental del sitio y la variación en la productividad de las especies dominantes del bosque, con el fin de determinar la característica cuantitativa que mejor represente la calidad de sitio del bosque.

1.4.2.4 Esbozar unos principios metodológicos generales para estudios de calidad de sitio en bosques neotropicales en la tercera etapa de la sucesión secundaria.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Sucesión secundaria

2.1.1 Definición de bosque tropical secundario

El proceso ecológico de sucesión secundaria se entiende como aquel proceso ecológico en el cual se presentan un gran número de cambios en el tiempo tanto en la vegetación, así como en la fauna, lo que conlleva a modificaciones en el suelo y el microclima; producto de la intervención humana o fenómenos naturales (Budowski 1963; Spurr 1964; Fournier y Herrera 1977; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1981; Babbar y Ewel 1989; Brown y Lugo 1990).

El bosque tropical secundario es definido como aquel tipo de bosque que coloniza y se desarrolla en áreas donde la vegetación forestal ha sido destruida completamente, ya sea por procesos naturales o actividades humanas, y que por la extensión del área afectada, la regeneración autogénica producto de la vegetación forestal circundante es mínima (Sips 1993).

2.1.2 Dinámica de la sucesión

El proceso de la sucesión secundaria, después de tala-rasas o en tierras agrícolas abandonadas no degradadas y con una fuente de semillas adecuada, puede describirse en tres etapas, según el siguiente modelo desarrollado por Finegan y Sabogal (1988) y Finegan (1992b).

Primera etapa: durante los primeros meses después del abandono, el sitio es colonizado por especies pioneras herbáceas y arbustivas (por ejemplo especies de la familia Solanaceae: Guillén 1993) que forman una comunidad baja que

puede ocuparlo hasta dos o tres años (Finegan 1992b) Con frecuencia las especies heliófitas efímeras se establecen rápidamente durante esta fase y las especies durables y esciófitas también pueden iniciar su establecimiento (Finegan 1992b).

Segunda etapa: En el transcurso de esta fase seral, las heliófitas efímeras forman una comunidad de muy baja riqueza florística y dominada por una o pocas especies; tales como los géneros del trópico americano *Ochroma spp*, *Cecropia spp*, *Inga spp.* y *Trema spp.* (Budowski 1965; Finegan y Sabogal 1988; Sips 1993). Estas especies son por lo general consideradas como especies sin valor comercial, crecen rápidamente llegando a formar un dosel cerrado y eliminando por sombreamiento las especies herbáceas y arbustivas de la primera etapa.

Durante esta fase se establecen las heliófitas durables aunque también pueden hacerlo poco tiempo después del abandono (dos años o menos), creciendo bajo la sombra de las heliófitas efímeras (Finegan 1993b).

En un estudio realizado por Guillén (1993) en la Zona Norte de Costa Rica, se encontró que las especies más comunes -en términos de latizales y brinzales-, en bosques de 3 a 5 años de edad fueron *Vochysia ferruginea, Laetia procera, Goethalsia meiantha*; mientras que para la población igual o mayor a 10 cm de diámetro a la altura del pecho (dap) las especies arbóreas más abundantes fueron *Laetia procera, Cordia bicolor, Stryphnodendron excelsum. Simaruba amara, Tapirira guianensis, Inga thibaudiana* y *Trema micrantha*.

Esta etapa puede durar entre unos diez años (Finegan y Sabogal 1988) a tal vez veinte (Sarrailh *et al* 1990, citados por Finegan 1993b). Culmina con la decadencia de la población de heliófitas efímeras, dado que estas especies no son capaces de regenerarse bajo su propia sombra (Finegan 1993b).

Tercera etapa: durante esta fase, las especies heliófitas durables crecen rápidamente después de la desaparición de las especies efímeras. Dominan el bosque hasta la decadencia de sus mismas poblaciones siendo sustituidas por las especies esciófitas (Finegan 1992b; Finegan 1993b).

Guillén (1993) en un bosque secundario de 25 años de edad aproximadamente, ubicado en Florencia de San Carlos, el cual es el objeto del presente estudio, encontró que la población de fustales de la especie *Vochysia ferruginea* domina en la mayor parte del bosque, seguida de *Cordia alliodora* y *Vernonia trifusculosa*, la cual no tiene uso comercial.

Dada la intolerancia a la sombra de las especies heliófitas, dominantes en las primeras etapas de la sucesión, y la escasez de las aperturas del dosel hasta un momento muy avanzado de la tercera fase, ninguna de las especies de estos grupos se regenera continuamente en un bosque sucesional, sino que todas se desarrollan como una población aproximadamente coetánea (Finegan 1992b).

2.1.3 Factores que afectan la sucesión

Dentro de los factores que afectan el proceso continuo de la sucesión secundaria pueden citarse (Fournier y Herrera 1977; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1981; Finegan 1992b):

i. la fertilidad del substrato,

ii. el uso anterior del sitio (actividad, período e intensidad de uso),

iii. la distribución de fuentes de semillas y las estrategias de diseminación de las mismas,

iv. Las características intrínsecas de las especies, como por ejemplo, la duración del ciclo de crecimiento y la eficiencia fotosintética.

La tala y quema del bosque original comúnmente conduce a un incremento en el pH del suelo y de elementos químicos importantes en el crecimiento vegetal, tales como nitrógeno, fósforo y potasio. Sánchez *et al* (1983) en la selva baja del Perú, en un suelo Typic Paleudult, encontraron que luego de la corta y quema de un bosque secundario de 17 años de edad -que poco tiempo después fue plantado con cultivos agrícolas-, el pH así como los niveles de nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio en el suelo, se incrementaron. Sin embargo, seis meses después fue notable la disminución de los niveles de nitrógeno y potasio, así como las deficiencias en el suelo de azufre, cobre y boro. Por su parte, el fósforo y el magnesio no presentaron cambios dos años después de la quema.

Lo anterior sugiere que el efecto producido por la quema de la vegetación (disminución de la acidez y la liberación de nutrientes), puede ser de corto plazo, y, si el terreno es utilizado en agricultura intensiva -sin fertilización- puede llevar a un rápido deterioro del sitio (Jordan 1985).

En casos de substratos infértiles, la vegetación secundaria se caracteriza por una alta eficiencia en la utilización de los nutrientes, una baja fijación cinética de los mismos, crecimiento lento; lo cual conduce a que se expresen mecanismos, -producto de adaptaciones a tales condiciones-, para obtener en una forma eficiente los de por sí ya escasos nutrimientos (Jordan 1985).

Por el contrario, si en el terreno abandonado se establece un bosque secundario sin limitaciones fuertes para su desarrollo (por ejemplo carencia de fuentes de semilla, o suelos muy degradados) (Finegan 1993b), puede existir un mejoramiento de las condiciones edáficas, sobretodo en el primer horizonte del suelo (Nye y Greenland 1960). No obstante, estos cambios en las propiedades edáficas serán más evidentes en suelos inicialmente infértiles. Aweto (1981) en un estudio realizado en Nigeria, comparó estados sucesionales de uno, tres, siete y diez años de abandono con un bosque "maduro". Los

resultados indican, en la vegetación con diez años de abandono, un incremento (en los primeros 10 cm de profundidad) de la materia orgánica respecto al total de la misma en el bosque maduro, con un simultáneo aumento del nitrógeno y fósforo; sin encontrar cambios importantes en el pH entre las etapas sucesionales y el bosque maduro.

Dentro de los factores que afectan la regeneración natural después del abandono, la relación de la fertilidad del suelo con el tipo y la intensidad de la actividad que se haya desarrollado es de gran relevancia (Finegan 1992b).

El fuego, luego de la corta del bosque original, cambia fuertemente la naturaleza de la sucesión (Uhl *et al* 1981). Estos autores -en un estudio llevado a cabo en Venezuela- señalan que dadas las altas temperaturas que se alcanzan durante la quema, el desarrollo de rebrotes y el volumen de semillas del banco del suelo se reducen significativamente. Las primeras especies leñosas en aparecer, provienen de la germinación de las semillas que lograron sobrevivir; mientras que las primeras gramíneas en llegar al sitio provienen de semillas de fuentes aledañas, cuyo vector de diseminación es el viento. Así entonces, en sitios donde se apliquen quemas repetidas, pueden llevar -en el caso de bosques secundarios- a sucesiones regresivas; desembocando esto en la formación de pastizales, matorrales o bosques abiertos (Fontaine 1980; citado por Guillén 1993).

Asimismo, otro factor que afecta la naturaleza de la sucesión secundaria es la actividad agrícola o pecuaria que se desarrolle antes del inicio del proceso sucesional, donde la intensidad de la misma reviste suma importancia (Gómez-Pompa y Vázques-Yanes 1981). En Venezuela se comparó un bosque secundario en un sitio que había sido talado y quemado pero en el cual no se establecieron cultivos, con otro sitio que había sido cultivado por tres años. En el sitio donde no se estableció ningún cultivo, cinco años después se encontraron tres veces más especies leñosas, una mayor proporción de especies pioneras y un 30 por ciento más de biomasa que en el sitio cultivado (Uhl 1987). Por su parte, en pastos abandonados Uhl *et al* (1988) y

Bruchbacher *et al* (1988) encontraron que sitios con uso leve eran el doble de productivos que los sitios en los cuales se había practicado un uso moderado, teniendo a la vez los primeros mayor diversidad de especies leñosas. En los sitios donde el uso fue fuerte, la productividad era bastante reducida respecto al resto y estaba dominada por pastos y hierbas.

La importancia de la distribución de las fuentes de semillas y de las poblaciones de animales diseminadores de las misma es explicada por Finegan (1992b), quien afirma que " los bosques secundarios, serán florísticamente más diversos y la sucesión precederá con mayor rapidez, mientras más bosque permanezca a su alrededor. [...] El grado con que se reduzca la conformación de vertebrados dispersadores de semillas, y de la modificación del comportamiento de especies individuales, deberá ser también determinante". El estudio desarrollado por Kochummen y Ng (1977) en Malasia ejemplifica la afirmación anterior. Dichos autores encontraron que, luego de 30 años de abandono de una parcela, la vegetación presentaba una composición pobre en especies del bosque primario, hecho atribuible al aislamiento del rodal respecto a las fuentes semilleras.

Es así como en un proceso de sucesión secundaria, la presencia o ausencia de determinadas especies de plantas, puede estar directamente relacionada con la presencia o ausencia de ciertos animales que actúan como diseminadores de semillas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1981).

Por último, pero no menos importante, las características intrínsecas de las especies que colonizan y se desarrollan durante la sucesión secundaria son determinantes en las características de cada una de las etapas de la misma. Las especies mismas determinan no solo la duración de estas etapas, sino que también afectarán cambios microambientales tales como humedad, temperatura, mejoramiento de las características físico-químicas del suelo y en algunos casos hasta en el establecimiento de otras especies en el sitio.

2.2 Calidad de sitio: definición, importancia y métodos para su evaluación

2.2.1 Definición de calidad de sitio y su importancia en el manejo forestal

Una de las definiciones del "sitio" es la reportada por La Sociedad de Forestales Americanos (Society of American Foresters 1958), quien lo define como: "un área considerada en términos de sus factores, con referencia a su capacidad de producir bosques u otra vegetación; lo que es la combinación de las condiciones bióticas, climáticas y edáficas de un área".

Por su parte, el término "calidad de sitio", hace alusión a, y es utilizado para denotar la productividad relativa de un sitio para una especie forestal particular (FAO 1985); lo cual permite realizar clasificaciones según la calidad del terreno. Este concepto puede comprenderse aún mejor si se toma como ejemplo el sector agrícola, donde se clasifica el terreno según la productividad en términos del promedio anual obtenido por cultivo. En igual forma el silvicultor desea clasificar la producción de los rodales en términos del volumen de madera por unidad de superficie y en un período de tiempo determinado (Vincent 1980).

Según se desprende de las definiciones de sitio y calidad de sitio, la calidad del terreno y el potencial productivo del sitio están determinadas por variables ambientales. A estas variables se les denomina factores de sitio (Donoso 1981), o mejor aún, factores efectivos de sitio (Heiberg y White 1956).

Por otra parte, en cuanto a la relevancia de la determinación de la calidad de sitio en el contexto del manejo forestal, el aumento de la población hace inaplazable la necesidad de estudiar y clasificar la calidad de las tierras para diferentes usos (De las Salas 1974). Desde el punto de vista del manejo forestal es importante realizar dichas

actividades para lograr el objetivo de alcanzar la producción sostenida del bosque (Jadán 1972)

Dentro de este contexto se pueden señalar los objetivos de la evaluación de la calidad de sitio (Vincent 1980):

1. Estimación del rendimiento global de las plantaciones forestales.

2. Planificación y ejecución de trabajos de investigación (ensayos de regímenes de aclareos y poda, estudios de costos de las faenas, etc.).

3. Programación y ejecución de trabajos de mantenimiento (limpias, aclareos, podas, etc.) de las plantaciones existentes.

4. Extrapolación o extensión de la clasificación de calidad de sitio a áreas aún sin plantar.

5. Selección de los mejores genotipos (especies y procedencias) para uno o más sitios en particular.

Las prácticas de manejo tienen que estar estrechamente relacionadas al sitio (Davis 1966; Loetsch *et al* 1973), debido a que la calidad de sitio tiene un significativo efecto sobre el "vuelo" propiamente (volumen producido, valor y clase de madera), así como en la planificación y ejecución de las actividades silviculturales (Tschinkel 1972).

Existen ventajas en concentrar el manejo forestal intensivo en los sitios de mayor producción. Según Carmean (1975) estas ventajas son:

a. sitios de alto rendimiento producen una mayor cantidad y una mejor calidad de los productos (Carmean y Boyce 1974; citados por Carmean 1975),

b. estos mismos sitios producen más rápidamente árboles de tamaño comercial, acortando las rotaciones y ayudando a minimizar el interés compuesto de la inversión,

c. las especies de mayor valor comercial con frecuencia requieren buenos sitios para su desarrollo,

d. los sitios de alto rendimiento pueden responder mejor a las prácticas silviculturales intensivas, como pueden ser la fertilización, raleos y sistemas de drenaje.

Es así como (bajo condiciones económicas dadas), los sitios buenos responden y justifican un manejo más intensivo para la producción de madera que sitios de baja producción, y por el contrario, sitios pobres pueden justificar solamente un manejo extensivo (Davis 1966; Auten 1945; citado por Ortega 1986).

Además debe señalarse que la calidad de sitio -y por ende todas las implicaciones que conlleva respecto al manejo- tiene significado solamente con respecto a la especie o especies que puedan ser consideradas para el manejo de una determinada área, así entonces, un sitio puede tener una excelente calidad de sitio para una especie (potencial productivo alto) pero muy pobre para otra (Clutter *et al* 1983).

2.2.2 Métodos de evaluación de la calidad de sitio en rodales coetáneos

Es importante señalar que existen diferentes formas de clasificar los métodos de evaluación de la calidad de sitio, de acuerdo al criterio que se utilice para su estimación. En general, existe la tendencia entre los investigadores a seguir tres criterios básicos: criterios ecológicos, dasométricos y aspectos florísticos (Herrera 1993).

Los criterios ecológicos incluyen elementos del clima y del suelo, especialmente los correlacionados con el crecimiento de los árboles. Por su parte, los criterios dasométricos, involucran el estudio de la producción de masas forestales, relacionando con éstas últimas el desarrollo y evolución de las características métricas estrechamente ligadas con el volumen maderable. El tercer criterio, basado en el aspecto florístico, tiene como punto de partida el estudio fitosociológico del medio donde se estableció el rodal (Herrera 1993).

A partir de estos criterios es posible entonces clasificar los métodos para la estimación de la calidad de sitio en métodos directos y métodos indirectos (Rennie 1963; Carmean 1975; Clutter *et al* 1983).

2.2.2.1 Métodos directos

Los métodos directos para la evaluación de sitios son aquellos que requieren la existencia -actual o pasada- de la (s) especie (s) de interés, y sus pertinentes mediciones (Clutter *et al* 1983).

Según estos últimos autores, la estimación de la calidad de sitio puede realizarse en una forma directa por medio de los siguientes métodos:

i. Estimación a partir de registros históricos del rendimiento.

ii. Estimación con base en datos del volumen del rodal.

iii. Estimación a partir de datos de la altura del rodal.

i) Estimación de la calidad de sitio a partir de datos históricos del rendimiento

Este método parte del mismo principio de evaluación de la calidad de las tierras utilizado en la agricultura, y que se basa en el promedio de los rendimientos previos a la cosecha obtenidos en un campo determinado (por ejemplo toneladas de maíz por hectárea/unidad de tiempo) (Clutter *et al* 1983).

Dichos autores señalan que existen pocas áreas en el mundo donde tales estimaciones pueden ser aplicadas con éxito hoy en día, ya que los bosques están siendo aprovechados intensamente y en consecuencia, los rendimientos de estos últimos son más afectados por las variaciones del rodal y el manejo, y la composición de especies que por las diferencias en la calidad de sitio.

ii) Estimación de la calidad de sitio con base en datos del volumen del rodal

Cuando se trata de rodales coetáneos, es posible obtener información de la calidad de las tierras a partir de la relación volumen - edad. Así, la medida de la calidad se expresa como el volumen (por unidad de superficie) a una edad particular (Mader 1973; citado por Vincent 1975; Clutter *et al* 1983). En bosques donde se aplique un manejo silvicultural consistente, es posible usar la información del volumen como indicador de la calidad de sitio.

Los dos métodos señalados, están supeditados a los datos del volumen para la estimación de la calidad de sitio, el cual presenta contrariedades importantes, al verse afectado por los siguientes factores (Vincent 1975; Clutter *et al* 1983; Davis 1966):

1. densidad,
2. edad y turno,
3. prácticas culturales (raleos y rendimientos parciales),
4. composición de especies (en el caso de bosques naturales),
5. aspectos patológicos.
6. factores genéticos (variedades, razas, ecotipos, etc.),

Tales factores, limitan la aplicación de estos métodos (aunque los dos últimos afectan cualquier método), a pesar de que son considerados los más indicados y precisos (Clutter *et al* 1983). Además debe agregarse que el cálculo del volumen del vuelo de una masa forestal, es una operación de campo laboriosa, compleja, costosa y que demanda mucho tiempo (Davis 1966; Carpenter 1964; citado por Pulido 1971).

iii) Estimación a partir de datos de la altura del rodal

De todas las mediciones que han sido evaluadas en rodales coetáneos, la altura

de los árboles ha sido identificado como el indicador más práctico, útil y consistente de la calidad de sitio (Davis 1966).

Lo anterior se debe a que el crecimiento en altura es menos influenciado por la densidad del rodal que, por ejemplo, el crecimiento diamétrico, el cual está fuertemente correlacionado con la densidad del rodal y los tratamientos silviculturales (Davis 1966; Donoso 1981). Además, el crecimiento en altura está muy correlacionado con el crecimiento en volumen, cuando las variaciones en altura y en volumen obedecen a cambios de los factores de sitio (Davis 1966; Vincent 1975; Donoso 1981; Clutter *et al* 1983).

Uno de los índices más citados en la literatura es el denominado índice de sitio, que se define como el promedio de la altura de los árboles dominantes o los dominantes y los codominantes de un rodal coetáneo a una edad específica, comùnmente llamada edad base o edad índice (Hägglund 1981). En su revisión sobre el tema, este último autor, señala que el índice de sitio es la expresión más comúnmente utilizada a nivel mundial para determinar la capacidad productiva de un sitio forestal.

La mayoría de los métodos de estimación de la calidad de sitio basados en la altura involucran el uso de las curvas de índice de sitio. Estas son simplemente una familia de patrones gráficos de desarrollo en altura, con números asociados para propósitos de clasificación (Clutter *et al* 1983). Ortega y Montero (1988) señalan que dichas curvas han sido y son ampliamente utilizadas tanto por su fácil interpretación y alta significancia productiva; así como por su utilidad práctica para la correcta aplicación de las tablas de rendimiento y su operatividad en cuanto a la toma de datos.

Los criterios para la elección de los árboles en los que se medirá la altura son variables y han evolucionado desde los primeros trabajos realizados (Ortega y Montero 1988). En general, las alturas que han sido mayormente utilizadas en los estudios de calidad de sitio mediante índices son:

1. Altura media de todos los árboles
2. Altura dominante
3. Altura media de árboles dominantes y codominantes

1. Altura media de todos los árboles

La altura media corresponde al promedio de la altura del total de individuos que componen la muestra.

Las ventajas de utilizar la altura media son las siguientes (Ortega y Montero 1988):

i) Es de fácil medición.

ii) La transformación de la altura media a altura dominante es relativamente simple, pues ambas están muy correlacionadas.

Sus principales desventajas, según estos autores son:

i) En rodales muy densos la altura media se ve más afectada que la dominante (Baker 1950, Daniel *et al* 1979, Ortega y Montero 1988).

ii) Es sensible a los raleos por lo bajo, los cuales producen un mayor desarrollo de la altura (Clutter *et al* 1983, Ortega y Montero 1988).

iii) Consume más cantidad de tiempo medir la totalidad de las alturas.

2. Altura dominante

La altura dominante corresponde al promedio de la altura de los árboles más altos o más gruesos por unidad de superficie (Baker 1950; Vincent 1975; Alder 1980). Esta altura presenta la ventaja de ser menos sensible tanto a cualquier tratamiento silvícola; así como a la historia de la competencia en el rodal (Baker 1950; Daniel *et al* 1979;

Smith 1986; Ortega y Montero 1988)

Adicionalmente, se ha encontrado que este parámetro presenta una alta correlación con otros indicadores de la productividad del rodal (Spurr y Barnes 1980).

En contraposición, se señalan las siguientes desventajas (Ortega y Montero 1988):

i) Los dominantes no son los mismos en cada momento del turno, al menos en las primeras edades de la masa aunque posiblemente por un lapso muy corto del desarrollo.

ii) Estos árboles, en algunas ocasiones pueden representar excepciones desde la perspectiva del origen genético de los individuos o las condiciones del micrositio, que pueden resultar no representativas de la calidad de sitio.

3. Altura media de árboles dominantes y codominantes

Según Vincent (1975), es la altura promedio de los árboles dominantes y co-dominantes.

Esta altura presenta el inconveniente de que puede estar influenciada por la densidad, pues los árboles codominantes son más afectados por la competencia de los árboles más altos, pese a no afecta el crecimiento en altura en forma significativa (Vincent 1975).

2.2.2.2 Métodos indirectos

A diferencia de los métodos directos, las formas de estimación indirecta no requieren de registros de mediciones acerca del rodal donde se va a determinar la calidad de sitio (Clutter *et al* 1983).

Rennie (1963), Carmean (1975), Clutter *et al* (1983) citan dentro de estos métodos

los siguientes:

i. Estimación a partir de relaciones entre especies del dosel superior.

ii. Estimación a partir de las características de la vegetación menor.

iii. Estimación a partir de factores edáficos, topográficos y climáticos.

Dados los objetivos del presente estudio, los primeros dos métodos no se desarrollarán y son tratados por Spurr (1964), Ortega y Montero (1988), entre otros. Mientras tanto, el método que utiliza los factores ambientales físicos para la estimación de la calidad de sitio, reviste especial interés por lo que será tratado en un acápite aparte.

2.2.3 Estimación de la calidad de sitio a partir de factores climáticos, topográficos y edáficos

Existen algunas situaciones en que la vegetación no puede ser usada como indicador de la calidad de sitio o de la productividad forestal, como es el caso de áreas desforestadas, intervenidas por faenas agrícolas, forestales o ganaderas u otro tipo (Spurr 1964). En estos casos se puede efectuar un análisis de los factores del medio ambiente físico que influyen en el área (Donoso 1981), para luego relacionar el crecimiento del árbol con dichos factores del medio y así predecir la calidad de sitio en forma indirecta (Clutter *et al* 1988).

Cualquier factor del medio ambiente, simple o combinado, de cualesquiera de todos los factores climáticos y edáficos (también topográficos), puede ser usado como un índice de la calidad de sitio, siempre y cuando sea útil, su medición sencilla y económica y además estar altamente correlacionado con la productividad del bosque (Spurr y Barnes 1980).

Los factores ambientales más útiles para los propósitos de los índices de sitio, según el concepto de la ley del mínimo, son aquellos que están poco disponibles para satisfacer la demanda de los árboles del bosque, de tal forma que pequeños cambios en el suministro del factor, resulta en cambios medibles en el crecimiento de los árboles (Spurr y Barnes 1980).

Dada la diversidad de los factores ambientales que interactúan con el bosque, y el diferente efecto que cada uno puede ejercer sobre el "sitio" y su calidad, se consideran dos grupos generales -y sus combinaciones- a través de los cuales se puede realizar las valoraciones de la calidad de sitio:

- Evaluación a partir del clima.
- Evaluación a partir de factores topográficosy edáficos.

Es importante señalar que las evaluaciones mencionadas anteriormente, tienen como objetivo la estimación del índice de sitio, relacionando la altura dominante a una edad dada (u otro índice dasométrico) y los factores ambientales; lo cual permite estimar el índice de sitio en ausencia de la población.

2.2.3.1 Evaluación a partir del clima

El crecimiento de los árboles está fuertemente relacionado con los factores climáticos que conforman su medio ambiente. Sin embargo, éstos han sido poco utilizados como indicadores de la calidad de sitio (Donoso 1981). A pesar de que el clima puede variar localmente en forma significativa de un lugar a otro, ha sido difícil obtener correlaciones aceptables entre el clima y el crecimiento de los árboles (Pulido 1971).

Según Vanclay (1994) la mayor parte de los estudios que emplean sólo factores climáticos para determinar la calidad de sitio a través de índices. han sido desarrollados

a nivel regional o mundial (Vanclay 1994). Por lo tanto, como señala Myssonen (1971; citado por Donoso 1981), un índice basado sólo en factores climáticos, no es lo suficientemente preciso como para determinar la calidad de los sitios forestales en áreas relativamente pequeñas.

Probablemente debido a las razones anteriores, es común encontrar en algunos estudios, la integración de las variables climáticas en los modelos de predicción junto con factores edáficos y topográficos (e.g. Navarro 1987; Campos 1990). En Costa Rica, Navarro (1987) ajustó un modelo de predicción del índice de sitio para la especie *Bombacopsis quinatum*, donde el crecimiento de la misma se asocia con la precipitación media anual (r = 0,46) y el número de meses secos (r = 0,51); mientras que el número de meses muy secos (i.e. precipitación < 30 mm) afecta negativamente el crecimiento de la misma (r = -0,48) al igual que el porcentaje de pendiente (r = -0,56).

2.2.3.2 Evaluación a partir de factores topográficos y edáficos

La razón de las técnicas de evaluación del sitio a través de las características del suelo fue dada por Coile (1952a, citado por Rodríguez 1976) en términos de que "si todos los terrenos forestales estuvieran cubiertos por vuelos de densidad normal, de edad suficiente, como para que todo el suelo y la parte superior del substrato hubieran afectado su crecimiento, habría poca necesidad de estudiar la relación entre las propiedades del suelo y el crecimiento, ya que el volumen de madera por unidad de área a una edad dada, sería una medida directa de la productividad".

Dentro de las ventajas de las evaluaciones del sitio a partir de factores del suelo se consideran:

a) Muchos de los factores son fáciles de medir y pueden cuantificarse (De las Salas 1974), y;

b) existe dependencia (al igual que en el caso de variables climáticas) entre las medidas del suelo y el vuelo del rodal (Davis 1966).

La determinación indirecta de la calidad de sitio a partir de factores edáficos y topográficos, ha tenido básicamente dos enfoques metodológicos. El primero, se ha desarrollado a partir de factores individuales del suelo (propiedades físicas y químicas; y características del relieve). Este se conoce como estudios factoriales de la productividad del sitio (Duane 1983) y como evaluaciones sitio-suelo (Carmean 1975). El segundo enfoque, consiste en dasarrollar modelos de predicción de la calidad de sitio, utilizando series de suelo (Duane 1983) o unidades de suelo (Carmean 1975).

En ambos casos, los modelos de predicción de la calidad de sitio se han desarrollado utilizando como variable dependiente la altura del árbol o el índice de sitio (sección 2.2.2). Este último presenta la ventaja sobre la altura, que descuenta el efecto de la edad. Como variables explicativas ambos enfoques han utilizado la edad y los factores individuales del suelo o las series de suelo, según la metodología de que se trate.

i) Calidad de sitio utilizando factores individuales del suelo y del relieve

Este enfoque es útil en áreas donde se presentan las siguientes condiciones (Carmean 1975):

a) La calidad de sitio, el suelo y las condiciones del rodal son extremadamente variables.

b) Los rodales no presentan las características necesarias para identificar la calidad de sitio por los métodos directos tradicionales. Los rodales pueden ser discetáneos, muy jóvenes o fuertemente intervenidos; además pueden presentar pocos árboles para las medidas requeridas de altura y edad.

La precisión de estos estudios, está en función de los siguientes elementos (Carmean 1975):

a) Areas con un tamaño adecuado, de tal forma que las condiciones de suelo, topografía y clima estén bien representadas.

b) Las muestras deberán de representar todo el rango (incluyendo las condiciones menos comunes o extremas) de variación en lo que respecta al índice de sitio, suelo, topografía y clima presentes en el área.

c) Selección adecuada de las variables que integrarán el modelo final.

La metodología general empleada consiste en la elección previa de los factores ambientales relacionados con la altura dominante, tomando en cuenta que las variables muy difíciles de medir deben ser eliminadas. Debe de elegirse la muestra en aquellas poblaciones que presenten todos los elementos de variabilidad (edad y condiciones ecológicas) para pasar luego a la toma de datos. El procesamiento de la información conlleva a una regresión de la altura dominante con las variables explicativas, incluyendo un examen de la matriz de correlación, introducción o eliminación de variables (Carmean 1975; Hägglund 1988; Ortega y Montero 1988).

El método estadístico más comun para relacionar las variables, es utilizando la regresión lineal y el procesamiento de regresión múltiple escalonada (stepwise) (Hägglund 1988). Campos (1989), utilizando información ambiental y de crecimiento de un número mayor de 180 ensayos de *Eucalyptus camaldulensis* en América Central; desarrolló modelos de regresión múltiple para predecir la productividad de esta especie a partir de variables ambientales. A su vez, este autor propone una metodología para la eliminación de factores (variables) ambientales que presentan problemas asociados con la multicolinealidad.

Con respecto al problema de multicolinealidad deben tenerse presentes las interacciones que se establecen entre los mismos factores del suelo y entre éstos y la topografía. Por lo tanto antes de realizarse los análisis mecánicos, deben utilizarse técnicas estadísticas de análisis multivariado (e.g. análisis de componentes principales) u otras, con el fin de detectar y eliminar el problema de colinealidad (o multicolinealidad) entre las variables de predicción. Lo anterior permite seleccionar aquellas que indican su propio efecto sobre la productividad; así como el efecto de otras variables correlacionadas (Campos 1989). Por lo tanto, estos análisis deben de incluirse siempre dentro del proceso metodológico en este tipo de estudios. Los problemas asociados con la multicolinealidad y la violación del resto de supuestos en que se basa el ajuste de los modelos de regresión son tratados por Gujarati (1993) y Draper y Smith (1981).

Los modelos predictivos que se obtienen de los análisis suelo-sitio presentan como principal restricción el hecho de que la relación que se obtiene, no necesariamente representa una relación causa-efecto (Ortega y Montero 1988).

En la mayoría de las investigaciones se ha estimado la variación en el índice de sitio que es posible explicar con un determinado juego de variables ambientales (coeficiente de determinación, R^2) y el error del modelo ($1-R^2$). No obstante cuando se cuentan con repeticiones en las observaciones (i.e. de las variables independientes) es posible no sólo estimar la variación explicada, sino que también la variación entre repeticiones (parcelas) o error puro y la variación no explicada por el modelo (Draper y Smith 1983). Para aclarar este concepto puede analizarse la Figura 1 la cual muestra la variación total en la productividad de un bosque secundario, cuyos principales componentes son: los factores ambientales, la variación entre sitios o falta de ajuste del modelo (Draper y Smith 1981) y la variación no explicada (no todos los factores que influyen en la productividad fueron medidos).

La variación explicada, hace referencia a aquella que es posible alcanzar con las variables edáficas y topográficas cuantificadas en el estudio. Se trata entonces de

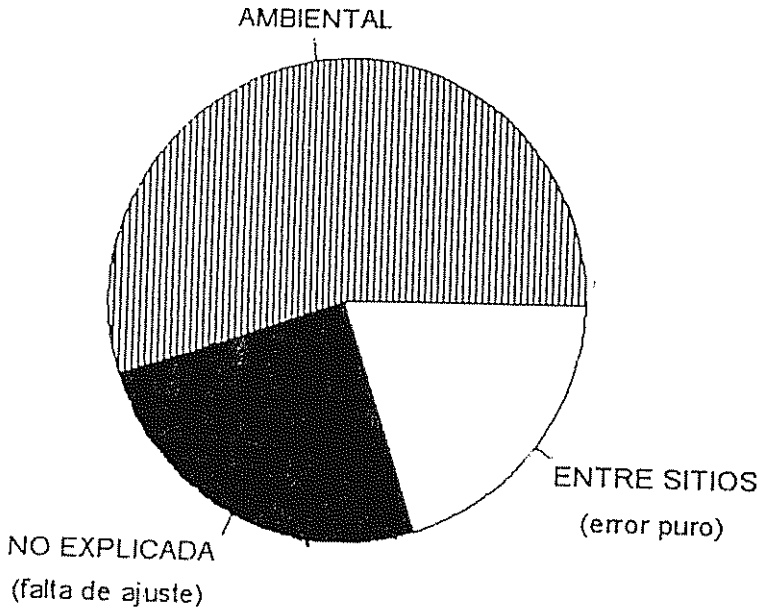
explicar la variación en la productividad de una determinada especie con las variables que en mayor proporción la acusen.

La variación entre parcelas o error puro sólo puede ser estimada si en los datos recolectados se cuenta con repeticiones. La diferencia en productividad, entre dos o más parcelas ubicadas en el mismo sitio, indicaría tanto errores en la medición utilizada para estimar la capacidad productiva de cada una de las especies (por ejemplo altura dominante o índice de sitio), así como diferencias locales en los sitios muestreados (suelos, topografía o microclima) (Campos 1989).

La presencia de repeticiones también permite estimar la falta de ajuste del modelo o variación no explicada por el modelo, atribuída a la variación en la altura dominante que el modelo fue incapaz de explicar y que se compone de diferentes elementos, como lo muestra la Figura 1 (Draper y Smith 1981).

Una de las fuentes de variación no explicada, en el caso del ajuste de un modelo para la predicción de la productividad de un bosque secundario, la componen aquellas variables ambientales que no se contemplaron en el juego de variables ambientales que se midieron en el estudio. Adicionalmente, la interacción entre los factores del suelo y la topografía son fuentes importantes de variación no explicada, aún -tal y como lo señala Campos (1989)- esten incluídas en un modelo determinado. Otro factor importante a considerar es el uso anterior del sitio, que eventualmente puede repercutir en la productividad del bosque.

Como se señaló en la sección 2.1.3 la fuente de semilla indirectamente podría afectar la composición inicial del bosque secundario, dado que la distribución de las diásporas en el sitio pudo no ser simultánea, lo cual generaría variación en la productividad del sitio.



COMPONENTES DE LA VARIACION NO EXPLICADA

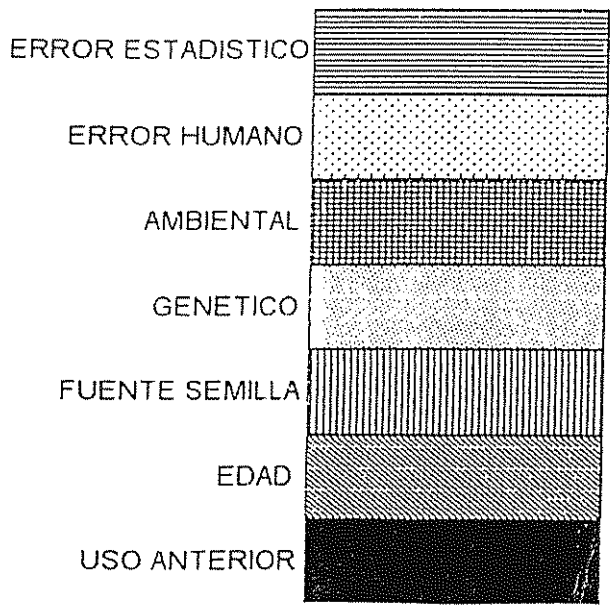


Figura 1. Principales componentes de la variación total en la capacidad productiva de un bosque en la tercera fase de sucesión secundaria (Adaptado de Campos 1989).

Otra fuente de variación no explicable, ligada directamente al uso anterior del sitio, es la edad del bosque luego del abandono que en algunos bosques secundarios puede que no se cuente con registros exactos de la edad del bosque.

Por último otro factor a considerar es la variabilidad genética asociada con las poblaciones de árboles estudiadas. En este tipo de bosque y en plantaciones forestales puras debe considerarse como parte de la variación no explicada.

De este breve análisis es posible entonces resaltar el hecho de que existe un máximo de variación en la productividad del bosque -representada en este caso por la altura dominante- que puede ser explicada a partir del juego de variables con que se cuenta en el estudio. Adicionalmente, debe entonces procederse a buscar aquellas que identifiquen los factores efectivos del sitio (Davis 1966), lo cual implica buscar hasta donde sea posible una explicación biológica a los resultados estadísticos.

En bosques coetáneos de los EEUU se han realizado estudios sobre las relaciones entre los factores individuales del suelo y la productividad de un determinado rodal, demostrando que las características que frecuentemente explican la variación asociada (variación explicada) -y por lo tanto están muy relacionados- con la calidad de sitio son la profundidad del suelo y la textura del subsuelo, propiedades que influyen sobre la cantidad y calidad del espacio disponible para las raíces de los árboles (Coile 1938; citado por Donoso 1981). La profundidad y distribución de las raíces de los árboles en el suelo está, a su vez, afectada considerablemente por la humedad, el drenaje y la aireación del suelo, por lo que deben de ser considerados (Donoso 1981; Ralston y Carmean s.f.; citados por Pritchett 1986).

La permeabilidad del suelo, la profundidad de la capa de agua, los nutrimientos del suelo, la textura, la profundidad efectiva, el pH, la materia orgánica, la pedregosidad, la resistencia del suelo a la erosión, han sido evaluados solos o combinados con otros factores catalogados como determinantes del índice de sitio (De las Salas 1987).

El aspecto y la posición de la parcela en la pendiente están frecuentemente asociados con el índice de sitio; donde los estudios más exitosos logran explicar entre un 65 y un 85 por ciento de la variación de la altura o el índice de sitio (Carmean 1975). En Colombia, Tschinkel (1972), utilizó dos variables: código topográfico y grado de pendiente, para predecir la calidad de sitio en *Cupressus lusitanica*; obteniendo una bondad de ajuste del 72 por ciento y un error estándar asociado de 1.9 m.

En Guanacaste, Costa Rica, Vásquez y Ugalde (1994) encontraron que para la especie *Gmelina arborea* los factores que determinan la calidad de sitio son la elevación sobre el nivel del mar (r = -0,66), la posición topográfica (r = 0,60), el efecto del viento (-0,52), el contenido de calcio en el primer horizonte (r = 0,49) y el contenido de magnesio en el primer horizonte (r = 0,47). Una vez realizado el análisis de regresión múltiple, se determinó que del total de la variación asociada al sitio, un 48 por ciento de la misma era posible explicarla utilizando la posición topográfica y el efecto del viento.

Estudios sobre los factores edáficos que afectan el crecimiento de *Gmelina arborea* llevados a cabo en la zona del Atlántico Norte de Costa Rica (Stuhrmann *et al* 1994), reportan que el grosor del horizonte A, la disponibilidad del potasio, la densidad de partículas y el porcentaje de saturación de aluminio, son las variables que mayor afectan el crecimiento en altura de dicha especie. Las tres primeras variables explican hasta un 91 por ciento de la variación asociada con el incremento en altura.

En plantaciones forestales de *Gmelina arborea* y *Cordia alliodora* a los 2 años de edad, ubicadas en la Región Huetar Norte de Costa Rica, se encontró que cuanto el grado de pendiente es mayor (en el caso de G. arborea si sobrepasa los 8°), se presenta una importante disminución en el incremento en altura; obteniéndo coeficientes de correlación entre la pendiente y el crecimiento de -0,52 para *G. arborea* y de -0.68 para *C. alliodora* (Zech 1994).

Este último autor señala que otros factores determinantes en el crecimiento de estas especies son: la compactación superficial (aumento en los valores de la densidad de partículas del suelo), la distancia de la cima, la forma del terreno (en terrenos de forma convexa el crecimiento fue pobre, mientras que en terrenos de forma cóncava y lineal, el crecimiento fue mejor), el grosor del horizonte superficial y la intensidad del uso anterior del sitio reforestado.

Bergmann *et al* (1994), estudiando plantaciones de 2,5 años de edad de *Cordia alliodora* en el Atlántico norte de Costa Rica, encontraron que esta especie demanda cantidades importantes de macronutrientes. Señalan que los principales factores que determinan el crecimiento en altura de la especie son el grosor del horizonte A, la reserva de potasio a 30 cm de profundidad, la densidad de partículas y las reservas de fósforo disponible. Estos factores explican un 71 por ciento de la variación asociada con el incremento en altura.

Giraldo *et al* (1980), en un estudio llevado a cabo en Antioquia, Colombia, detectaron en plantaciones de café en asocio con regeneración natural de *Cordia alliodora*, con edades que oscilan entre los 16 y 46 años, que las únicas propiedades químicas correlacionadas significativamente con el índice de sitio fueron el pH y la capacidad de intercambio catiónico. Ajustando estas variables utilizando como modelo la función gama, lograron explicar cerca de un 75 por ciento de la variabilidad asociada con el índice de sitio.

ii) Calidad de sitio a partir de series taxonómicas de suelo

Los estudios de la calidad de sitio a través de índices, utilizando series taxonómicas de suelo (por ejemplo utilizando el sistema de clasificación de suelos del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos) han sido desarrollados ampliamente en los EEUU (Duane 1983). Este autor señala que los resultados en las investigaciones

en este país han sido ambiguos. Algunos trabajos muestran relaciones fuertes entre el índice de sitio y las series de suelo; mientras que otras investigaciones descartan la posibilidad de que las series de suelo sean de utilidad para explicar la calidad de sitio.

Según Ortega y Montero (1988) dicha falta de ajuste se atribuye a la heterogeneidad que presentan estas unidades, dado que la variabilidad dentro de ellas es bastante grande para emplearla en este tipo de estudios (Ortega y Montero 1988).

Existen al menos dos enfoques metodológicos diferentes -al igual que los resultados- para determinar la calidad de sitio utilizando series taxonómicas de suelos. A continuación se resume cada uno de ellos.

El primer enfoque metodológico -y a la vez el más simple- ha sido aplicado en Chile, en la X Región, donde se llevó a cabo un estudio preliminar en plantaciones de *Pinus radiata*, relacionando en términos de frecuencia, el índice de sitio promedio por serie de suelo; sin utilizar ningún procedimiento estadístico (i.e. regresión o análisis multivariado) lo cual limita los alcances de sus resultados.

Se estimó un índice de sitio promedio para cada serie de suelo y luego, una vez determinadas las áreas que ocupan cada una de las series, se calculó la distribución de frecuencias por cada unidad taxonómica. Para cada una de estas últimas se describieron a la vez las características modales textura superficial, profundidad, drenaje, pendiente y capacidad de uso (Francke *et al* 1988).

El segundo enfoque metodológico ha sido aplicado en los EEUU (Estado de Michigan) para las especies *Pinus banksiana*, *Quercus rubra*, *Acer saccharum* y *Populus grandidentata* (Shetron 1972). Se calculó el índice de sitio, por medio de curvas desarrolladas en otros estudios, y el volumen promedio con su respectiva desviación estándar, para cada una de las series de suelo. Seguidamente, se utilizó el análisis de

regresión múltiple, relacionando las variables que caracterizaban la productividad (variable dependiente) con las series de suelo identificadas (variable de predicción), con el fin de determinar la proporción del crecimiento explicado por una determinada serie de suelo (Shetron 1972).

Una conclusión general de este estudio, es que pueden emplearse estimaciones promedio del índice de sitio por serie de suelo, pues los resultados en términos de bondad de ajuste (hasta 80% para *Q. rubra* en una serie de suelo particular) permiten predecir con cierto grado de precisión la calidad de sitio.

Duane (1983) presenta un enfoque metodológico similar al presentado anteriormente, llegando a las siguientes conclusiones:

a) En el caso del *Pinus taeda*, si se utiliza sólo la edad, la variabilidad en el índice de sitio puede ser explicada en un 51 por ciento, mientras que si se incluye en un modelo la serie de suelo, la variabilidad explicada (R^2) asciende a un 81 por ciento.

c) En algunos de los casos la ganancia en variación explicada (R^2) en los modelos en términos de la altura, puede ser mayor empleando las series de suelo y no únicamente los factores individuales del suelo; utilizando siempre la edad dentro de los modelos.

2.2.4 Interacción entre factores del sitio

En general los factores que influyen en el crecimiento vegetal no actúan sobre este en forma aislada. Por el contrario, la respuesta de una determinada especie a cierto factor puede ser altamente dependiente de la disponibilidad de uno u otros factores en el sistema (Campos 1989).

Pueden citarse varios ejemplos al respecto; no obstante, aquí se abordarán inicialmente las interacciones entre los elementos mayores (nitrógeno, fósforo y potasio) y otros factores del suelo y condiciones del medio (como por ejemplo la acidez, la cual es muy frecuente en suelos tropicales).

Las concentraciones de nutrientes tanto a nivel del suelo, así como en los tejidos vegetales, pueden variar en función de las condiciones climáticas en zonas con épocas climáticas marcadas. Es bien conocido el aumento en la disponibilidad de nutrimientos al inicio de las lluvias, particularmente por la mineralización de la materia orgánica (Fassbender y Bornemisza 1987).

Las cantidades de nitrógeno presentes en los suelos están determinadas, especialmente por las condiciones climáticas y la vegetación. El clima tiene una gran influencia sobre el nivel de este elemento a través de la temperatura (la cantidad de nitrógeno disminuye conforme ésta aumenta) y las condiciones de humedad (entre más intensas las lluvias la vegetación es más exuberante por lo que la deposición de restos vegetales aumenta y consecuentemente el nivel de nitrógeno aumenta también) (Jenny 1941, citado por Fassbender y Bornemisza 1987).

La vegetación y sus características son el resultado de los factores anteriormente señalados cuales son determinantes sobre el contenido de nitrógeno. Los suelos que se han desarrollado bajo vegetación con sistemas radicales extensos presentan alto contenido de nitrógeno. Así en ecosistemas boscosos se presenta una mayor cantidad de este elemento que en ecosistemas de sabana (Fassbender y Bornemisza 1987).

Así entonces, el contenido de nitrógeno en el suelo puede escasear y/o afectarse su contenido -entre otras razones -debido a: una escasa actividad biológica, lixiviación, volatilización, pérdida de materia orgánica por usos no sostenibles de la tierra o erosión, por condiciones climáticas extremas (escasa vegetación, temperaturas bajas y/o fuertes lluvias) (Thompson 1962; De las Salas 1987). El pH, el drenaje y la presencia de inhibidores en el suelo, influyen sobre las poblaciones de microorganismos presentes en el mismo y por lo tanto sobre el contenido de tal elemento.

Con respecto a la topografía Black (1975b) señala que el contenido de nitrógeno puede cambiar dependiendo de la variabilidad topográfica. Los terrenos donde las

pendientes son más fuertes, y por lo tanto son más secas y de vegetación más escasa, presentan menos nitrógeno en el suelo. El escurrimiento a su vez, erosiona con rapidez el suelo superficial, en donde generalmente el porcentaje de nitrógeno es mayor.

Adicionalmente, el suministro de nitrógeno varía según la textura del suelo. En condiciones ambientales iguales, el nitrógeno disponible aumenta cuanto más fina es la textura. Esta relación, sin embargo, puede variar según las condiciones. Por ejemplo, en casos de drenaje inadecuado la disponibilidad de este elemento puede disminuir cuanto más fina sea la textura (Black 1975a).

El fósforo, por su parte, es el elemento que usualmente limita el crecimiento vegetal, ya que la concentración accesible del mismo es muy bajo en la mayoría de los casos, especialmente en los suelos del Trópico. Este elemento predomina en formas insolubles, mientras que el fósforo soluble, liberado por meteorización, es en su mayor parte inmovilizado velozmente en el suelo por iones de aluminio, hierro y calcio.

Sin embargo, existen diferencias importantes tanto entre, así como dentro de especies en su capacidad para tolerar niveles bajos de fósforo disponible en el suelo (Donahue et al 1977; De las Salas 1987).

Con respecto a las relaciones de las concentraciones de hierro y el aluminio con el fósforo en el suelo Sánchez (1976), señala que entre más alto es el contenido de óxidos de estos elementos en un suelo, mayor es la capacidad del mismo de fijar el fósforo. Por su parte Black (1975b), señala que el exceso de aluminio en solución, en suelos muy ácidos, causa una deficiencia de fósforo para las plantas.

La disponibilidad de fósforo inorgánico, depende en gran parte de los siguientes elementos en sí interdependientes (Pritchett y Fisher 1987):

a) La acidez del suelo y sus efectos en la solubilidad del hierro, aluminio y manganeso los cuales, en suelos muy ácidos, forman precipitados insolubles con el fósforo.

b) La disponibilidad del calcio, el cual puede reaccionar con el fósforo y disminuir su solubilidad en suelos con menos acidez.

c) La actividad de los microorganismos que controlan la tasa de descomposición de la materia orgánica.

d) El potencial redox, que controla la solubilidad del hierro y de muchos complejos orgánicos que pueden precipitar el fosfato.

En el caso del potasio, este elemento es bastante móvil en las plantas y puede ser lixiviado por la lluvia -con relativa facilidad- de las hojas de las mismas. Este elemento, a diferencia del nitrógeno, fósforo y azufre no participa en las combinaciones orgánicas, ya que su presencia en forma orgánica es insignificante. Por lo tanto, el potasio queda muy fácilmente en libertad cuando los restos de las plantas alcanzan la superficie del suelo (Thompson 1962)

Este último autor señala que la cantidad de potasio en solución depende, entre otros factores, del contenido de humedad del suelo. Entre mayor sea ésta, mayor será la cantidad de potasio intercambiable. Otros factores son la relación entre el calcio y el hidrógeno intercambiables y la relación entre el calcio y el potasio intercambiables.

Otro factor del suelo que se interrelaciona con otros factores del complejo es la materia orgánica. En forma general, la materia orgánica tiene efectos benéficos tanto sobre las propiedades físicas, así como en las químicas del suelo, lo cual obviamente repercute sobre el crecimiento vegetal. Además es el centro de la mayoría de las actividades biológicas que se desarrollan en el suelo.

La importancia de la materia orgánica en los procesos químicos en los que ésta interviene es señalada por Sánchez (1976) y Fassbender y Bornemisza (1987).

a) Suministra elementos nutritivos dado el proceso de mineralización, particularmente la liberación de nitrógeno, fósforo, azufre y micronutrientes.

b) Dado su poder amortiguador ayuda a la estabilización de la acidez del suelo.

c) Contribuye a promover la capacidad de intercambio catiónico (Gavande 1972), la cual varía dependiendo del tipo de suelo y es de suma importancia en los Ultisoles.

d) Aumenta la capacidad de intercambio aniónico, especialmente la de sulfatos y fosfatos.

e) Regula los niveles de disponibilidad de nutrientes principales y los elementos menores mediante la formación de substancias orgánicas.

Además, estos autores, señalan que la materia orgánica afecta algunas propiedades físicas importantes:

a) Favorece la formación de agregados estructurales, reduce la agregación global del suelo y disminuye su plasticidad.

b) Mejora la infiltración del agua, reduce su pérdida por evaporación, mejora el drenaje, estimula el desarrollo de raíces más profundas, intensifica la aireación y ayuda a la retención del agua en suelos arenosos, aunque su influencia es menor en los de otro tipo.

Una condición del suelo que afecta las relaciones entre nutrientes y su disponibilidad para las plantas es su acidez. Los suelos llegan a ser ácidos cuando una porción considerable de los cationes intercambiables son hidrógeno o formas de aluminio hidratado. En zonas húmedas esta situación puede presentarse por la lixiviación de bases (Thompson 1962). Además, la acidez puede generarse en suelos desarrollados de materiales parentales ácidos (Donahue *et la* 1977).

En suelos extremadamente ácidos, la mayoría de las plantas empleadas en la agricultura (aunque no necesariamente en el caso de vegetación natural) presentan bajos rendimientos por el efecto individual o combinado de los siguientes factores (Donahue

et al 1977; Kamprath y Foy 1985, citados por Kass 1995):

a) Altas concentraciones de H^+

b) Toxicidad de aluminio

c) Toxicidad de manganeso

d) Deficiencia de calcio, magnesio y potasio

e) Deficiencia de molibdeno

f) Lenta descomposición de la materia orgánica

No obstante, cuando los valores del pH son iguales o menores a 5, el factor más importante que afecta el crecimiento de las plantas es la toxicidad de aluminio (Wright 1989; Shuman 1990; citados por Pérez 1993; Bertsch 1995).

El efecto de la acidez es indirecto ya que afecta la disponibilidad de elementos asimilables para las plantas, el crecimiento de las raíces y la actividad microbiana del suelo (Thompson 1962; Pritchett y Fisher 1987), aunque se sabe de especies nitrificantes que toleran pH bajos (Jackson 1967; citado por Fassbender y Bornemisza 1987).

En lo relacionado al pH y la disponibilidad de nutrientes, es claro que los nutrientes considerados primarios (N, P y K), así como los nutrientes secundarios (S, Ca y Mg) están más disponibles para las plantas en un rango de pH que oscila entre 5.5 y 6.5, tanto en suelos orgánicos así como en suelos minerales. En el caso del molibdeno, cobre y boro su disponibilidad es relativamente alta donde el pH tiene este mismo rango. Los elementos menores (Fe, Mg, Cl y Zn) están en cantidades menos disponibles entre pH 5.5 y 6.5 (Donahue *et al* 1977).

El factor más perjudicial para las plantas en suelos fuertemente ácidos es la toxicidad de aluminio, como se mencionó con anterioridad. Tal condición también limita

la degradación de la materia orgánica, al disminuir la población microbiana. El pH al cual los niveles de aluminio alcanzan valores que son perjudiciales, depende de la misma planta y de factores del suelo, como la mineralogía de arcillas, el contenido de materia orgánica, la presencia de otros cationes y aniones y la salinidad total del suelo (Fassberder y Bornemisza 1987).

Según estos autores, generalmente la acidez del suelo indica la existencia de niveles bajos de calcio, magnesio y potasio. Adicionalmente, la precipitación de fosfatos insolubles de hierro y aluminio en los suelos es más alta en condiciones ácidas; mientras que la absorción de sulfatos, boratos y fosfatos se eleva en forma exponencial cuando el pH disminuye.

Un buen porcentaje de las plantas tropicales que presentan tolerancia a la acidez son arborescentes; donde se destacan las familias Vochysiaceae, Melastomataceae y Rubiaceae (Hutchinson *et al* 1943; citados por Haridasan y Monteiro 1988).

En general, la respuesta de las plantas al exceso de aluminio es compleja y es controlada por la composición genética del individuo, pero la expresión dependerá de una complicada interacción entre el individuo y su ambiente (Pérez 1993).

Estos mecanismos de adaptación de las especies vegetales al medio ambiente es bien conocida y resumida por Gaucher (1983) quien clasificó estos mecanismos respecto a: tipo de clima (e.g. plantas tropicales), un determinado factor meteorológico (e.g. plantas heliófitas), un determinado factor edáfico (e.g. plantas acidófilas, neutrófilas y basófilas), regímenes edafoclimáticos (e.g. plantas xerófilas) y a diversos factores ecológicos, biológicos y antropológicos (e.g. plantas pirófilas).

Los mecanismos de tolerancia de las plantas a suelos ácidos (plantas acidófilas, según Gaucher 1983) son los siguientes (Foy 1984, citado por Kass 1995):

1. Concentración de raíces en zonas donde no estén presentes elementos tóxicos
2. Modificación del ambiente radicular (e.g. alcalinización)
3. Bajos requerimientos de nutrimientos poco disponibles en suelos ácidos
4. Diferentes mecanismos de fijar, acumular y distribuir el aluminio y manganeso
5. Capacidad de utilizar NH_4^+ en vez de NO_3^-
6. Capacidad de absorber fósforo en presencia de aluminio
7. Mayor fijación de sílice, potasio y calcio
8. Formación de complejos orgánicos con el aluminio dentro de la planta
9. Mecanismos de exclusión del aluminio
10. Simbiosis con rizobios tolerantes a la acidez

2.3 Diagnóstico del estado nutricional de las plantas mediante el análisis foliar

2.3.1 Principios e importancia

El principio básico en el que se fundamenta el análisis foliar -como técnica de diagnóstico del estado nutricional de las plantas- es el hecho de que los diferentes órganos de una planta necesitan una determinada concentración de cada uno de los nutrientes para el normal desarrollo de las funciones anatómicas y fisiológicas que estos juegan dentro de la planta (Bertsch 1995).

Dado el hecho de que la hoja es el órgano principal donde se lleva a cabo la síntesis de las sustancias necesarias para el crecimiento, esta debe reflejar mejor (aunque no necesariamente) el estado nutricional de la planta que los demás órganos (Bertsch 1995).

En la investigación forestal, el empleo del análisis foliar se ha dirigido principalmente en dos sentidos: a) para tomar decisiones acerca de cual o cuales

nutrientes de un rodal se encuentran en estado deficitario y b) para evaluar que tan efectiva puede ser la fertilización (Van den Driessch 1974).

El análisis del contenido de nutrientes en las hojas ha sido utilizado para establecer relaciones entre la productividad de un rodal (expresada por parámetros como el índice de sitio) y la concentración foliar de los nutrientes. También estos resultados se han analizado junto con datos provenientes del muestreo de suelos, con el fin de alcanzar una mejor comprensión del ciclaje de los nutrientes, su relación con la productividad -tal como se mencionó- y el efecto de la vegetación sobre las propiedades de los suelos (Van den Driessch 1974, Pérez 1993, Montagnini *et al* 1994).

Este enfoque es el utilizado por Bergmann *et al* (1994) quienes para *Cordia alliodora* encontraron, apoyados en análisis de suelos adicionales, altos coeficientes de correlación entre el fósforo disponible en el suelo y el fósforo total en las hojas (r = 75%). Adicionalmente, hallaron una correlación entre las reservas de potasio en el suelo (0-30 cm de profundidad) y el potasio contenido en las hojas (r = 65%). Estos autores concluyen que bajos contenidos de nutrientes en las hojas, especialmente fósforo y potasio, depende de bajas reservas de nutrientes en el suelo.

Tal vez, uno de los principales problemas con la interpretación de los resultados de este tipo de análisis es el hecho de que en la mayoría de los casos, se carece de los niveles críticos para los minerales. Obviamente, esto limita la interpretación de los resultados (Drechsel y Zech 1991). Estos autores señalan que esta limitante se agudiza en el caso de las especies maderables tropicales, dados los pocos estudios que se han desarrollado al respecto, contrario a lo que sucede con las especies de zonas templadas, así como el hecho de que se presentan una gran variedad de especies con diferentes crecimientos dentro de una gran variedad de suelos y climas (Van den Driessch 1974).

2.3.2 Factores que afectan el muestreo de las hojas

Dentro de los principales factores que afectan el muestreo de hojas para los análisis químicos, se citan los siguientes:

i. **Posición de la copa:** La posición de la copa en el dosel (i.e. árbol dominante, co-dominante, intermedio y suprimido) o la clase de iluminación, se convierte en un criterio importante para estratificar el muestreo. Tal estratificación se hace necesaria, dado que las concentraciones de los nutrientes en las diferentes posiciones puede variar, aunque no en todos los casos como se verá a continuación (Van der Driessche 1974).

En el caso de los árboles suprimidos, se ha encontrado que frecuentemente sus tejidos presentan una mayor concentración de nutrimientos que los árboles dominantes (Van der Driessche 1974, Montagnini *et al* 1994). Wright y Will (1958; citados por Van der Driessche 1974) encontraron en rodales de *Pinus nigra* que el contenido de nutrientes de las ramas y la corteza era mayor en individuos suprimidos que en árboles dominantes. No obstante, en un análisis foliar realizado para *Picea mariana*, las concentraciones de nitrógeno, fósforo y calcio no presentaron variaciones importantes con respecto a la posición de la copa. El contenido de potasio, en árboles dominantes, fue el elemento que presentó menores concentraciones (Wright y Will 1958; citados por Van der Driessche 1974).

En resumen, la decisión de cual o de cuales posiciones de copa deben tomarse muestras va a depender, en primera instancia, de los objetivos de la investigación. Así, si se desea establecer relaciones entre el índice de sitio y el contenido de nutrientes foliares, el muestreo de árboles dominantes y codominantes podría resultar satisfactorio. Si la idea es entablar relaciones entre la productividad del rodal y tales concentraciones, todas las clases de copa deberían estar representadas en el muestreo (Van der Driessche 1974).

ii. Posición en la copa: Al igual que con la posición de la copa, se han encontrado diferentes distribuciones de nutrientes en la parte alta, media o baja de la copa. No obstante, un número importante de investigadores han concentrado el muestreo cerca de la parte más alta de la copa, ya que se ha encontrado que las concentraciones nutricionales están correlacionadas con factores relacionados al crecimiento; tales como la altura del árbol, el índice de sitio y las concentraciones de los nutrientes en el suelo (Leyton y Armson 1955; Morison 1970; citados por Van der Driessche 1974).

La decisión sobre la posición en la copa donde se van a tomar las muestras de hojas para los análisis químicos, debe tomar en cuenta que la densidad de la copa afecta también el contenido de nutrientes, pues la actividad fotosintética va a variar dependiendo de que tan densa sea la copa

iii. Edad del follaje: La concentración de los diferentes nutrientes en las hojas, varía de acuerdo a la edad fisiológica de la hoja, sin importar la edad de la planta.

Van der Driessche (1974) en su revisión sobre metodologías para análisis foliares, señala que el follaje que se desarrolla durante el año en que se realiza la toma de muestras es el que normalmente se analiza. Los contenidos de nutrientes de estas muestras, en especies de clima templado, han presentado una alta correlación con el crecimiento radicular, el índice de sitio y la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Sturhrmann *et al* (1994) en un estudio sobre la relación del crecimiento y factores del suelo y la nutrición mineral en *Gmelina arborea* llevado a cabo en la zona Atlántica de Costa Rica, tomaron muestras -en la parte alta de las copas-, de hojas maduras y expuestas al sol.

iv. Epoca de muestreo: La época que se reporta como la más conveniente para realizar el muestreo es en el períodos de crecimiento vegetativo previo a la floración (Henríquez *et al* 1995; Van der Driessche 1974; Drechsel y Zech 1991).

v. Número de árboles: Tal y como lo señalan Drechsel y Zech (1991) los estudios donde se han llevado a cabo análisis foliares son muy heterogéneos en los métodos de muestreo que cada investigador ha seguido y el número de individuos de los cuales se colectan las hojas no escapa de esta heterogeneidad.

Estos mismos autores señalan que en sus estudios al respecto en *Tectona grandis*, han logrado disminuir la variación de las concentraciones de los elementos entre árboles muestreando 10 árboles por parcela (0.05 a 0.1 ha). El muestreo lo han realizado en la misma posición de la copa, en árboles con el mismo estado fitosanitario y en condiciones de suelo y relieve lo más homogéneas posible.

Lamb (1977) en un estudio que relaciona el crecimiento en altura y las concentraciones de nutrientes en las hojas de plantaciones de *Eucalyptus deglupta* en Nueva Guinea, seleccionó 96 árboles. El criterio de estratificación que estableció fue que el número de individuos seleccionados cubriera el rango de alturas y área basal de los rodales bajo estudio.

Por su parte, Stuhrmann *et al* (1994) en su estudio sobre *G. arborea*, muestrearon en parcelas de 400 m², cinco árboles dominantes y codominantes por parcela.

vi. Número de hojas: No se han calibrado metodologías que definan la época del año, número de hojas a tomar, etc. Por tal razón, Henríquez *et al* (1995) sugieren que -aunque para cultivos agrícolas- la cantidad de hojas recolectadas ofrezcan al menos 25 g de materia seca para el análisis. Cuando se trate de hojas compuestas, se recomienda incluir en la muestra solamente los foliolos, sin incluir el raquis (Leaf 1973).

3. METODOLOGIA

3.1 Descripción del área de estudio

3.1.1 Ubicación

El área de estudio de 32,5 ha, denominada Area Experimental del CATIE Finca "El Cerro", se encuentra en el Distrito Segundo Florencia (3 km al sur), Cantón Décimo San Carlos, Provincia de Alajuela, entre los poblados de Pénjamo y La Vieja. Geográficamente se ubica entre las coordenadas 255-258 y 483-485 de las hojas Aguas Zarcas y Quesada, del Instituto Geográfico Nacional. La finca presenta una altitud sobre el nivel del mar que oscila entre los 280 y 360 metros, mientras que el bosque secundario propiamente dicho tiene una gradiente de altitud que varía en 100 m, entre el punto más alto y el más bajo (Vásquez 1994).

3.1.2 Condiciones biofísicas

3.1.2.1 Clima

El bosque secundario pertenece a la zona de vida Bosque muy húmedo Tropical, transición a basal, según el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge (Tosi 1975; citado por Vásquez 1994).

Existen dos estaciones meteorológicas cercanas a la finca: Ciudad Quesada y Quebrada Azul (Vásquez 1994). La estación Ciudad Quesada, se localiza a 5 km al este de la finca aproximadamente y a 650 metros sobre el nivel del mar (m.s.n.m), para la cual se reporta una precipitación media anual de 4574 mm y una temperatura media anual de 23,3 °C. Los meses menos lluviosos y más cálidos son marzo y abril.

La estación meteorológica Quebrada Azul, dista aproximadamente 7 km al norte de la finca y esta ubicada a 83 msnm. Reporta una precipitación total anual de 3375 mm y una temperatura media anual de 28,1 °C, los meses de marzo y abril son los menos lluviosos y son los más cálidos.

3.1.2.2 Suelos y topografía

La caracterización edáfica y topográfica de la finca "El Cerro", detallada a continuación proviene del estudio realizado por Vásquez (1994). Según dicho autor, los suelos del área de estudio se clasifican en tres unidades cartográficas: dos consociaciones y un complejo. Al mismo tiempo, las primeras se subdividen en siete fases según su pendiente.

i. Consociación Quebradas

Los suelos de esta unidad cartográfica, se distribuyen hacia el extremo noreste de la finca, presentan un relieve ondulado a fuertemente ondulado con pendientes que oscilan entre un 15 y un 60 por ciento. Esta unidad abarca un total de 4,2 ha, que representan un 13 por ciento del área total del bosque. Taxonómicamente estos suelos se clasifican como Typic Haplohumult, limoso fino, isohipertérmico.

Dentro de sus características físicas presentan un drenaje interno bueno, mientras que el externo es moderadamente excesivo, dado el tipo de pendiente. Presentan un horizonte A de 7 a 12 cm de espesor de textura franco arcillosa a arenosa y un horizonte B de más de 1 m de profundidad con texturas que van de franco arcillosas a arcillosas.

Químicamente estos suelos presentan un leve desbalance del magnesio con respecto al calcio y un fuerte desbalance del potasio con respecto al calcio y al magnesio, lo cual sugiere una ligera deficiencia de magnesio y fuerte de potasio. El pH, es moderadamente ácido y la saturación de aluminio es baja, aunque tiende a aumentar

conforme aumenta la profundidad del suelo. La saturación de bases es media y tiende a disminuir con la profundidad. El fósforo es ligeramente deficitario, mientras que los elementos menores presentan balances adecuados.

ii. Consociación Cerros

Estos suelos se extienden por toda la parte sur, central y oeste de la finca, siendo los de mayor representación en el área, con 25,6 ha (80% del área total). El relieve en esta unidad varía de moderadamente ondulado a escarpado, con pendientes desde 8 a 75 por ciento. Taxonómicamente se clasifican como Typic Dystropept, francoso fino, isohipertérminco.

En cuanto a sus características físicas estos suelos tienen la particularidad de ser muy profundos, de texturas medias a moderadamente pesadas, permeables y bien estructurados. Presentan un horizonte A con una profundidad de 7 a 12 cm, son de textura franco a franco arcillosa y un horizonte B de más de 1,5 m de profundidad con texturas franco limosa a franco arcillo limosa.

Desde el punto de vista químico, estos suelos presentan una muy baja saturación de bases y un pH muy ácido. En general, los elementos calcio, maganesio y potasio se muestran bajos a muy bajos. Los elementos menores presentan un apropiado balance con excepción del hierro que aparece moderadamente excesivo

iii. Complejo barrancos

Los suelos de este complejo se distribuyen a lo largo de las corrientes de agua que se presentan en la finca, presentan pendientes superiores al 75 por ciento. El drenaje externo es extremadamente excesivo, por lo que la erosión puede ser laminar moderada o severa. Dadas las condiciones de pendientes estos suelos no son de importancia productiva, por el contrario, su uso debe destinarse a protección. El área

que ocupan corresponde a 2,8 ha (8,4%) de la superficie total.

Taxonómicamente, estos suelos se clasifican como Tropepts y Humults, a nivel de suborden.

3.1.2.3 Vegetación

El uso de las tierras posterior a la tala del bosque original fue el pastoreo de yeguas. La edad depués del abandono se estima en 28 años, aproximadamente[2]. Al no contarse con la edad exacta del bosque, los resultados que se presentarán en las secciones posteriores llevan implícitos esta limitación. No obstante, en los análisis que se realizan en la presente investigación se abordará este problema.

La vegetación del bosque secundario (con dap superior o igual a 10 cm) está dominada por la especie *Vochysia ferruginea* (40-45% del área), seguida de *Vernonia trifusculosa* (especie no comercial) y *Cordia alliodora* (Guillén 1993). Esta misma autora encontró un número variable pero importante de árboles aparentemente remanentes del bosque maduro original, donde sobresale la especie *Vochysia ferruginea*, que presenta densidades importantes que van desde 4 a 8-10 individuos por hectárea. Estos árboles se encuentran bien distribuídos por toda el área.

Durante el año 1994 un total de 19,4 ha fueron sometidas a un raleo con el fin primordial de beneficiar árboles considerados de futura cosecha y obtener algún producto de valor comercial de las especies: *Cordia alliodora*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis* y *Xylopia sericophylla* (Guillén y Gordon 1994). Según estos autores se cortaron aquellos árboles que competían directamente con los árboles de futura cosecha (individuos cuyas copas superaban o se traslapaban con los árboles de futura cosecha),

---

[2]RIGGIONI, A. 1995. Edad del bosque secundario finca El Cerro Florencia, San Carlos, C. R. (Comunicación personal).

así como aquellos que se encontraban a una distancia menor de 7 metros del árbol de futura cosecha. Además, se desvitalizaron árboles con diámetro a la altura del pecho superiores o iguales a 40 cm que competían con los individuos de futura cosecha.

3.2 Diseño del muestreo para el levantamiento de información

El levantamiento de campo que a continuación se detalla, fue llevado a cabo en el período comprendido entre los meses de febrero y mayo del año 1995.

3.2.1 Tamaño de la unidad de muestreo

Para estimar el tamaño de parcela se emplearon ocho parcelas permanentes de muestreo (40 m x 60 m, con subparcelas de 20 m x 20 m) instaladas en el área experimental por el Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales del CATIE. Se evaluaron, a partir de la combinación de las subparcelas de 20 m x 20 m, 48 parcelas de 400 (20 m x 20 m), 56 de 800 m² (20 m x 40 m) y 32 de 1600 m² (40 m x 40).

En cada uno de los casos se determinaron los coeficientes de variación correspondientes a la altura dominante, definida exclusivamente para este análisis como el promedio de los 100 árboles más gruesos por parcela (ya que las parcelas permanentes no cuentan con mediciones de altura) utilizando como primer criterio de selección que la mayoría de las alturas dentro de las parcelas presentaran coeficientes de variación menores al 30 por ciento. Según este criterio las parcelas de 400 y 800 m² resultaron satisfactorias. No obstante, dado el tamaño del área del bosque y por la necesidad de instalar el máximo número de parcelas posible, se decidió que 400 m² era un tamaño adecuado para los fines del presente estudio.

3.2.2 Número de unidades de muestreo, intensidad y su distribución en el campo

Se instalaron un total de 36 parcelas debidamente codificadas. Del número total de parcelas, 23 correspondieron a sitios donde *Vochysia ferruginea* dominó en número de árboles con diámetro a la altura del pecho superior o igual a 10 cm. Mientras tanto, 12 corresponden a sitios donde *Cordia alliodora* fue la especie dominante. Solamente en una parcela no se encontró dominancia de alguna de estas especies.

Los criterios utilizados para ubicar la unidad de muestreo fueron los siguientes:

a) Las parcelas se instalaron en la medida de lo posible de tal forma que se abarcaran todos los micrositios y, por lo tanto, que abarcaran todas las condiciones de crecimiento de las poblaciones de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora*.

b) Las parcelas se ubicaron en sitios donde se tuviera la seguridad de que se presentaba un solo tipo de suelo, para lo cual se utilizó el mapa detallado de suelos preparado por Vásquez (1994).

c) Sólamente se incluyeron sitios con potencial productivo, por lo que áreas con una pendiente superior al 50 por ciento no fueron consideradas en el muestreo. En el caso de las parcelas cercanas a quebradas permanentes o intermitentes, se guardó una distancia mínima de 20 m. También se evitó, en la medida de lo posible, la presencia de los caminos y trochas de arrastre que se encuentran en el sitio. Adicionalmente, no se guardó ninguna restricción en la parte raleada del bosque.

La intensidad de muestreo para la determinación de las variables indicadoras de la productividad del rodal, así como para el estudio de la vegetación es de

aproximadamente 5 por ciento, con un total de 36 parcelas de 0,04 ha cada una, distribuidas en un área efectiva de 29,7 ha.

3.3 Levantamiento de la información de campo

En esta fase se ejecutaron en cada unidad de muestreo (parcela) tres estudios específicos indispensables para obtener resultados que permitan alcanzar los objetivos propuestos.

3.3.1 Estructura y composición florística en cada unidad de muestreo

Las variables de la vegetación que se levantaron, así como el respectivo método de recolección, se detallan a continuación.

a) Especies comerciales. Se anotó el nombre vernáculo, el diámetro a la altura del pecho (cinta diamétrica) y la altura total de las especies comerciales (con una vara telescópica o clinómetro Suunto, según fuese necesario) de los individuos con dap superior o igual a 10 cm.

b) Especies no comerciales. A estas especies se les registró el nombre vernáculo y se les midió el diámetro a la altura del pecho para individuos superiores a 10 cm.

Para ambos grupos de especies, se realizó una clasificación de la iluminación y de la forma de su copa, según la siguiente codificación:

a) Forma de copa, según Synnot (1979; citados por Alder y Synnot 1992):

1 perfecta
2 buena
3 tolerable

4 pobre
5 muy probre

b. Clase de iluminación de copa según Dawkins (1958; adaptado por Hutchinson 1993):

1 iluminación vertical plena además de lateral (emergente)
2 iluminación vertical plena
3 iluminación vertical parcial
4 iluminación oblicua únicamente
5 sin ninguna iluminación directa

3.3.2 Estudio de fertilidad de suelos

El estudio de fertilidad de los suelos se justificó dado que aunque el estudio realizado por Vásquez (1994) proporciona información sobre las propiedades físicas y químicas de los mismos, la presente investigación requiere además cuantificar diferencias pequeñas (dentro de parcelas) en cuanto a la variabilidad edáfica y topográfica del sitio. Esta información es necesaria para construir los modelos estadísticos predictivos.

En total se recolectaron 25 muestras de suelo compuestas de las cuales 11 se consideraron como repeticiones, debido a la homegeneidad topográfica del terreno.

El procedimiento para la toma de muestras de suelo en cada parcela de 0,04 ha se detalla a continuación:

a) Se fijó la profundidad de muestreo representativa del horizonte A entre 0 y 12 cm, mientras que para el horizonte B, entre 12 y 30 cm. Esto basado en el estudio de suelos realizado por Vásquez (1994) quien determinó que la profundidad del horizonte A en los suelos del bosque oscila entre 0 y 12 cm. Para el muestreo del horizonte B se tomó en cuenta que la mayor parte de las raíces se encuentran por lo menos hasta los 30 cm de profundidad.

b) Se tomaron cinco submuestras de suelo con barreno para ambas profundidades.

La primera hacia el centro de la parcela y el resto hacia los extremos de la misma, siempre buscando la representatividad de la parcela.

c) Las cinco submuestras de cada parcela de 0,04 ha se mezclaron y homogeneizaron, para obtener así una muestra representativa de los primeros 12 cm y otra entre 12 y 30 cm.

El procedimiento y las variables topográficas recolectadas en el campo fueron las siguientes:

a) Grado de pendiente. Partiendo de el hecho de que uno de los lados de mayor longitud se encontraba sobre la curva de nivel de mayor valor, este se dividió en dos partes iguales, donde se midió con clinómetro Sunnto la pendiente en porcentaje, para luego obtener un promedio.

b) Posición de la parcela en la pendiente. Se codificó de la siguiente forma:

1 parte alta
2 parte media
3 parte baja

3.3.3 Muestreo foliar

La toma de muestras de hojas de los árboles se efectuó durante los meses de julio y agosto del año 1995. Se recolectaron dentro de las mismas 36 parcelas instaladas, un total de 46 muestras de *Vochysia ferruginea* y 13 muestras de *Cordia alliodora*.

En cada parcela se recolectaron dos árboles de la misma especie. No obstante, en algunas parcelas no fue posible colectar hojas ni siquiera en un individuo (sobretodo

en parcelas dominadas por *C. alliodora*), debido principalmente a que en la época de recolección la mayoría de los árboles se encontraban sin hojas o con hojas muy jóvenes. Otro aspecto que contribuyó a esta situación fue la humedad en los fustes de los árboles y que iba en contra de la seguridad del escalador.

Los criterios utilizados en el muestreo fueron los siguientes:

a) Las muestras de hojas debieron corresponder a árboles con clases de iluminación 1 y 2, según la clasificación utilizada en el presente estudio.

b) Se recolectaron hojas sólo de la parte más alta de la copa, tratando de colectar por toda su extensión.

c) Se llevaron al laboratorio aquellas hojas consideradas maduras, producidas este año y que no presentaran daños por herviboría o patógenos.

3.4 Análisis del contenido de nutrientes del suelo y follaje

3.4.1 Suelo

Los análisis físico-químicos de las muestras de suelo por horizonte, fueron llevados a cabo en el laboratorio del Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica, cuyos métodos se resumen a continuación (Henríquez *et al* 1995):

a) pH: utilizando un potenciómetro, con una relación suelo-agua de 1:2,5

b) Fósforo, potasio, hierro, cobre, zinc y manganeso: extraídos con solución Olsen modificado ($NaHCO_3$ 0,5 M + EDTA 0.01 M+ Superfloc 0,01 pH 8,5).

c) Calcio, magnesio: extraídos con una solución de KCl 1 M.

d) Azufre y boro: utilzando como solución extractora fosfato de calcio ($CaPO_3$).

e) Acidez intercambiable: utilizando como sal neutra KCl 1M, titulando con una solución básica (NaOH 0,01 N). Para determinar la cantidad de aluminio, se realizó una retitulación con una solución ácida (HCl 0,01 N).

f) Materia orgánica: utilizando la metodología de Walkley y Black (1938), que se fundamenta en lograr la oxidación de la materia orgánica mediante el uso de dicromato de potasio 1 M, reacción que es catalizada con ácido sulfúrico concentrado, para obtener por titulación el porcentaje de carbono orgánico presente que luego se multiplica por un factor empírico de 1,72.

g) Textura: empleándo el método de Bouyoucos.

3.4.2 Foliar

Los análisis foliares fueron llevados a cabo en el laboratorio de suelos del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, siendo el procedimiento utilizado el sugerido por Henríquez *et al* (1995).

Las muestras estuvieron compuestas por 100 a 300 hojas por árbol y especie, donde cada una de ellas fue lavada con agua destilada y secadas al horno a setenta grados centígrados durante setenta y dos horas, para luego molerlas y almacenarlas en frascos de vidrio.

Las muestras foliares fueron digeridas en húmedo con una mezcla nitroperclórica, para obtener así el concentrado a partir del cual se cuantificaron los siguientes elementos:

a) Calcio, magnesio, potasio, manganeso, cobre, hierro, zinc y aluminio; determinados en un espectofotómetro de absorción atómica.

b) Para la concentración de fósforo se utilizó la metodología empleada para suelos (acápite 3.4.2) y se determinó colorimétricamente.

c) El contenido de azufre, al igual que en los análisis de suelos, fue determinado turbidimétricamente a partir del concentrado.

3.5 Análisis de los datos de campo

3.5.1 Caracterización general del bosque

Se estimaron para cada una de las parcelas las siguientes variables:

a) Número de árboles: se obtuvo el número de árboles por parcela y por hectárea, tanto de especies comerciales como no comerciales.

b) Area basal: se estimó para especies comerciales, no comerciales y el total; por parcela y hectárea, mediante la fórmula general:

$$g = \sum d_i^2 * 0.7854$$

donde:

g = área basal (m^2) por parcela

d_i = diámetro a la altura del pecho para especies comerciales y/o no comerciales.

c) Altura media. Se estimó para las especies *V ferruginea* y *Cordia alliodora*; calculado como la sumatoria de las alturas para cada especie y dividida entre el correspondiente número de individos.

Para cada una de las tres variables, y sólamente en el caso de las especies *V ferruginea* y *C. alliodora*, se estimó también el incremento medio anual (IMA), definido como el cociente entre el valor actual de la variable dasométrica (i.e. dap, g, altura media) y la edad del bosque (28 años).

d) Altura dominante: como un promedio de los cuatro árboles más altos por parcela (100 árboles/ha). Este procedimiento se realizó para cada una de las especies comerciales de interés en este estudio: *V. ferruginea* y *C. alliodora*. Adicionalmente se estimó el correspondiente coeficiente de variación.

De las 36 parcelas instaladas, en 24 de los casos fue posible estimar la altura dominante correspondiente de *V. ferruginea* y en 13 de *C. alliodora*. Debe aclararse, que sólo en un caso fue posible encontrar cuatro árboles de ambas especies en una misma parcela.

3.5.2 Caracterización de la variabilidad edáfica y topográfica del sitio

Para la caracterización de la fertilidad de los suelos se realizaron diagramas de frecuencias para todos los sitios que componen la muestra, clasificándolos según los niveles críticos estipulados por Bertsch (1987) y que se detallan en el Cuadro 1. Las categorías para la clasificación del porcentaje de materia orgánica en el suelo fueron tomadas de Montes de Oca y Cervantes (s.f.).

Como complemento se utilizó el PROC PRINCOM del SAS/STAT (1993), empleándose la opción STD, para obtener los componentes principales de la matriz estandarizada. Las variables que se incluyeron en el análisis fueron las mismas que se detallan en el Cuadro 1, además de el porcentaje de pendiente, la posición de la parcela en la pendiente, los porcentajes de arena, limo y arcilla. Se incluyeron en el análisis las variables edáficas correspondientes a ambas profundidades de muestreo.

Cuadro 1. Niveles críticos para las propiedades químicas empleados en la interpretación de análisis de suelos en cultivos agrícolas. Tomado y adaptado de Bertsch (1987).

VARIABLE	CATEGORIA		
	BAJA	MEDIA	ALTA
pH agua 1:2,5	<5,5	5,6 - 6,5	> 6,5
Ac (Acidez)(cmol(+)/L	< 0,5	0,5 - 1,5	> 1,5
BAS (Suma de bases) (cmol(+)/L)	< 5	5 - 25	> 25
CICE (cmol(+)/L)	< 5	5 - 25	> 25
Ca (cmol (+)/L)	< 4	4 - 20	> 20
Mg (cmol (+)/L)	< 1	1-5	> 5
K (cmol (+)/L)	< 0,2	0,2 - 0,6	> 0,6
Ca : Mg		2 - 5	
Ca : K		5 - 25	
Mg : K		2.5 - 15	
Ca + Mg :K		10 -40	
P (mg/L)	< 10	10 - 20	> 20
Zn (mg/L)	< 2	2 - 10	> 10
Mn	< 5	5 - 50	> 50
Fe	< 10	10 - 100	> 100
Cu	< 2	2 - 20	> 20
B		0,2 - 8	
% MO	< 2,0	2,1 - 4,0	4,0 - 10

CICE: capacidad de intercambio catiónica efectiva %MO: porcentaje de materia orgánica

Se seleccionaron aquellas variables que más contribuyeron a explicar la variación de cada componente principal, a partir de los componentes que explicaron la mayor proporción de la variación total. Esto se realizó utilizando en el análisis el total de los sitios (37) y los sitios donde dominaron las especies de *V. ferruginea* (24) y *C. alliodora* (13), en forma individual.

3.5.3 Diferenciación de nichos de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora*

Para demostrar la diferenciación de nichos de las especies de interés, se analizaron las frecuencias por parcela de cada una de las especies, lo cual generó la hipótesis de que estas especies eventualmente se distribuyen en el bosque según una gradiente edáfica y topográfica.

Para detectar posibles diferencias entre los requerimientos edáficos y topográficos entre las poblaciones de *V. ferruginea* y *C. alliodora*, se aplicó la prueba no paramétrica Mann-Whitney del PROC NPAR1WAY de SAS/STAT (1993), comparándose las distribuciones de cada una de las variables edáficas y topográficas.

3.5.4 Efecto de la variación edáfica y topográfica sobre la productividad de las especies de interés

Debido a los resultados obtenidos según la sección 3.5.3, el efecto ambiental sobre la capacidad productiva del sitio, se trató por separado para las especies de interés.

Se determinó el estado nutricional de las especies de interés por lo que se calcularon y se compararon mediante una prueba Mann-Whithney, para cada nutriente, los promedios respectivos y se discutieron con los reportados en la literatura. Además se generaron los coeficientes de correlación por especie entre las concentraciones de los elementos en el suelo en los primeros 12 cm de profundidad y sus análagos en las hojas.

La altura dominante (a los 28 años) de cada una de las especies de interés se seleccionó como variable representativa de la capacidad productiva del sitio. Esta altura se correlacionó con cada una de las variables del suelo señaladas en el Cuadro 1, para ambas profundidades de muestreo, incluyéndose además el porcentaje de pendiente, la posición de la parcela en la pendiente y los porcentajes de arena (%A), limo (%L) y arcilla (%Ar). Lo anterior se realizó empleando dos conceptos de altura dominante: el primero que incluyó 4 árboles por parcela (100/ha) y el segundo, donde se emplearon solamente 2 árboles por parcela con clases de iluminación 1 y 2 (50/ha).

Para detectar el problema de multicolinealidad entre las variables ambientales se utilizó el siguiente procedimiento (Campos 1989, 1990):

a) Construcción de una matriz de correlación: esta se construyó utilizando las variables ambientales cuantificadas a ambas profundidades. Con esta matriz se analizó la estructura de la dependencia entre las variables predictivas, clasificándose los coeficientes de correlación en los rangos: $r>0,90$, $0,90 >r> 0,70$, $0,70 >r> 0,50$.

b) Determinación del factor de inflación de la variancia (FIV), para la inversa de la matriz de correlación (1 / r) de las variables ambientales.

Al no encontrarse problemas de multicolinealidad, se procedió a ajustar los modelos de regresión para lo cual se seleccionaron, luego de la inspección gráfica, aquellas variables que presentaron coeficientes de correlación estadísticamente significativos ($p < 0,1$) con la altura dominante. Utilizando el PROC REG del SAS/STAT (1993), se aplicó con éste juego de variables el método de regresión hacia adelante (FORWARD), para obtener así los modelos definitivos.

Los supuestos en que se basan los modelos de regresión múltiple fueron evaluados con las opciones brindadas por el PROC GLM del SAS/STAT (1993).

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Caracterización general del sitio

4.1.1 Estructura y composición florística

En el Cuadro 2 se muestra un resumen de la abundancia de las especies botánicas de mayor frecuencia encontradas en las 36 parcelas estudiadas. La lista de especies completa, así como su ocurrencia se presenta en el Anexo 1.

Cuadro 2. Número de árboles y área basal para las especies de mayor ocurrencia en el bosque de la finca El Cerro, para el conjunto de árboles con dap ≥ a 10 cm, en 36 parcelas estudiadas. Entre paréntesis se encuentra el mínimo y el máximo, respectivamente, de la variable evaluada.

Especie	Número de árboles promedio (N/ha)	Area basal promedio (m^2/ha)
Vochysia ferruginea	209 (25-550)	10,3 (0,0016-22,9)
Cordia alliodora	111 (25-325)	4,0 (0,62-9,27)
Miconia sp	109	2,0
Xylopia sericophylla	69	1,0
Rollinia microsepala	32	1,5
Las demás especies	168	7,0
Total	477	16,0

En total se encontraron 42 especies arbóreas de las cuales, las especies de interés para la presente investigación *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*, son las que ocurren con mayor frecuencia y dominan, a la vez, en área basal (Cuadro 2). Estos resultados concuerdan con los resultados provenientes del inventario forestal realizado por Guillén (1993) para el mismo bosque.

Finegan y Guillén (1992) encontraron en bosques secundarios con edades aproximadas entre 15 y 25 años ubicados en la zona de Sarapiquí, Costa Rica, que el número de árboles con dap superiores a 10 cm osciló entre 510 - 760 por ha, con áreas basales entre los 16 y 25 m²/ha. Estos últimos autores encontraron en el bosque de 25 años, 133 árboles por hectárea de la especie *Vochysia ferruginea*.

En el Cuadro 3 se presenta la información correspondiente a variables dasométricas, tanto para los 36 parcelas estudiadas, así como para los sitios asociados[3] con *V. ferruginea* y *C. alliodora* individualmente. Cuando se trata de todos los sitios, se incluyen en el caso del dap, el área basal, tanto especies comerciales, como de las no comerciales, mientras que la altura corresponde sólo a individuos comerciales.

Para *V. ferruginea*, se encontró un dap promedio de 24,0 cm y una altura total promedio de 19,3 m, superiores a los encontrados para *C. alliodora* y cuando se trata de todas las especies (Cuadro 3).

En el caso de la altura total promedio, tanto la correspondiente a *V. ferruginea*, a *C. alliodora* y a todas las especies comerciales son prácticamente iguales.

---

[3] A partir de este momento cuando se trate de "sitios asociados con" una de las dos especies o "sitios dominados por" una especie u otra, se refiere a los sitios donde la especie a la que se hace referencia es mayor en número de árboles que la otra. Se dará por entendido entonces que los resultados se basaron en la altura dominante de esa especie.

Cuadro 3. Diámetro a la altura del pecho (dap), altura total (alt tot) promedios, para todas las especies, *V. ferruginea* y *C. alliodora*; con sus respectivos rangos (valores mínimos y máximos), coeficientes de variación (CV%) e incrementos medios anuales (IMA), para individuos con dap ≥ a 10 cm.

	Todas las especies	*Vochysia ferruginea*	*Cordia alliodora*
Dap (cm)			
Promedio	18,9	24,0	20,4
Rango	10,0- 51,2	10,4- 51,2	11,0- 33,9
IMA (cm/año)		0,8	0,7
Alt tot (m)			
Promedio	19,5	19,3	20,3
Rango	7,5 - 31,0	7,5 - 31,0	9,6 - 30,4
IMA (m/año)		0,7	0,7

El incremento diamétrico medio anual de *V. ferruginea* es de 0,8 cm/año, mientras que el correspondiente a la altura total se aproxima a los 70 cm por año (Cuadro 3). Finegan y Guillén (1992), para un bosque de 25 años de edad, reportan incrementos medianos anuales en diámetro para esta especie de 1 cm, para un período de medición de cinco años. En plantaciones forestales puras jóvenes de *V. ferruginea* se reportan incrementos medios anuales en diámetro entre 2 y 3,5 cm, y en altura promedio entre los 1,7 y 2,7 m por año (González y Fisher 1994, OET e ITCR 1995).

Para *C. alliodora* (Cuadro 3) el incremento medio anual estimado para el diámetro es de 0,7 cm y en altura total se aproxima a 70 cm. Nótese que estos incrementos son muy similares a los estimados para *V. ferruginea*. CATIE (1994) reporta para sitios en Costa Rica, en plantaciones forestales puras, incrementos medios anuales en diámetro que oscilan entre 1 y 1,5 cm, pudiendo alcanzar en algunos casos los 2 cm, para edades que van desde los 10 a los 15 años. Para los mismos sitios se reportan incrementos medios anuales en altura total promedio que oscilan entre 0,9 m y 1,3 m, pudiéndose encontrar incrementos cercanos a los 2 m anuales.

Los datos del incremento reportados anteriormente, coinciden con los encontrados en plantaciones forestales establecidas en Surinam, para sitios cuyas condiciones de crecimiento se consideran ventajosos para *C. alliodora* (Vega 1977, citado por Greaves y McCarter 1990). Este mismo autor señala que en sitios de bajo rendimiento, el incremento medio anual en diámetro para las plantaciones jóvenes oscila entre 0,6 y 1,1 cm.

Según se señaló en la sección metodológica (3.1.2.3), el bosque fue sometido a un tratamiento de raleo en el último trimestre de 1994. Por lo tanto, la muestra que se analiza en el presente estudio incluye parcelas tanto tratadas, como no tratadas. En el Cuadro 4, se presenta una comparación de medias entre las variables diámetro a la altura del pecho, altura total, altura dominante y área basal de todas las especies en el

Cuadro 4. Comparación de promedios entre parcelas sometidas a raleo y parcelas no raleadas del diámetro a la altura del pecho, altura dominante, altura total de la especie individual, área basal de todas las especies y la correspondiente a la especie individual para individuos ≥ 10 cm dap. Letras iguales en una misma fila significan que no hay diferencias estadísticamente significativas al 5%.

	Vochysia ferruginea		*Cordia alliodora*	
Variable	Parcelas raleadas	Parcelas no raleadas	Parcelas raleadas	Parcelas no raleadas
Dap (cm)	21,7 a	19,9 a	18,7 a	17,3 a
Alt. dom. (m)	22,75 a	22,14 a	22,0 a	22,5 a
Alt. tot. (m)	20,61 a	18,9 a	20,2 a	19,9 a
G/ha (m^2) (todas las especies)	13,5 a	17,4 a	12,7 a	17,3 a
G/ha (m^2) (especie)	9,1 a	11,3 a	2,1 a	5,0 a

sitio y las de las especies individuales de interés.

De acuerdo con el Cuadro 4, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para sitios dominados por *C. alliodora* ni los dominados por *V. ferruginea*, entre parcelas sin raleo y con raleo cuando se comparan las variables diámetro a la altura del pecho, la altura dominante, el área basal del total de las especies y la altura promedio y el área basal de la especie individual.

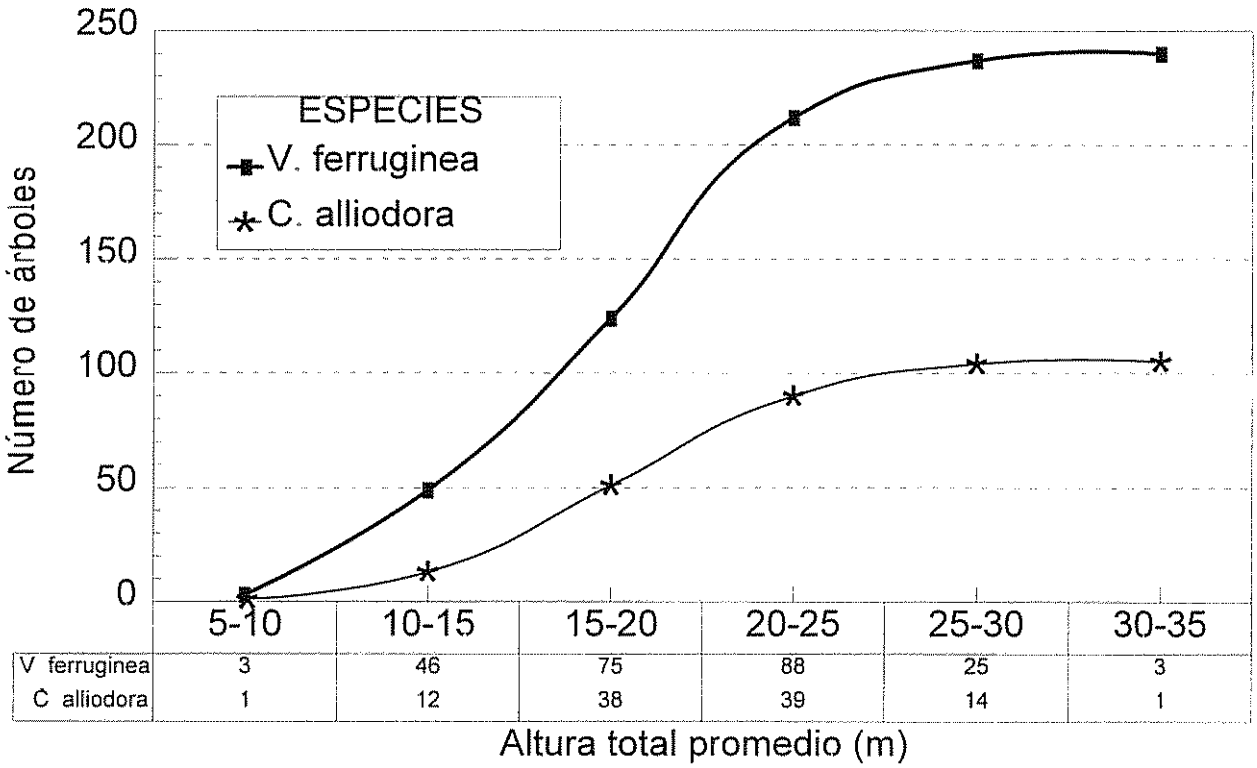
La distribución de alturas totales por clases (Figura 2) muestra que el 50 por ciento de los individuos de *V. ferruginea* y el 51 por ciento de los individuos de *C. alliodora* presentan alturas superiores a los 20 m. Estos porcentajes aumentan al 80 por ciento y 88 por ciento respectivamente si se disminuye la altura de referencia a 15 m. Entre los 15 y 25 m se presentan las mayores frecuencias (66% para *V. ferruginea* y 73% para *C. alliodora*)

Lo anterior sugiere que estas especies presentan doseles relativamente uniformes con un número importante de árboles dominantes y codominantes. Las distribuciones de alturas parecen respaldar el supuesto de que se trata de poblaciones aproximadamente coetáneas.

Luego de este análisis es posible delinear tendencias generales que apoyen exámenes posteriores:

a) El número de individuos totales y el área basal son muy similares a los encontrados en otros bosques secundarios de edades y condiciones de crecimiento similares.

b) La abundancia de *V. ferruginea* es superior a la encontrada en otros bosques secundarios de edad similar.



	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35
V ferruginea	3	46	75	88	25	3
C alliodora	1	12	38	39	14	1

Figura 2. Distribución acumulada del número de árboles por clase de altura total para las especies *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*. El cuadro que acompaña la figura reporta el número de árboles absoluto por clase de altura.

c) La altura dominante de ambas especies no es estadísticamente diferente entre los sitios raleados y aquellos en su estado natural.

d) La mayoría de los árboles encontrados son de porte alto, lo que se traduce en un dosel homogéneo, con un buen número de árboles dominantes y codominantes de ambas especies.

4.1.1.1 La altura dominante como posible indicador de la capacidad productiva del sitio

En los Cuadros 5 y 6 se muestran las alturas dominantes, por parcela para *V. ferruginea* (24 sitios) y *C. alliodora* (13 sitios) y su respectivo coeficiente de variación.

Para *V. ferruginea* (Cuadro 5) la altura dominante promedio fue de 22,4 m y el rango entre 15,7 m y 29,0 m que puede indicar en parte variación entre los sitios.

En el caso de *C. alliodora*, la altura dominante promedio para los 13 sitios analizados alcanzó los 22,4 m, con mínimo de 20,7 m y un máximo de 24,0 m. El rango de 3,3 m, hace pensar en la posibilidad de que en los sitios donde se encontró esta especie, son homogéneos en términos de los factores de sitio (Cuadro 6).

La homogeneidad en el promedio de los cuatro árboles que componen la altura dominante, asegura que estos individuos representan condiciones de crecimiento uniformes dentro de la parcela. Bajo estas condiciones deben mencionarse el estado fitosanitario de los árboles, individuos que no sean dominantes o mezclas de rodales con capacidad productiva diferente.

Tal y como lo señalan muchos estudios realizados en plantaciones forestales puras, tanto a nivel regional (e.g. Campos 1989), así como a nivel local (e.g. Vásquez

Cuadro 5. Altura dominante (cuatro árboles más altos por parcela) y su respectivo coeficiente de variación para la especie *Vochysia ferruginea*

PARCELA	ALT DOMINANTE (m)	C V (%)
CR_O1P1	24.0	5,9
CR_FO1P7	24.8	16,6
CR_FO1P8	27.8	7.0
CR_FO2P9	19,8	13.0
CR_FO3P5	23.5	7.7
CR_MO1P3	29.0	5,6
CR_O1P12	26.5	6.2
CR_O1P13	26.2	5.6
CR_O1P2	22.5	5.9
CR_O1P3	25.9	14.2
CR_O2P18	19,0	18.8
CR_O2P4	20.2	8.5
CR_O2P5	21.7	3.3
CR_O3P10	18.3	11.1
CR_O3P11	17.8	12.9
CR_O3P15	21.1	8.1
CR_O3P6	21.2	8.8
CR_O3P7	22.0	6.8
CR_O3P8	17,0	8.9
CR_O3P9	15.7	4.1
QB_FOP1	23.9	7.7
QB_FOP2	20.0	17.5
QB_FOP3	26.2	3,2
QB_FOP4	23,7	3.8

Cuadro 6. Altura dominante (cuatro árboles más altos por parcela) y su respectivo coeficiente de variación para la especie *Cordia alliodora* [4].

PARCELA	ALT. DOMINANTE (m)	C V (%)
CR_FO2P9	22.0	11.7
CR_FO2P2	21,9	5,5
CR_FO2P3	22,8	19,3
CR_FO3P1	22.2	14,0
CR_FO3P4	21,4	11.4
CR_FO3P6	22.8	9.3
CR_MO2P1	21.6	7.7
CR_MO2P2	22.7	17.6
CR_O4P14	23.1	16.7
QB_OP2	24.0	14.6
QB_OP3	23.8	10.4
QB_OP4	20.7	9.8
QB_OP1	22.4	13.0

[4] Es importante recordar el hecho de que solamente en una parcela fue posible encontrar por lo menos 4 individuos de ambas especies Por esta razón la parcela cuyo código es el CR-FO2P9 aparece tanto en el Cuadro 6, así como en el 7. Esto hace que en el texto se haga referencia al número de sitios muestreados, treinta y siete (37), aunque en el terreno se establecieron treinta y seis parcelas (36).

y Ugalde 1994) la altura dominante ha sido un buen parámetro indicador de la productividad de un sitio determinado, y está integrada en el concepto de índice de sitio, mundialmente utilizado en este tipo de ecosistema (Hägglund 1981).

En contraposición, el diámetro y la altura promedio no se consideran buenos indicadores de la calidad de sitio, principalmente por su sensibilidad a intervenciones silviculturales. A pesar de no encontrarse diferencias estadísticamente significativas para las variables diámetro, altura promedio o área basal entre parcelas raleadas y no raleadas, es claro que el tratamiento afectó el área basal de todas las especies, existiendo una diferencia de 3 a 4 m² (Cuadro 4). Adicionalmente no se cuenta hasta la fecha de datos que aclaren la respuesta del bosque al raleo en términos del crecimiento. Por lo tanto, este acápite centra su atención en discutir las posibilidades de utilizar la altura dominante como variable cuantitativa que represente el potencial productivo de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora* dentro del bosque secundario estudiado.

Por otra parte, existen condiciones adicionales al hecho de que la "altura dominante" esté conformada por el promedio de los 100 árboles más altos por hectárea: las copas de tales individuos deben recibir una cantidad de luz adecuada y la misma, tal y como lo señala Finegan (1993b), debe tener la capacidad de utilizar en forma eficiente la luz que recibe.

En el Cuadro 7 se presenta un resumen de las variables de copa para los árboles dominantes de las especies estudiadas. Debe notarse que el 92 por ciento de las copas de los árboles más altos de *V. ferruginea* (que conforman la altura dominante) están bien iluminados (luz vertical plena y lateral + vertical plena), mientras que el 87 por ciento tienen una forma de copa buena (perfecta + buena). Por su parte, el 89 por ciento de los individuos más altos de *C. alliodora* se encuentran bien iluminados y el 92 por ciento presentan una copa completa.

Cuadro 7. Número de árboles y su respectivo porcentaje por especie, respecto a la clase de iluminación y forma de copa según la clasificación de Hutchinson y Dawkins, respectivamente; para el total de los árboles dominantes (cuatro por sitio).

		Vochysia ferruginea		*Cordia alliodora*	
		Número de árboles	%	Número de árboles	%
ILUMINACION	VERTICAL PLENA Y LATERAL (1)	25	26,0	21	40,4
	VERTICAL PLENA (2)	63	65,6	26	50,0
	VERTICAL PARCIAL (3)	7	7,3	4	7,7
	OBLICUA (4)	1	1,0	1	1,9
	TOTAL	96	100	52	100
FORMA DE COPA	PERFECTA	19	19,8	15	28,8
	BUENA	64	66,7	33	63,5
	MEDIA COPA	13	13,5	4	7,7
	TOTAL	96	100	52	100

El hecho de encontrar individuos con cierto grado de supresión dentro de los sitios, podría subestimar el verdadero potencial productivo del sitio, ya que en el caso de no estar en tales condiciones se esperaría que su crecimiento en altura fuese mayor.

Es importante aclarar que en el caso de *V. ferruginea*, los árboles dominantes que presentan iluminación vertical parcial y oblicua, están distribuidos en 5 de las 24 parcelas donde esta especie domina, y en dos de ellas se encuentran dos individuos -de los cuatro que conforman la altura dominante- con iluminación deficiente. En el caso del *C. alliodora* sólo en una de las parcelas donde domina, dos de los cuatro individuos que representan la altura dominante no presentan buena iluminación. Tres parcelas presentaron al menos un individuo con mala iluminación.

El problema de la iluminación junto a la mezcla de especies con tasas de crecimiento diferentes, conlleva a cuestionarse el hecho de que si los árboles considerados actualmente dominantes (i.e. con los que se estimó la "altura dominante"), lo han sido desde el momento del abandono, lo cual es un requisito para su empleo como indicador del potencial productivo del sitio (Smith 1986). Este mismo inconveniente es uno de los inherentes al concepto mismo de "altura dominante", aun cuando se le emplea en plantaciones forestales (Daniel *et al* 1979).

4.1.1.2 Asociación de la altura dominante con otras variables dasométricas

Debido al hecho de que el bosque estudiado fue sometido a un raleo en 1994, es necesario separar del análisis la relación entre la altura dominante y las variables dasométricas consideradas aquí, como lo son el diámetro a la altura del pecho, la altura total promedio y el área basal por hectárea.

La asociación entre la altura dominante y otras variables dasométricas estimadas, varió según la especie, pero no en forma importante si se compara las áreas sometidas al tratamiento con las no tratadas y cuando no se hace distinción entre los sitios, según lo muestra el Cuadro 8.

En el caso de *V. ferruginea* se encontraron correlaciones importantes entre la altura dominante y otras variables dasométricas cuando en el análisis se incluyeron todas las parcelas, tanto como para los tratamientos por separado (Cuadro 8).

La razón de no encontrar diferencias entre áreas raleadas y no raleadas puede atribuirse a que este tratamiento probablemente no alteró significativamente la estructura de los mismos, o por lo menos de los sitios incluidos en este estudio. Es decir, que en el raleo se eliminaron principalmente individuos pequeños y medianos en diámetro y altura que entorpecían el crecimiento de árboles considerados de futura cosecha (Guillén y Gordon 1993). Esto implica que hubo individuos de los mismas estaturas que quedaron en el sitio, reduciéndose el número de árboles y homegeneizando la calidad de la masa en términos comerciales. A lo anterior debe agregarse que la altura dominante entre los sitios, tratados y no tratados fue prácticamente la misma (22,7 y 22,2 m, respectivamente).

El hecho de que la altura dominante este bien correlacionada con la productividad del sitio (e.g. área basal y altura total promedio, en este caso), tanto en sitios raleados, así como en no intervenidos, indica que la primera es un buen indicador de la capacidad o potencial productivo del sitio, y que probablemente no fue afectada por el raleo ejecutado. Debe recordarse que la medida ideal de potencial productivo de un sitio determinado, por lo menos en rodales coetáneos puros, es la medida del volumen por unidad de área y de tiempo (Carmean 1975; Daniel *et al* 1979; Clutter *et al* 1983).

Otro resultado que apoya lo anterior, es el hecho de que la altura dominante representa o podría interpretarse como un posible indicador de la productividad, no sólo

Cuadro 8. Coeficientes de correlación (%) entre la altura dominante de las especies *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*, y el diámetro a la altura del pecho (dap), altura total de la especie individual y áreas basales de cada una de las especies de interés y del total de especies encontradas.

	Coeficientes de correlación (%)					
	Vochysia ferruginea			*Cordia alliodora*		
	Raleadas	No raleadas	Todas las parcelas	Raleadas	No raleadas	Todas las parcelas
Dap	56,3 ns	66,8 **	57,7 **	ns	23,1 ns	41,70 ns
Alt. total	91,3 **	90,1**	87,3 **	ns	31,5 ns	39,8 ns
G/ha todas las especies	86,9 **	92,0 **	78,9 **	ns	12,0 ns	1,2 ns
G/ha por especies	65,2 *	46,8 ns	51,1 **	6,0 ns	31,1 ns	44,6 ns

Nota: ** $p < 0,01$, * $0,01 < p < 0,05$

de *V. ferruginea*; sino de todas las especies, dado que esta altura muestra coeficiente de correlación de 87, 92 y 79 por ciento, respectivamente, con el área basal, tanto de sitios raleados, no intervenidos y por supuesto, cuando se incluyen en el análisis todos los sitios (Cuadro 8).

Por lo tanto, en bosques de la tercera etapa de la sucesión secundaria dominados por *V. ferruginea*, la altura dominante de esta especie parece ser un buen indicador de la ocupación del sitio (G/ha) y por ende de la productividad del sitio.

En plantaciones forestales puras se han encontrado correlaciones fuertes entre la altura dominante y otras variables dasométricas del rodal, que indican que la altura dominante, empleada en la estimación del índice de sitio, expresa en forma adecuada la capacidad de producción del rodal (Spurr y Barnes 1980).

Campos (1989) encontró en plantaciones jóvenes de *Eucalyptus camaldulensis* distribuidas en América Central correlaciones considerables entre la altura dominante y la altura promedio (r = 0,97) y entre la primera y el diámetro a la altura del pecho (r = 0,95).

Para la especie *C. alliodora*, tal y como lo muestra el Cuadro 8, no se encontraron correlaciones estadísticamente significativas, entre la altura dominante y las variables dasométricas estimadas. Posiblemente, esta falta de correlación pueda atribuirse a las pocas observaciones (13) que se pudieron recolectar dados los criterios considerados para la instalación de parcelas (ver sección 2). Adicionalmente, debido a que posiblemente los sitios donde *C. alliodora* domina sean homogéneos (en términos de los factores ambientales), lo que se refleja en un bajo rango de altura dominante (acápite 4.1.1.1), contribuye a que no se hallan encontrado correlaciones estadísticamente significativas.

Luego del análisis de los resultados presentados en esta sección, es importante destacar tendencias generales que ayuden a apoyar o rechazar la hipótesis planteada en la presente investigación:

a) La altura dominante, estimada como el promedio de los cuatro árboles más altos por parcela presenta para ambas especies, coeficientes de variación bajos por lo que se puede considerar un potencial indicador de la capacidad productiva del sitio.

b) Para el caso de bosques secundarios en la tercera fase de la sucesión, el concepto de altura dominante debe incluir no sólo el promedio de los 100 individuos más altos por hectárea; sino que estos deben necesariamente estar bien iluminados.

c) El hecho de que en este estudio se utilicen algunos árboles con iluminación oblicua en el caso de unas cuantas parcelas, genera una incertidumbre en los resultados, dado que puede ser que en estos casos no se represente en forma adecuada el potencial de sitio, como se explicó en el texto.

d) No obstante, si se recurre solamente a individuos con clases de iluminación vertical plena y lateral; y vertical plena, se puede correr el riesgo de no encontrar un número suficiente de individuos, según la definición de altura dominante empleada en el presente trabajo.

e) Un resultado que apoya la tesis de que la altura dominante podría funcionar como un indicador de la capacidad productiva, por lo menos para *V. ferruginea* en bosques secundarios de etapas avanzadas, es el hecho de que esta última presenta correlaciones estadísticamente significativas con variables del rodal, tales como el área basal y la altura total promedio, independientemente si el sitio fue raleado o no.

f) Debido a la homogeneidad encontrada en los valores de altura dominante entre parcelas de *C. alliodora* (con un rango de 3.3 m), existe la posibilidad de que esta especie esté presente en sitios relativamente homogéneos, en términos de las condiciones ambientales.

4.1.2 Caracterización de la variación edáfica y topográfica

Para tener un indicio de lo que el ambiente le "ofrece" a las especies de interés, expresado en términos de las variables que aquí se cuantificaron, es necesario primero

investigar sobre las condiciones y el estado de nutrientes en el suelo.

Una forma de visualizar este estado de nutrientes es observando las estadísticas básicas de cada una de las variables utilizadas, en términos del promedio, máximo, mínimo y coeficiente de variación que se presentan en el Anexo 2 para los sitios dominados por *V. ferruginea* y *C. alliodora* respectivamente.

En el caso de algunos elementos, estos presentan valores máximos y mínimos ya sea deficientes, en niveles medios o altos, si se les compara con su nivel crítico para cultivos agrícolas, según lo establecido por Bertsch (1987, Cuadro 1) según sea el caso (Anexo 2). Lo anterior, dado que en los sitios, los contenidos de nutrientes son variables en diferente grado, tal como lo muestran los coeficientes de variación, por lo que el promedio o la mediana, es una simplificación de la realidad que muestra un comportamiento generalizado de las variables, perdiéndose información que para los objetivos del presente trabajo es de suma importancia.

Para fines el presente trabajo, se considera que un análisis más detallado lo brinda la distribución de frecuencias de los sitios, agrupando las variables edáficas (Webster 1977) según estén relacionadas con el estatus de bases, la acidez, el contenido de fósforo y la materia orgánica o los elementos menores; tal y como se detalla en el siguiente acápite.

Es importante señalar que para los análisis presentados a continuación los resultados son aplicables dentro de los rangos encontrados para las variables edáficas y topográficas que se presentan en el Anexo 2 para las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora*, y exclusivamente para el bosque donde se realizó el muestreo.

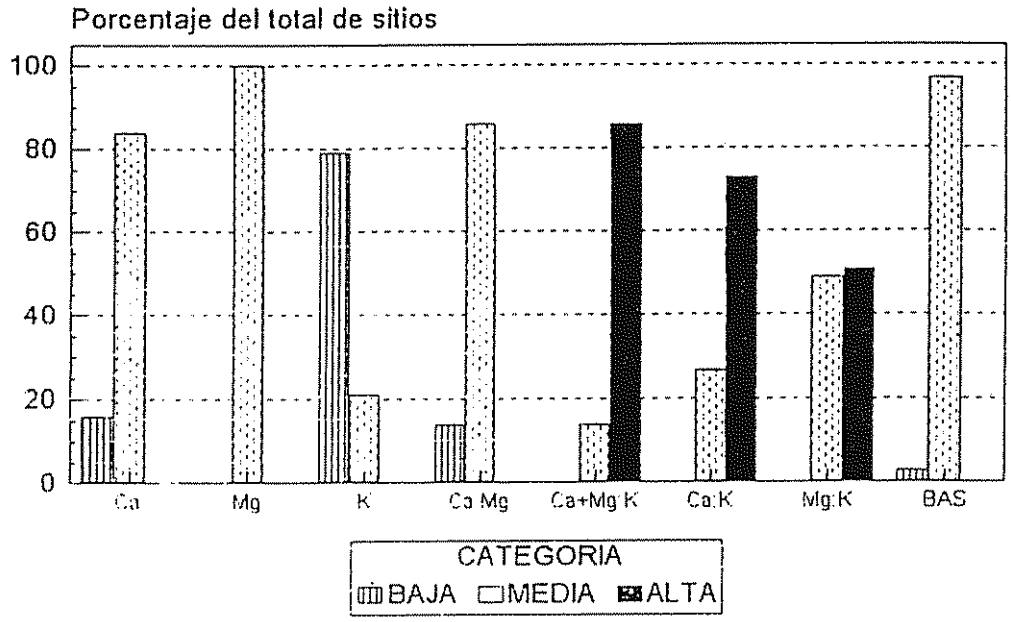
4.1.2.1 Fertilidad de los suelos

Antes de iniciar el análisis es bueno recordar que los suelos en estudio presentan una profundidad superior a los 120 cm, un drenaje interno considerado adecuado y la erosión es principalmente laminar moderada (Vásquez 1994). La textura del suelo en todos los sitios que componen la muestra del presente estudio fueron clasificadas como arcillosas.

En términos del estatus de la alcalinidad del suelo (Figuras 3a y 3b) se encontró que el contenido de calcio varía según la profundidad, lo cual es común en suelos nacionales (Bertsch 1995). En los primeros 12 cm se encuentra en niveles medios mientras que entre los 12 y 30 cm se presenta deficiente en el 80 por ciento de los casos. Si se analiza en función del volumen total de suelo y de la distribución de las raíces en el mismo, es de esperarse que este elemento se encuentre en cantidades deficientes para las plantas. Por su parte, el magnesio se encuentra en niveles considerados aceptables prácticamente en el total de los sitios muestreados, según lo muestran las mismas figuras. El potasio se encuentra deficitario en la mayoría de los casos, hasta los 30 cm de profundidad. Esta situación es corroborada por las relaciones catiónicas, (Ca:K, Ca+Mg:K y Mg:K) que se encuentran en la mayoría de los sitios, por encima de los valores considerados óptimos. Tal fenómeno puede atribuirse a la concentración inicial del elemento en el material parental (Donahue *et al* 1977) y a la cantidad de aluminio disponible que posiblemente ocupe las posiciones intercambiables desplazando al potasio, lo cual combinado con la topografía del terreno causa la lixiviación del elemento (Bertsch 1995).

En lo que se refiere a la acidez las Figuras 4a y 4b muestran el comportamiento de las variables indicadoras de esta, según la profundidad del suelo. Destaca el hecho de que todos los sitios estudiados presentan un pH considerado bajo (<5,5), variando entre 4,8 y 5,4. La acidez intercambiable (Ac), se encuentra en niveles medios y bajos, lo cual puede estar provocando las deficiencias de Ca y K tal y como se señaló arriba.

a. Profundidad: 0-12 cm



b. Profundidad: 12-30 cm

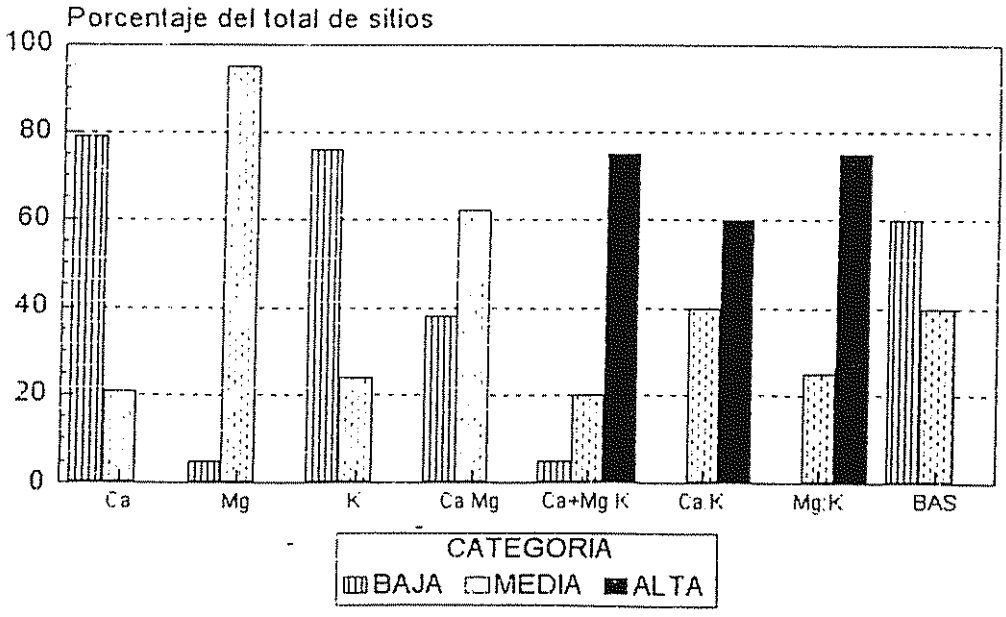
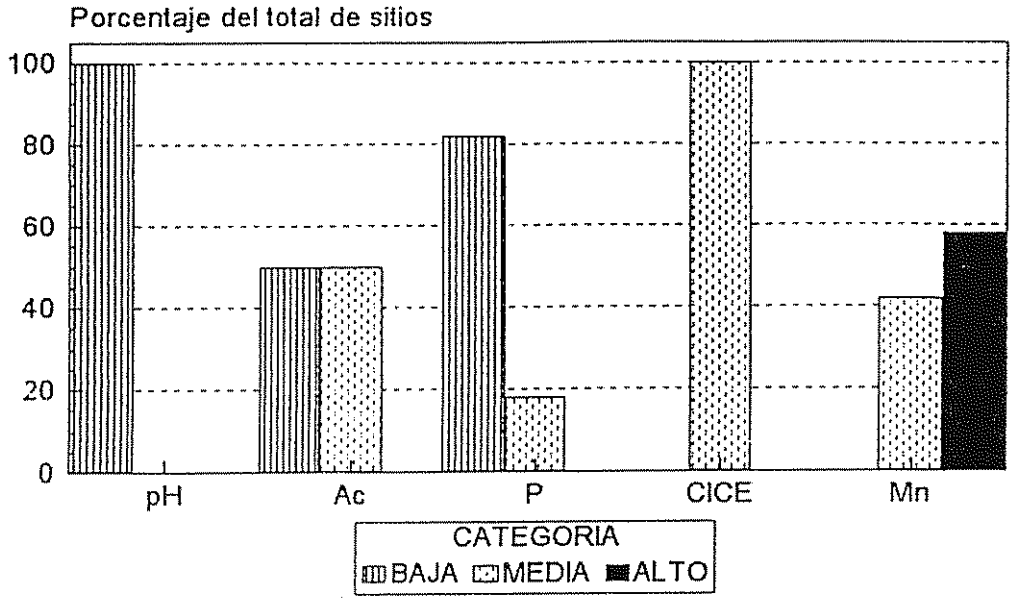


Figura 3. Distribución del porcentaje de todos los sitios según el nivel en que se encuentren los nutrientes relacionados con el estatus de alcalinidad. Categorías según Bertsch (1987, Cuadro 1)

a. Profundidad: 0-12 cm



b. Profundidad: 12-30 cm

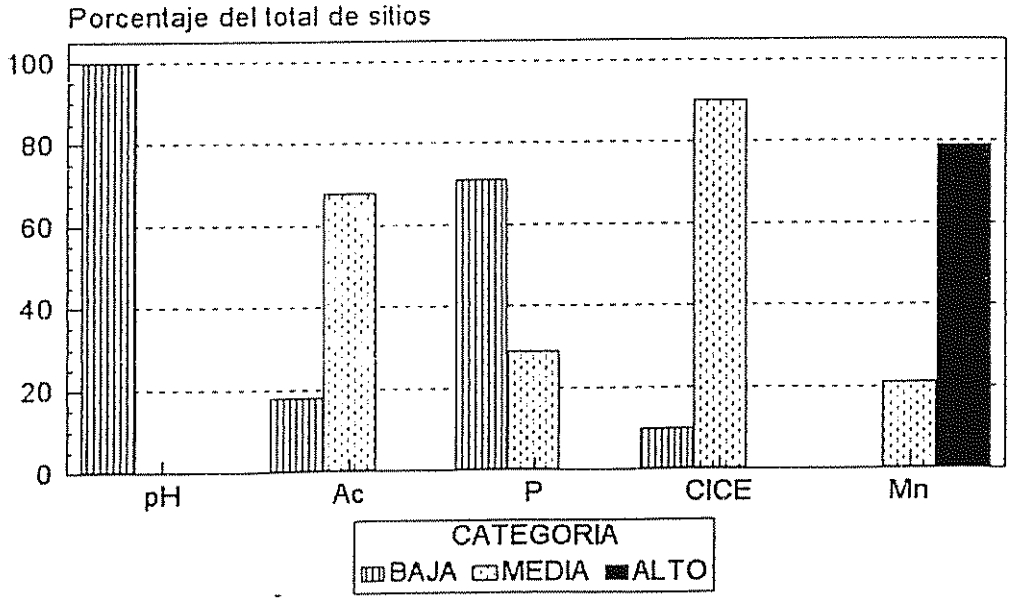


Figura 4. Distribución del porcentaje de todos sitios según el nivel en que se encuentren los nutrientes y condiciones relacionados con el estatus de acidez y contenido de fósforo en el suelo. Categorías según Bertsch (1987, Cuadro 1).

Adicionalmente, el manganeso, por lo menos hasta los 30 cm de profundidad, se encuentra la mayoría de los casos (60%) en niveles considerados altos para cultivos agrícolas; y en un 40 por ciento en niveles considerados aceptables. La solubilidad de este elemento aumenta cuando los valores del pH son inferiores a 5,5 (Bertsch 1995).

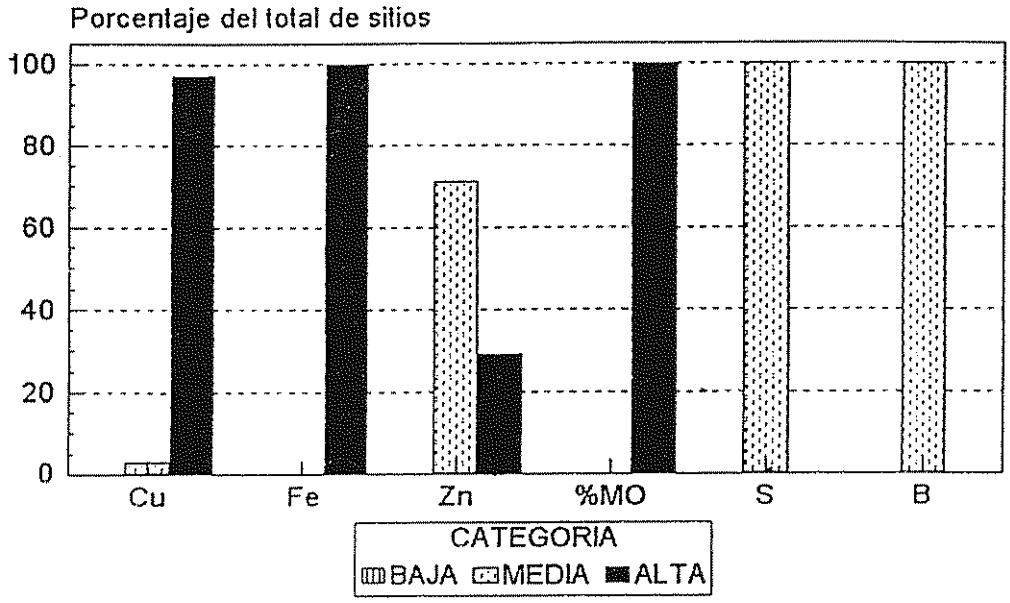
Por lo tanto, generalizando, puede esperarse que el problema de acidez encontrado en los sitios estudiados sea un efecto provocado por la combinación de diferentes fenómenos como lo son un elevado lavado de bases (Ca, Mg y K) por lo que el pH es menor a 5,5, lo cual genera una deficiencia de calcio, una moderada solubilidad del aluminio y la alta solubilidad del manganeso.

Este problema de acidez genera también una importante deficiencia de fósforo en el suelo, encontrándose que en el 80 por ciento de las muestras entre 0 y 12 cm presentan deficiencia y el 60 por ciento, entre 12 y 30 cm, se comportan de igual manera (Figuras 3a y 3b). Este fenómeno se puede atribuir a la formación de precipitados de este elemento con el aluminio y el hierro y a la pérdida de materia orgánica durante usos anteriores del terreno, donde el contenido de fósforo posiblemente disminuyó drásticamente (Kamprath 1972).

En cuanto a los elementos menores (Figuras 5a y 5b) prácticamente todos los sitios, presentan niveles muy elevados de cobre y hierro, concentraciones adecuadas de azufre y boro. El zinc se presenta en cantidades adecuadas en el 75 por ciento y en condiciones muy altas en un 25 por ciento de los sitios.

El contenido de materia orgánica del suelo, como se ve en las Figuras 5a y 5b es alto en todos los casos, cuando la profundidad varía entre los 0 y 12 cm; mientras que a partir de los 12 cm se encuentra en un 80 por ciento alto y un 20 por ciento en condiciones medias. Esto puede estar asociado con las condiciones ácidas que se presentan en el sitio, que contribuyen a una lenta descomposición de la materia orgánica, dado que un pH bajo disminuye la población bacteriana del suelo (Kamprath 1972).

a. Profundidad: 0-12 cm



b. Profundidad: 12-30 cm

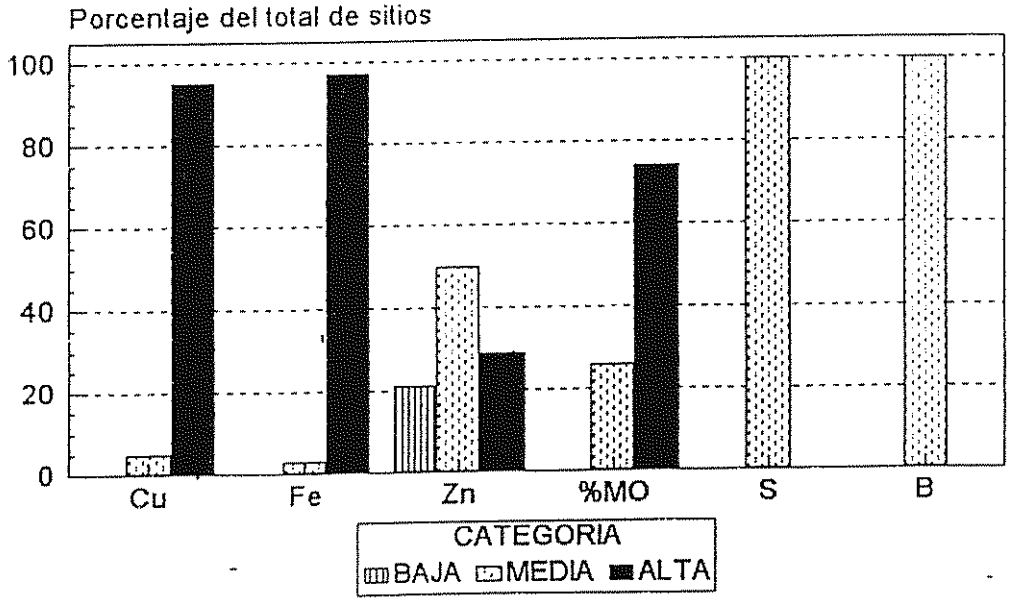


Figura 5. Distribución del porcentaje de todos sitios según el nivel en que se encuentren los nutrientes relacionados con el estatus de elementos menores y el porcentaje de materia orgánica en el suelo. Categorías según Bertsch (1987, Cuadro 1).

4.1.2.2 Variabilidad edáfica y topográfica

La variabilidad edáfica y topográfica que se presenta en el sitio puede ser simplificada e interpretada mediante la evaluación y análisis de componentes principales, estimados a partir de la matriz de correlación estandarizada de las cuarenta y seis (46) variables edáficas y topográficas, para ambas profundidades (sección 3.5.2).

El análisis de componentes principales es un procedimiento que produce una transformación lineal de las variables originales en un nuevo juego de variables que presentan las siguientes propiedades: a) son ortogonales (i.e.no están correlacionadas), b) la variación total entre las nuevas variables es igual a la varianza asociada con las variables originales y c) cada combinación lineal contabiliza la máxima variabilidad residual de los datos (Pla 1986, Kleinbaum *et al* 1988).

La variabilidad que puede ser explicada en por lo menos un 50 por ciento, tanto para el total de sitios, así como los asociados con cada una de las especies de interés se presentan en el Cuadro 9. Debe de resaltarse el hecho de que el número de componentes principales que se necesitan para explicar una porción específica del total de la variación parece, según lo muestra el Cuadro 9, estar asociado con el número de sitios que se incluyan en el análisis. Los tres componentes del Cuadro 9 son los que mayor contribuyen individualmente al total de la variación, por lo que no se consideró necesario incluir más componentes en el análisis.

Partiendo del hecho de que uno de los objetivos que persigue el análisis de componentes principales es simplificar la interpretación de los datos que se están estudiando (Isegrands y Crow 1975; Pla 1986), por lo que si el juego de variables presenta una heterogeneidad importante, es necesario encontrar aquellas variables que más influyen sobre la variabilidad del universo que se estudie (Pla 1986), en este caso la asociada con los factores edáficos y topográficos del sitio. Asimismo, es importante señalar que este tipo de análisis no necesariamente genera resultados con un significado

Cuadro 9. Valores propios y varianza acumulada de los componentes principales (CP) que explican la mayor proporción de la variación edáfica y topográfica de todos los sitios; así como los asociados con *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*.

CP	VALOR PROPIO			VARIANZA ACUMULADA (%)		
	Todos los sitios	*V. ferruginea*	*C. alliodora*	Todos los sitios	*V. ferruginea*	*C. alliodora*
1	10,46	11,90	16,70	22,7	25,9	36,3
2	8,57	8,87	9,12	41,3	45,2	56,1
3	6,23	6,04	6,67	54,9	58,3	70,6

físico o biológico, por lo que la reducción del número de variables se justifica aun más (Webster 1977).

En el Cuadro 10 se muestran las variables que aportan el mayor porcentaje de la varianza de los componentes principales que explican por lo menos un 50 por ciento de la variación total ambiental.

El primer componente cuando se analizan todos los sitios y los asociados con *V. ferruginea*, es dominado por las relaciones catiónicas (calcio+magnesio:potasio, calcio:potasio y magnesio:potasio), por los contenidos de calcio, magnesio, la suma de bases, y la capacidad de intercambio catiónica efectiva (sitios dominados por *V. ferruginea*).

Cuadro 10. Variables que aportan la mayor contribucion a la varianza de los componentes principales que explican alrededor del 50% de la variación edáfico-topográfica.

CP	VARIABLES	VARIANZA EXPLICADA (%
	Todos los sitios	
1	Ca:K $_{0-12}$, Ca+Mg:K $_{0-12}$, BAS $_{0-12}$, Ca $_{0-12}$,CICE $_{0-12}$,Mg $_{12-30}$. Mg $_{0-12}$ BAS $_{12-30}$ Ca $_{12-30}$, Mg:K $_{0-12}$,	59.2
2	Mg:K $_{12-30}$, K $_{12-30}$,Ca+Mg:K $_{12-30}$, Ca:K $_{12-30}$,K $_{0-12}$,S $_{12-30}$, %Ar $_{12-30}$	49.2
3	Zn $_{0-12}$,Zn $_{12-30}$,% Pend, Cu $_{0-12}$, Cu $_{12-30}$,,, %A $_{12-30}$	57.1
	Vochysia ferruginea	
1	Mg:K $_{0-12}$, Mg:K $_{12-30}$,Ca+Mg:K $_{12-30}$,Ca :K $_{12-30}$, Mg $_{12-30}$ Ca+Mg:K $_{0-12}$, CICE $_{12-30}$, Ca:K $_{0-12}$	46.4
2	Ca $_{0-12}$, BAS $_{0-12}$, S $_{12-30}$, %Ar $_{12-30}$, Fe $_{12-30}$, % A $_{12-30}$	41.0
3	% Pend, Ca $_{12-30}$, Bas $_{12-30}$, Zn $_{12-30}$, %A $_{0-12}$, Zn $_{0-12}$, Mn $_{0-12}$, %A $_{12-30}$, %L $_{0-12}$	53.5
	Cordia alliodora	
1	Ca:K $_{0-12}$, Ca+Mg:K $_{0-12}$, %A $_{12-30}$ Mn $_{0-12}$,Mn $_{12-30}$, Ca:Mg $_{0-12}$, Ca $_{0-12}$, pH $_{0-12}$, % Pend	41.4
2	K $_{12-30}$, Ca:K $_{12-30}$,Pospen, Ca+Mg:K $_{12-30}$, Mg:K $_{12-30}$	40.0
3	Ca:Mg $_{12-30}$, %A $_{0-12}$, S $_{0-12}$, Mg $_{0-12}$, Mg $_{12-30}$	60.0

El segundo componente, que explica cerca del 20 por ciento de la variación residual, destacan también, en el total de sitios y los dominados por *V. ferruginea*, las relaciones catiónicas, la sumatoria de bases y el potasio intercambiable en las dos profundidades. También son importantes el contenido de azufre y el porcentaje de arena. El porcentaje de arcilla en la primera profundidad destaca en el caso de los sitios donde domina *V. ferruginea*.

El tercer componente es explicado de un 47 a un 57 por ciento, por el grado de pendiente, el zinc disponible en ambas profundidades y el porcentaje de la fracción arenosa y limosa del suelo. En el caso de la topografía, en los sitios donde domina el *V. ferruginea* varía entre el 20 y el 47 por ciento (Anexo 2). El zinc en estos mismos sitios es muy variable presentando coeficientes de variación entre 80 y 88 por ciento (Anexo 2). El contenido de arcilla en el suelo no presenta una variabilidad importante, dado que en todos los casos la textura del suelo fue clasificada como arcillosa.

Cuando se analiza la variabilidad edáfica y topográfica asociada con la especie *C. alliodora*, las tendencias varían un poco, respecto a lo analizado arriba. Aunque el primer componente explica un 36 por ciento de la variación total (Cuadro 9), las variables seleccionadas del Cuadro 10, sólo explican el 46 por ciento de la variación asociada con este componente.

Este componente, es explicado en un buen porcentaje por las variables relacionadas con el estatus de bases (relaciones catiónicas: calcio:potasio, calcio+magnesio:potasio, y el contenido de calcio), así como por el contenido de manganeso, el porcentaje de pendiente y el pH.

El segundo componente principal -que acumula un 56 por ciento de la variación ambiental total- también es explicado por el contenido de bases del suelo (Cuadro 10).

A pesar de que estas variables contribuyen en diferentes proporciones en los componentes analizados parece claro que, en general, son las variables relacionadas con el estatus de bases en el suelo (donde sobresale el potasio) las principales fuentes de variación ambiental (edáfica y topográfica), tanto en el total de los sitios, así como los asociados con *V. ferruginea* y *C. alliodora*.

Campos (1989) también encontró que el mayor porcentaje de la variabilidad en los sitios analizados (i.e. primer componente principal, con análisis de 76 variables ambientales) a nivel de la región centroamericana, se atribuia al estatus de bases en el suelo (específicamente al contenido de calcio).

En el caso del potasio, en suelos ácidos como en el caso del bosque en estudio, la retención de este elemento por el complejo de intercambio es baja, por lo que la percolación y lixiviación puede ser también alta (Brady 1974; Fassbender y Bornemiza 1987; Bertsch 1995).

Esta variabilidad encontrada en el contenido de bases puede atribuirse a que en el suelo estudiado probablemente los niveles de percolación son muy altos y las bases calcio y magnesio son lixiviadas fácilmente, debido al régimen de lluvias y la topografía ondulada, que actúa como coadyuvante en procesos de escorrentía superficial y erosión (Donahue *et al* 1977; Bertsch 1995).

Dada la variabilidad edáfica y topográfica caracterizada en este acápite, y según la hipótesis que plantea la presente investigación, es posible entonces tratar de explicar la variación que produce la heterogeneidad ambiental en la productividad del bosque, mediante técnicas objetivas y utilizando una variable de la vegetación que represente el potencial productivo como lo es la altura dominante.

4.2 Diferenciación de nichos de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora*

4.2.1 Abundancia de las especies en los sitios de estudio

Se encontró que en 24 de las 36 parcelas, *V. ferruginea* se presentó con una frecuencia mayor, mientras que *C. alliodora* en los mismos sitios, o no aparece (13 parcelas) u ocurre en conteos menores que *V. ferruginea* (11 parcelas), según lo muestra la Figura 6. El mismo comportamiento se encontró en el caso de las parcelas donde *C. alliodora* se presentó con mayor frecuencia (Figura 6). *V. ferruginea* no se presentó (6 parcelas) o su frecuencia fue menor a 3 individuos (5 parcelas). En ambos casos, cuando la frecuencia de una de las especies es mayor, la otra -cuando se presenta- lo hace con apariciones de sólo 1 y 2 individuos la mayoría de los casos.

Este resultado puede considerarse como un primer indicio en lo referente a que estas especies requieren condiciones y utilizan recursos, en general, en diferentes proporciones (no compiten entre ellas por los mismos recursos) (Finegan 1992a).

4.2.2 Diferencias en los requerimientos edáficos y topográficos entre las especies de interés

Si se generan las distribuciones de frecuencia por grupos de variables edáficas para sitios donde domina *V. ferruginea* y sitios donde domina *C. alliodora*, los resultados obtenidos son similares a los señalados en el acápite 4.1.2.1. No obstante, se presentó una diferencia en lo que al aluminio disponible entre los sitios se refiere.

Tal y como lo muestra la Figura 7, en los sitios donde *C. alliodora* domina la acidez intercambiable en los primeros 12 cm es con mayor frecuencia baja, mientras que para los sitios asociados con *V. ferruginea*, la acidez intercambiable es mayor, pues esta especie ocurre con mayor regularidad en sitios donde esta es considerada media.

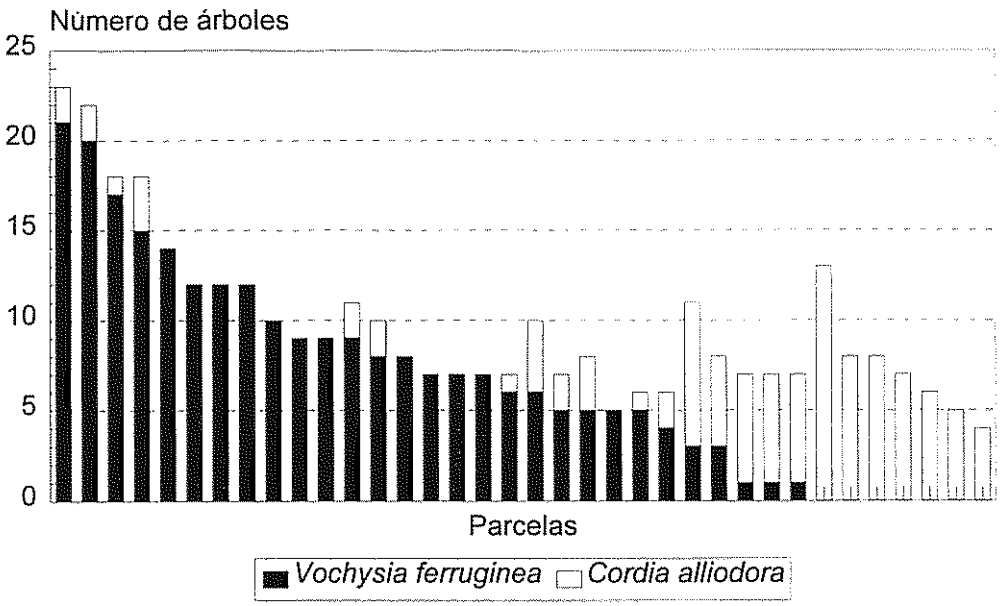


Figura 6. Abundancia de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora* en cada una de las 36 parcelas en estudio.

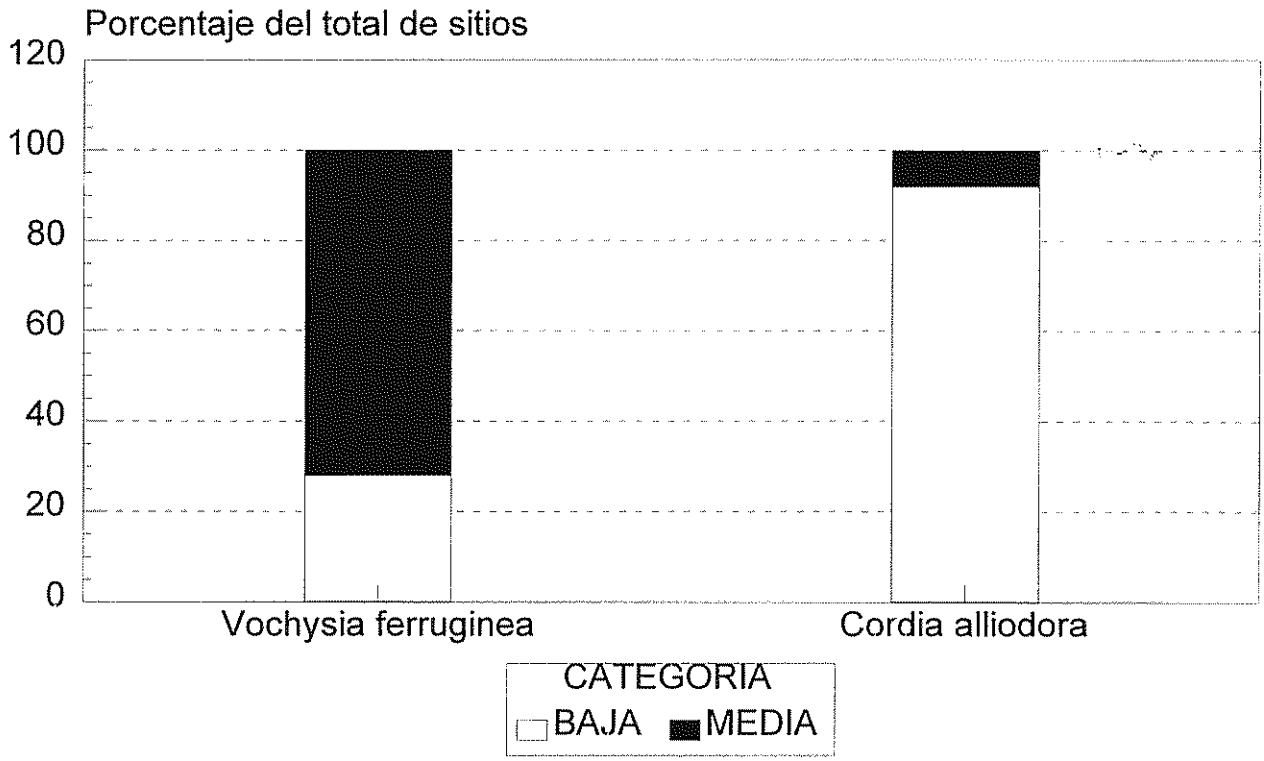


Figura 7. Distribución del porcentaje de los sitios, según el nivel en que se encuentra la acidez intercambiable (ppm) en los primeros 12 cm del suelo y para cada una de las especies de interés. Categorías según Bertsch (1987) (Cuadro 1).

Este resultado apoya la hipótesis de que estas especies se distribuyen en el bosque de acuerdo a una gradiente edáfica y topográfica. De hecho, si se considera su distribución espacial en el bosque estas se encuentran, cuando dominan, en sitios diferentes (Guillén 1993; Anexo 3).

Los resultados obtenidos parecen sugerir que existe algún factor por lo menos abiótico que genera que las poblaciones de *V. ferruginea* y *C. alliodora* se presenten en sitios espacialmente diferenciados tal y como se muestra en el Anexo 3.

Dado que la mayoría de las variables ambientales medidas no siguen una distribución normal, para el análisis se recurrió a pruebas estadísticas no paramétricas (Conover 1980).

En el Cuadro 11 se presentan los resultados de la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Esta prueba compara los rangos de cada una de las variables del suelo, entre las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora*. Se consideran únicamente las variables que presentaron diferencias estadísticamente significativas a un mínimo del 5 por ciento.

Los resultados del Cuadro 11, y apoyándose en los resultados del Anexo 2, pueden resumirse de la siguiente forma:

a) *V. ferruginea* prefiere sitios con mayores porcentajes de pendiente que *C. alliodora*. La pendiente de los sitios donde domina la primera especie oscila entre 20-47 por ciento con un promedio de 33 por ciento, mientras que la pendiente de los sitios donde domina *C. alliodora* está entre 3 y 34 por ciento con un promedio de 20 por ciento (Anexo 2).

b) En términos de las condiciones edáficas, *V. ferruginea* se desarrolla en suelos más ácidos y con menores concentraciones de calcio, magnesio y potasio.

Cuadro 11. Resultados de la prueba Mann-Whitney (mediana y la probabilidad de encontrar diferencias)para las propiedades del suelo en sitios asociados con *V. ferruginea* y *C. alliodora* (sitios donde la especie es dominante) cuyas distribuciones son estadísticamente diferentes.

Variable del suelo	*Vochysia ferruginea* (n = 24)	*Cordia alliodora* (n = 13)	p diferencia
	Mediana		
% Pendiente	34	15	**
Calcio $_{0-12}$	4,8	6,9	*
Calcio $_{12-30}$	3,1	3,7	*
Magnesio $_{0-12}$	2,1	2,4	*
Magnesio $_{12-30}$	1,4	1,7	*
Acidez $_{0-12}$	0,6	0,3	**
Acidez $_{12-30}$	1,2	0,6	**
Bases $_{0-12}$	6,8	9,5	*
Bases$_{12-30}$	4,7	5,3	*
Cobre $_{0-12}$	26	30	*
Azufre $_{0-12}$	40	35	*
% Arena $_{0-12}$	26	33	**
% Arcilla $_{0-12}$	56	52	**
%Arcilla $_{12-30}$	61	54	**

Nota: ** $p < 0,01$, * $0,01 < p < 0,05$,

c) *V. ferruginea* también parece ser menos exigente en cobre (0-12 cm de profundidad) y azufre (12-30 cm) que *C. alliodora*.

d) *V. ferruginea* prefiere suelos con un mayor porcentaje de arcilla hasta los 30 cm de profundidad, mientras que *C. alliodora* parece preferir suelos con una mayor cantidad de arena en los primeros 12 cm de suelo.

Lo expuesto anteriormente puede apoyarse en los resultados del Cuadro 12 donde se comparan los promedios de los contenidos foliares de los elementos analizados. Puede observarse que los contenidos de calcio, magnesio, potasio, fósforo, azufre, cobre y zinc son superiores en los individuos de la especie *C. alliodora* que los encontrados en *V. ferruginea*.

Estos resultados coinciden con el hecho de que *C. alliodora* es una especie exigente en suelos, requiriendo condiciones de buena fertilidad (suelos con pH cercano a la neutralidad y alta capacidad de intercambio catiónico) para su buen desarrollo (Geraldo *et al* 1980, Webb *et al* 1980, CATIE 1994). Contrariamente *V. ferruginea* es una especie adaptada a condiciones de acidez y baja fertilidad de suelos (Pérez 1993, Montagnini y Sancho 1994).

Según lo expuesto parece existir suficiente evidencia para afirmar que la distribución de las poblaciones de *V. ferruginea* y *C. alliodora* responde en parte a que ambas especies requieren para su crecimiento diferentes condiciones y recursos del suelo.

Debe considerarse que los factores del suelo son uno de los tantos que supeditan la presencia o ausencia de una determinada especie (de las Salas 1987). En este sentido Huston (1980) encontró en 46 sitios forestales de Costa Rica, una correlación negativa entre la riqueza y la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Basnet (1993) en

Cuadro 12. Comparación de medias (Mann-Withney, mediana y la probabilidad de encontrar diferencias) entre los contenidos de nutrientes foliares de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora*.

Variable hojas	*Vochysia ferruginea*	*Cordia alliodora*	p diferencia
	Mediana		
Calcio (%)	0,52	1,46	**
Magnesio (%)	0,14	0,57	**
Potasio (%)	0,32	2,09	**
Fósforo (%)	0,06	0,21	**
Aluminio (ppm)	12800	160	**
Cobre (ppm)	8	19	**
Manganeso (ppm)	326	29	**
Zinc (ppm)	6	33	**

Nota: ** $p < 0,01$, * $0,01 < p < 0,05$,

un bosque montano de Puerto Rico encontró que la distribución espacial de algunas especies arbóreas está en función de una gradiente topográfica.

Los factores del sitio tales como la profundidad hasta la roca y la humedad del suelo, las cuales influyen en las tasas de sobrevivencia y crecimiento de los árboles, varían indirectamente de acuerdo con la topografía del sitio. Otros estudios sobre el mismo tema son resumidos por Mabberley (1992).

Es claro que los factores edáficos no son los únicos que condicionan la ocurrencia de una determinada especie. Por el contrario, son varios los factores que supeditan la presencia de una determinada especie en una comunidad vegetal. En el caso de los bosques secundarios deben de considerarse elementos diferentes al sitio tales como la disponibilidad y distribución de fuentes semilleras, intensidad del uso anterior y la edad desde el abandono (Finegan 1992b). A la vez, todos los factores mencionados afectan la productividad de este tipo de bosques.

Por lo tanto se hace necesario investigar cuáles son los factores del suelo y/o la topografía que determinan en mayor grado el crecimiento de cada una de las especies en los sitios que presentan las condiciones y recursos que cada una de ellas necesitan, lo cual se trata en la siguiente sección.

4.3 Efecto de la variación edáfica y topográfica en la productividad de las especies *V. ferruginea* y *C. alliodora*

4.3.1 Efecto sobre *Cordia alliodora*

4.3.1.1 Caracterización del estado nutricional

Antes de iniciar el análisis es importante señalar que la investigación acerca de los niveles críticos foliares para las especies que aquí se estudian es bastante reciente

y se carece de estos parámetros para establecer cuál es el estado nutricional de estas especies en el bosque secundario. No obstante, se encontraron varios estudios en plantaciones jóvenes de *V. ferruginea* y *C. alliodora* que son tomados con limitaciones para interpretar los resultados obtenidos en el presente estudio. Los resultados e hipótesis que aquí se planteen quedan sujetas, entonces, a posteriores investigaciones.

El Cuadro 13 muestra los contenidos foliares promedio de los elementos analizados para la especie *C. alliodora* y los niveles críticos para los mismos elementos provenientes de investigaciones realizadas en la Zona Norte de Costa Rica en plantaciones jóvenes de esta especie. Los suelos de estas plantaciones fueron catalogados como ácidos (Bergmann *et al* 1994). El mismo Cuadro 13 presenta los niveles críticos foliares determinados por Zech y Dresschel (1992) en plantaciones de esta especie en Liberia, Africa.

Si se toman como patrón de referencia estos niveles puede generalizarse que en el bosque secundario *C. alliodora* presenta niveles inadecuados de calcio, magnesio, hierro y manganeso, mientras que el resto de los nutrientes se encontraron dentro de los rangos de los niveles críticos reportados en el Cuadro 13.

La concentración de calcio se encontró en forma deficiente en las hojas, así como también en el suelo (Figura 3a y 3b). Por el contrario el contenido de magnesio se encontró en el suelo en cantidades adecuadas, pero deficiente en las hojas. Las concentraciones de potasio y fósforo, deficientes en el suelo, se encontraron en cantidades adecuadas en el follaje, y en el caso de este último elemento se encontró por encima de los niveles críticos estipulados en el Cuadro 13 (0,22 ppm). En el caso del contenido de azufre la literatura no reporta niveles críticos para este elemento en tejidos vegetales de *C. alliodora*.

Cuadro 13. Contenidos foliares promedio, con su respectivo máximo, mínimo y coeficiente variación encontrados en este estudio y niveles críticos reportados por la literatura en plantaciones jóvenes de *C. alliodora*

		Cordia alliodora (Este estudio)				Bergmann *et al* (1994)[5]	Zech y Drechsel (1992)[6]
Elemento		Max	Prom	Min	CV (%)	Niveles críticos	
Ca	%	2,60	1,58	1,00	31,3	n d	1,82 a 2,55
Mg	%	0,86	0,59	0,38	27,5	0,9	0,65 a 0,73
K	%	2,62	2,07	1,44	20,0	1,8	2,1 a 3,00
P	%	0,36	0,22	0,11	41,5	0,15	0,14 a 0,15
S	%	0,23	0,17	0,12	23,9	n d	n d
Al	ppm	320	157	120	36,7	125	93 a 255
Cu	ppm	36	21	10	41,7	16	16 a 24
Fe	ppm	120	91	50	22,6	n d	93
Mn	ppm	52	31	20	24,6	105	37
Zn	ppm	64	36	22	33,8	n d	28 a 29

n d = dato no reportado por los autores

[5] Edad de la plantación. 2,5 años

[6] Edad de la plantación: 4 años

4.3.1.2 Asociación entre las reservas de nutrientes en el suelo y el contenido de nutrientes foliares

La correlación entre las reservas de nutrientes en el suelo y el contenido de los mismos en las hojas, ofrece la posibilidad de determinar su disponibilidad para las plantas (Bergmann *et al* 1994). El Cuadro 14 presenta los respectivos coeficientes de correlación entre las variables del suelo y los contenidos foliares de la especie *C. alliodora*.

Los contenidos de calcio, magnesio, la capacidad de intercambio catiónica efectiva y la sumatoria de bases, presentaron fuertes correlaciones positivas (superiores al 90%) con el contenido de zinc foliar (Cuadro 14)

El hecho de que esta especie se desarrolla en sitios con bajo pH (posiblemente por la capacidad tampón de la materia orgánica) contribuye a que el suelo presente cantidades adecuadas de zinc, lo que se traduce en un aumento de este elemento para las plantas y en un mayor contenido de bases en el suelo (sección 4.1.2). Este hecho explica las fuertes correlaciones encontradas entre las bases intercambiables y el contenido foliar de zinc. No debe descartarse la posibilidad de que la materia orgánica sea también una fuente de fósforo, zinc y cobre al ecosistema (Fassbender y Bornemisza 1987).

4.3.1.3 Asociación entre la productividad y las reservas de nutrientes en el suelo

Debido al bajo número de observaciones y a la homogeneidad en la altura dominante que mostraron los sitios dominados por *C. alliodora* no se encontraron correlaciones estadísticamente significativas entre la altura dominante y las reservas de nutrientes en el suelo.

Cuadro 14. Coeficientes de correlación entre los contenidos de nutrientes del suelo en los primeros 12 cm de profundidad y los contenidos de nutrientes foliares para *Cordia alliodora*.

Variable suelo	r > 90	80 > r > 90	80 > r >70
Ca	Zn (92,6 **)		
Mg	Zn (97,0 **)		
CICE	Zn (96,2 **)		
Bas	Zn (95,2 **)		
P			Cu (-77,0 *)
%MO	Mg (-90,0 **)	P (84,4 *)	

Nota: ** $p < 0,01$. * $0,01 < p < 0,05$

4.3.2 Efecto sobre *Vochysia ferruginea*

4.3.2.1 Caracterización del estado nutricional

En el Cuadro 15, se presentan las cantidades de nutrientes promedio de los nueve elementos cuantificados en el laboratorio para *V. ferruginea* y los contenidos totales de nutrientes reportados por Pérez (1993) en una investigación llevada a cabo en la Estación Biológica La Selva (Zona Atlántica de Costa Rica) en plantaciones de 8 años de edad establecidas en suelos ácidos.

La especie *V. ferruginea* presentó contenidos de aluminio foliar de 12686 mg/kg, por lo que es considerada como acumuladora de aluminio según el criterio de Haridasan (1982) para aquellas especies con un contenido mayor de 1000 mg/kg de este elemento.

La habilidad de las especies de acumular aluminio en las hojas sin sufrir ningún efecto adverso en su crecimiento (Pérez 1993) se atribuye a que estos organismos presentan varios mecanismos de tolerancia al aluminio. Estos mecanismos incluyen la deposición del elemento en las vacuolas, la alcalinización de la rizosfera y la capacidad de quelar este elemento en la raíz y transportarlo en forma no tóxica a través de los tejidos, según la hipótesis de Cuenca *et al* (1990), quienes estudiaron este fenómeno en especies acumuladoras de aluminio en un bosque nuboso en Venezuela.

Dado que no se cuenta con niveles críticos foliares para esta especie, es imposible concluir aquí si un determinado elemento se encuentra en cantidades deficientes o adecuadas. Si se analiza el Cuadro 15 las concentraciones foliares encontradas por Pérez (1993) para todos los nutrientes son superiores a las encontradas en la presente investigación. En el caso del contenido de azufre la literatura disponible no ofrece ningún valor con el cual pueda compararse estos resultados.

Cuadro 15. Contenidos foliares promedio, con su respectivo máximo, mínimo y coeficiente de variación encontrados en este estudio y contenidos totales reportados en la literatura para *Vochysia ferruginea*

		Vochysia ferruginea (Este estudio)				Pérez (1993)[7]
Elemento		Max	Prom	Min	CV(%)	Contenidos totales
Ca	%	0,88	0,52	0,24	24,2	0,71
Mg	%	0,28	0,13	0,06	27,4	0,16
K	%	0,50	0,34	0,22	21,2	0,47
P	%	0,08	0,06	0,05	14,4	0,09
S	%	0,21	0,14	0,10	19,5	n.d
Al	ppm	16600	12686	7300	13,5	23020
Cu	ppm	12	8	4	21,5	11,0
Fe	ppm	402	91	52	56,6	206,7
Mn	ppm	566	323	126	33,6	437
Zn	ppm	14	7	2	52,2	13,0

[7] Edad . 8 años

En el caso del contenido de manganeso foliar se encontró un promedio de 323 ppm En el estudio ya citado de Pérez (1993) esta autora encontró 437 ppm de manganeso en las hojas el cual fue considerado alto.

En el caso de este elemento, el cual se presentó en cantidades importantes en el suelo, dadas las condiciones de pH (sección 4.1.2), y comparando estos valores con los encontrados para *C. alliodora* cuyo promedio fue de 31 ppm (Cuadro 12), puede plantearse la posibilidad de que *V. ferruginea* tolera altas concentraciones de manganeso en el suelo, siendo la estrategia empleada por esta especie la acumulación del elemento en las hojas.

4.3.2.2 Asociación entre las reservas de nutrientes en el suelo y el contenido de nutrientes foliares

El Cuadro 16 presenta las correlaciones con significancia estadística mayor al 5 por ciento, entre los contenidos de nutrientes en los primeros 12 cm del suelo y sus análogos en las hojas, para los sitios donde domina la especie *V. ferruginea*

Se encontró una correlación negativa entre el pH del suelo en los primeros 12 cm y el contenido de fósforo en las hojas ($p < 0,05$) A la vez, el pH correlacionó en forma positiva con el contenido de aluminio foliar y fuertemente ($p<0,01$) con el contenido foliar de cobre

Lo anterior sugiere que para esta especie -considerada acumuladora de aluminio- entre más ácido sea el suelo los contenidos foliares de fósforo y cobre serán mayores y a la vez el contenido de aluminio foliar será menor.

En los sitios donde domina *V. ferruginea* se detectó que el aluminio intercambiable se presenta en la mayoría de los casos en niveles considerados medios y que para cultivos agrícolas pueden generar toxicidad de este elemento.

Cuadro 16. Coeficientes de correlación entre los contenidos de nutrientes del suelo en los primeros 12 cm de profundidad y los contenidos de nutrientes foliares para *Vochysia ferruginea*.

Variable suelo	70 > r > 50	50 > r > 40	40 > r > 30
pH	P (-50,3 *) Cu (54,6 **)	Al (40,1*)	
K			Mn (38,9 *)
P	Zn (65,5 **)		
Cu		Ca (-40,6 *) Al (-43,2 *) Cu (-47,0 *) Zn (-47,2 *)	
Fe	Zn (60,5 **)		
Zn	Cu (-60,0 **) Zn (-52,4 *)	Ca (-44,7 *) Al (-46,4 *)	
%A	Zn (-50,5 *)	K (-47,1 *)	

Nota: ** $p < 0,01$, * $0,01 < p < 0,05$

Estos resultados sugieren que esta especie presenta requerimientos de fósforo bastante bajos, pues este se presentó deficiente en el suelo (2,5 y 12,1 ppm) y a la vez en concentraciones muy bajas en las hojas (entre 0,05 y 0,08) por ciento. En segundo lugar, a pesar de las concentraciones altas de aluminio en el suelo esta especie es capaz de absorber el fósforo necesario y a la vez, acumular aluminio en sus hojas, lo cual podría deberse a cuatromecanismos diferentes:

a) La especie presenta la habilidad de absorber el fósforo en forma de complejos de aluminio y fósforo sin que el primero cause problemas en su desarrollo; tal y como lo sugieren Truman *et al* (1986) para *Pinus radiata*.

b) La especie prefiere absorber fósforo en presencia de aluminio o tolerar bajos niveles del mismo (Foy 1974; Foy y Fleming 1978; citados por Truman *et al* 1986).

c) La especie puede presentar un sistema radical grande y extendido, por lo que la absorción pasiva del fósforo puede aumentar.[8]

d) Puede plantearse que esta especie es muy eficiente en la utilización del fósforo (Foy 1974; citado por Kass 1995), dado que en sitios con deficiencias nutricionales de este elemento, se ha encontrado que su utilización por la vegetación ha sido más eficiente que en sitios más fértiles (Vitousek y Sanford 1984).

Se encontraron correlaciones positivas entre el contenido de potasio en el suelo y el contenido de manganeso. Se podría deducir que el potasio, que se encuentra en cantidades deficientes en el suelo, con su incremento mejora las cantidades foliares del cobre y el manganeso en las plantas.

---

[8] ALVARADO, A. 1995. Mecanismos de adaptación de las plantas a suelos ácidos. San José, Costa Rica. Centro de Investigaciones Agronómicas, UCR. (Comunicación personal).

El contenido de fósforo en el suelo presentó una fuerte correlación positiva con el contenido foliar de zinc ($p<0,01$), lo cual indica que los mayores contenidos de este elemento, se asocian con los sitios que presentan una mayor proporción de fósforo disponible. El contenido de cobre en el suelo presentó un antagonismo con el contenido de calcio, aluminio, xinc y el mismo cobre en las hojas.

El contenido de hierro en los primeros 12 cm de suelo presentó una fuerte correlación positiva con el contenido foliar de zinc. El contenido de zinc en el suelo presentó antagonismos con los contenidos foliares de calcio, aluminio, cobre y el zinc mismo.

Estos resultados parecen sugerir que la especie *V. ferruginea* requiere cantidades relativamente bajas de zinc para su desarrollo considerando que este se encuentra disponible en el suelo (Figuras 4a y 4b) y que es cinco veces menor al estimado en las muestras foliares de *C. alliodora* (Cuadro 12).

No obstante, tal y como lo señala Pérez (1993) hasta el momento es poca la información disponible sobre el contenido de elementos menores en especies forestales tropicales y sus relaciones con otros elementos a nivel foliar. Por lo tanto lo planteado anteriormente debe estar sujeto a una mayor investigación.

En el caso de las variables que representan la composición granolumétrica del suelo, se encontraron correlaciones negativas entre el porcentaje de la fracción de arena y los contenidos foliares de potasio y zinc. Esto permite inferir que entre menos contenido de arcilla presente en los sitios, los contenidos de estos elementos en las hojas serán también menores, lo cual esta directamente asociado con la baja capacidad de intercambio de las fracciones arenosas del suelo (Fassbender y Bornemisza 1987).

4.3.2.3 Asociación entre la productividad y la variación edáfica y topográfica

En el Cuadro 17 se presentan los coeficientes de correlación entre la altura dominante de los sitios donde domina *V. ferruginea* y las variables del suelo que resultaron significativos, por lo menos, al 5 por ciento de probabilidad. Por su parte, el Anexo 4 detalla las tendencias gráficas encontradas para las mismas variables.

El factor que presentó el mayor coeficiente de correlación con la altura dominante fue el porcentaje de arcilla en el suelo. Lo anterior indica que el crecimiento de esta especie es afectado negativamente por mayores contenidos de arcilla en los primeros 12 cm de profundidad.

Como cualquier otra especie *V. ferruginea* tiende a crecer mejor en suelos francos. Se desarrolla bien en suelos arcillosos, pero cuando el contenido de arcilla sobrepasa el 45 por ciento, su desarrollo se ve disminuido lo que puede estar relacionado con el hecho de que los altos contenidos de arcilla disminuyen la disponibilidad de agua dado que impide el buen desarrollo de las raíces (Gavande 1972; Donahue *et al* 1977).

El contenido de fósforo en los primeros 12 cm de suelo presentó una correlación negativa de 59,1 por ciento con la altura dominante, aduciendo que entre mayores sean los contenidos de fósforo en el suelo, la productividad de esta especie será menor. Dado que la concentración foliar de fósforo de esta especie es bastante baja (0,05 a 0,08%), al igual que la edáfica (2,4 - 12,1 ppm) se ve reforzada la impresión ya señalada de que *V. ferruginea* es una especie poco exigente en fósforo.

Los resultados anteriores coinciden con lo expuesto por Haridasan y Monteiro (1988) quienes encontraron en comunidades forestales de la región central de Brazil, que especies del género *Vochysia*, presentan bajos requerimientos tanto de fósforo, como de calcio y magnesio, bajo condiciones de acidez en el suelo. Similares resultados han sido

Cuadro 17. Coeficientes de correlación (r %) y su respectiva significancia estadística entre la altura dominante y variables del suelo para sitios donde domina la especie *Vochysia ferruginea*.

VARIABLE	r (%)
% Ar_{0-12}	-61,3 **
P_{0-12}	- 59,1 **
Fe_{0-12}	- 58,3 **
% MO_{0-12}	-47,2 *
Cu_{0-12}	46,7 *

Nota: ** $p < 0,01$, * $0,01 < p < 0,05$

reportados en experimentos llevados a cabo en cultivos agrícolas (Foy 1988).

Adicionalmente, puede agregarse que al ser bajo el contenido de fósforo en el suelo y este a su vez poco disponible, la demanda por otras especies de este elemento puede ser alta, por lo que en sitios donde este elemento se presenta en mayores concentraciones la competencia por el mismo puede ser intensa y perjudicar el crecimiento de la especie.

Es conocido que entre más fina es la textura en condiciones ácidas, dominan los fosfatos de aluminio y fosfatos de hierro, lo que indicaría una menor disponibilidad para las plantas. Los sitios con las mayores alturas dominantes presentaron los menores contenidos de arcilla y de fósforo, lo cual indica que en los sitios donde hay menos arcilla

el poco fósforo disponible puede ser absorbido por la planta eficientemente, de tal forma que satisfaga sus requerimientos.

Por su parte, el hierro entre los 0 y 12 cm de profundidad presenta un fuerte coeficiente de correlación negativo ($p<0.01$) con la altura dominante lo cual indica que las mayores alturas dominantes se presentan en sitios donde este elemento es menor (Anexo 4). Debe recordarse que este elemento se presentó en el suelo en cantidades consideradas altas (Figs. 5a y 5b). Las correlaciones entre las variables del suelo mostraron que los contenidos de hierro en el suelo disminuyen a medida que los porcentajes de arcilla y la concentración de fósforo en el suelo son a su vez menores (Anexo 5), lo cual apoya la sugerencia anterior.

El porcentaje de materia orgánica en el suelo, en los primeros 12 cm de profundidad presenta un coeficiente de correlación significativo al 5 por ciento, indicando que la altura dominante es menor en sitios con alta cantidad de materia orgánica.

Se encontró una correlación positiva entre el contenido de fósforo en los primeros 12 cm de profundidad y el porcentaje de materia orgánica entre los 12 y 30 cm del suelo (Anexo 5), lo que sugiere que *V. ferruginea* crece mejor en suelos con menos materia orgánica y por lo tanto, menores cantidades de fósforo.

Puede suponerse entonces que al ser deficiente el fósforo en el suelo, la materia orgánica se convierte en un suplidor de este elemento para *V. ferruginea*. Montagnini *et al* (1993), en un estudio llevado a cabo en la Estación Biológica La Selva, en plantaciones jóvenes de *V. ferruginea*, reportan que el contenido total de fósforo en las hojas y ramas recolectadas en un año alcanza los 13,6 kg/ha. Además de fósforo, la materia orgánica provee al suelo de otros elementos nutritivos por su mineralización, principalmente nitrógeno, fósforo, azufre y micronutrientes (Fassbender y Bornemisza 1987).

Es posible entonces, al igual que se señaló con el contenido de fósforo, que la altura dominante sea menor en los sitios con mayor materia orgánica, debido a la competencia por nutrientes, lo cual implica que *V. ferruginea* tolera suelos pobres pero no puede competir bien en suelos más fértiles.

Por otra parte, tal y como se muestra en el Anexo 4, en el caso del porcentaje de arcilla en los primeros 12 cm de profundidad, puede observarse que existe un sitio (altura dominante igual a 29,04 m) que influye fuertemente en la distribución de los datos y por lo tanto en el coeficiente de correlación. Si se excluye este sitio del análisis, el coeficiente de correlación entre la altura dominante y el porcentaje de arcilla en los primeros 12 cm del suelo disminuye de -61,3 a -51,9 por ciento. En el caso del porcentaje de materia orgánica, se presenta el mismo valor (29,04 m) que se aleja de la distribución de puntos (Anexo 4), el cual si es excluido del análisis el coeficiente de correlación deja de ser estadísticamente significativo, no obstante es posible observar alguna tendencia negativa en los datos.

En resumen, las mayores alturas dominantes de la especie *V. ferruginea*, se asocian con sitios que presentan las siguientes características:

a) Los menores contenidos de arcilla hasta los 12 cm de profundidad.

b) Los menores contenidos de fósforo, hierro y materia orgánica en los primeros 12 cm de suelo.

c) Los mayores contenidos cobre, en los primeros 12 cm de profundidad.

Luego de este análisis es posible determinar cuáles son las variables que explican en mayor proporción la variación en altura dominante, como parámetro indicador de productividad de sitio mediante el empleo de técnicas de regresión múltiple, tal y como se presenta a continuación.

4.3.2.4 Construcción de modelos de regresión múltiple para la predicción de la productividad

En el presente estudio la altura dominante se utilizó como variable dependiente y las variables ambientales como independientes (sección 3.5). Es de esperar, aunque estas variables no son las únicas que afectan la capacidad productiva del bosque, puedan explicar un máximo de la variabilidad.

En modelos de regresión múltiple es de esperar que el coeficiente de determinación aumente conforme se agreguen más variables al modelo (Draper y Smith 1981). También es de esperar que conforme se incrementen las variables en el modelo el coeficiente de determinación múltiple llegue a un punto de estabilización (incremento sea cada vez más reducido dado que la contribución de las variables a la suma de cuadrados es cada vez menor). En el momento de la estabilización es cuando se alcanza el máximo de variabilidad explicable con el juego de variables con que se construye el modelo, dado que incluir una variable adicional no proporciona una ganancia importante en el coeficiente de determinación.

Cuando se tengan repeticiones en los datos (ocho en el presente estudio para *V. ferruginea* y 3 para *C. alliodora*), un modelo no puede explicar el 100 por ciento de la variación asociada con la variable de respuesta debido a que una parte corresponde al error puro (variación entre repeticiones) (Draper y Smith 1981).

La Figura 8 muestra como para el caso de *V. ferruginea* se necesitan cinco variables para explicar cerca del 90 por ciento de la variación en altura dominante. Nótese que cuando se alcanza el máximo coeficiente de regresión, este coincide con el mínimo error estándar asociado con la variable dependiente.

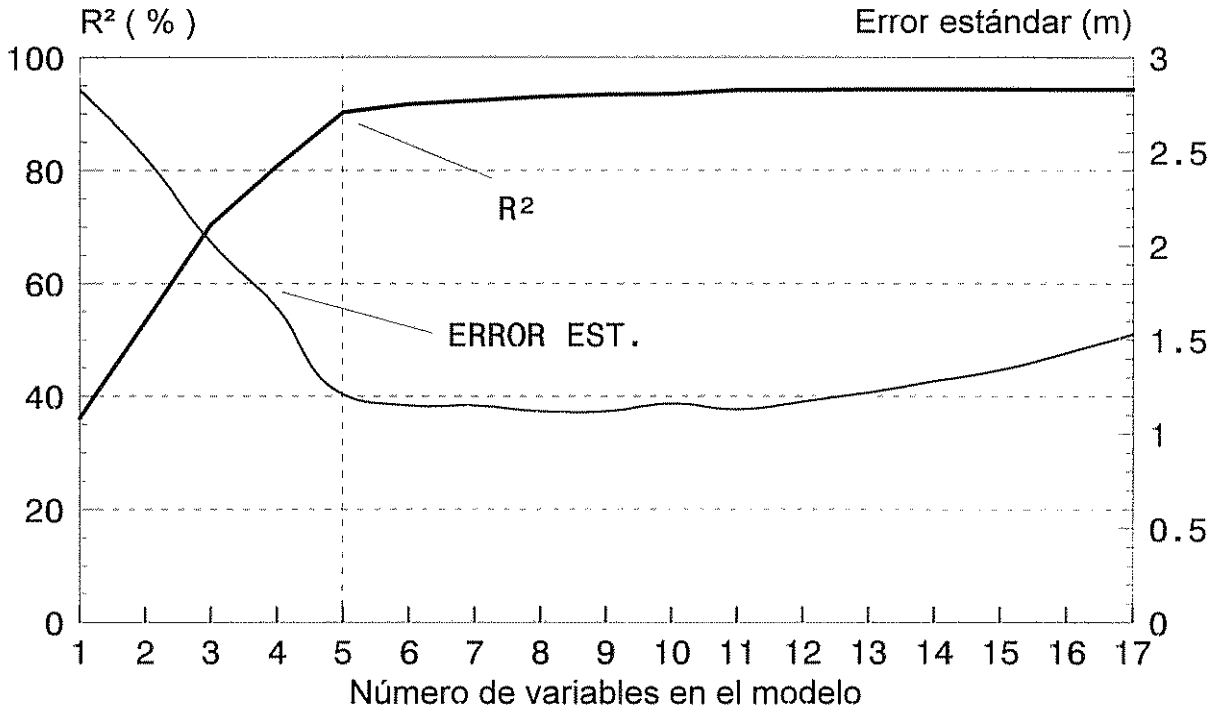


Figura 8. Coeficiente de determinación (R^2) y su desviación estándar en la estimación de la altura dominante conforme se incrementan las variables edáficas y topográficas en el modelo de regresión para *V. ferruginea* .

Para ajustar los modelos que se presentan a continuación, se utilizaron las variables que se presentaron en el Cuadro 17 y además se incluyeron en el análisis aquellas variables que presentaron un coeficiente de correlación significativo al 10 por ciento ($0,05 < p < 0,1$) con la altura dominante (Anexo 4). Para elaborar los modelos se utilizó el método de regresión "hacia adelante" (forward), el cual selecciona sólo aquellas variables a un nivel de probabilidad dado, con un valor de F parcial significativo. Así, cada variable será añadida al modelo según este último criterio (Kleinbaum *et al* 1988).

El modelo ajustado para la predicción de la altura dominante de la especie *V. ferruginea*, es el siguiente:

$$\text{Alt dom} = 53,93 - 1,25\ P_{0\text{-}12} + 0,0388\ Mn_{0\text{-}12} - 2,02\ \%MO_{0\text{-}12} - 0,299\ \%Ar_{0\text{-}12} \quad (4.1)$$

$R^2 = 79,5$ %, R^2 ajustado = 75,1 %, desviación estándar = 1,8 m

Todas las variables incluidas en el modelo 4.1, tal y como lo muestra el Cuadro 18, son significativas a un nivel de probabilidad mayor al 5 por ciento y no presentan problemas de colinealidad.

Debe aclararse que el modelo 4.1 es uno de los posibles modelos que se pudieron ajustar y se presentan aquelos con un R^2 alto y con un significado biológico, es decir que tuviese consistencia teórica (Gujarati 1993)..

En el modelo (4.1) aparecen aquellas variables que correlacionaron significativamente con la altura dominante y cuya interpretación se señaló en el acápite 4.2.3. No obstante, el modelo incluye la concentración de manganeso en el suelo, por lo que la justificación del modelo debe ser ampliada.

Cuadro 18. Análisis de varianza para el modelo 4.1 de estimación de la altura dominante para la especie *Vochysia ferruginea* a partir de cuatro variables edáficas.

Fuente de variación	Grados de libertad	Sumatoria de cuadrados	Cuadrado medio	F	Prob > F
Modelo	4	229,56	57,39	18,380	0,0001
Error	19	59,30	3,12		
Falta de ajuste	11	40,69	3,69	1,591	n.s
Error puro	8	18,61	2,32		
Total	23	288,86			

Variable	GL	Valor de T	Prob > ¦ T ¦	FIV
Intercepto	1	10,233	0,0001	-
P	1	-2,234	0,0377	1,25
Mn	1	3,401	0,0030	1,20
%MO	1	-4,401	0,0003	1,18
%Ar	1	-3,765	0,0013	1,15

FIV: factor de inflación de la varianza.

La concentración de manganeso presentó un coeficiente de correlación con la altura dominante de 43,7 por ciento ($0,05 < p < 0,1$), indicando que entre mayor la concentración del elemento en el suelo, mayor será la altura dominante.

Por su parte, las concentraciones foliares de este elemento alcanzaron 323 ppm, valor 11 veces superior al encontrado en los tejidos foliares de *C. alliodora* (Cuadro 12), especie considerada no tolerante a suelos ácidos (Nair 1993; citado por Kass 1995).

En investigaciones llevadas a cabo en la Estación Biológica La Selva, en plantaciones jóvenes de *Vochysia ferruginea*, *Virola koschnyi*, *Hyeronima alchorneoides* y *Calophyllum brasiliense*[9] se encontró que las primeras dos especies absorben y acumulan, dos veces más cantidad de manganeso que *H. alchorneoides* y cuatro veces más que *C. brasiliense*; lo cual puede interpretarse como una habilidad de *V. ferruginea* de tolerar elevadas concentraciones de manganeso en el suelo y concuerda con lo encontrado en el presente estudio.

Por otra parte, la multicolinealidad o colinealidad se presenta cuando existe una relación lineal perfecta (r igual a 1) o menos que perfecta (r aproximadamente igual a 1) entre alguna o algunas de las variables de predicción (Gujarati 1992).

Cuando los valores del FIV (factor de inflación de la varianza) son superiores a 10, es decir, cuando el coeficiente de correlación entre variables predictivas es superior o igual al 95 por ciento (Kleinbaum *et al* 1988), los coeficientes de regresión son pobremente estimados y sus errores estándar a la vez son mayores, lo cual implica que los coeficientes no pueden estimarse con la precisión requerida (Draper y Smith 1981, Gujarati 1992). Como se observa en el Cuadro 18 ninguno de los FIV asociados con las

---

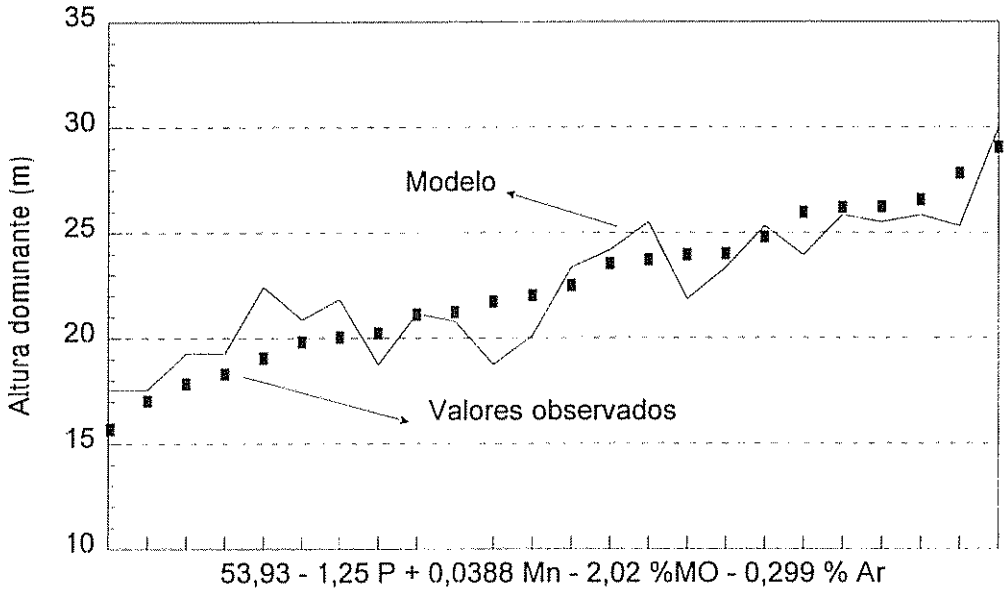
[9]ALVARADO, A. 1995. Ensayos de fertilización en plantaciones forestales de especies nativas. San José, C.R. Centro de Investigaciones Agronómicas, UCR. (Comunicación personal)

variables predictivas son superiores o cercanos a 10, por lo que el modelo no presenta los problemas que genera la multicolinealidad.

Por su parte la prueba F para la falta de ajuste del modelo (Cuadro 18) resultó no significativa. Desde el punto de vista estadístico esto significa que el cuadrado medio del error puede considerarse un estimador insesgado del valor esperado de la varianza poblacional y permite realizar la prueba F para el modelo de regresión, obtener intervalos de confianza sobre los valores estimados de la variable de predicción y evaluar el coeficiente de regresión múltiple. Este análisis fue complementado por la inspección gráfica de los residuos, donde no se presentó ninguna tendencia sistemática (Draper y Smith 1981). La Figura 9 muestra los valores observados y los valores predichos por el modelo 4.1.

El coeficiente de correlación múltiple del modelo de estimación de la altura dominante para la especie *Vochysia ferruginea*, estimado con las variables fósforo, manganeso, porcentaje de materia orgánica y porcentaje de arcilla es de un 79,5 por ciento. Estudios similares llevados a cabo en plantaciones forestales en los Estados Unidos de América han logrado explicar entre un 65 y un 85 por ciento de la variación en el índice de sitio (Carmean 1975), por lo cual este resultado puede considerarse bastante satisfactorio.

En Costa Rica, en estudios similares recientes llevados a cabo en plantaciones puras de *Cordia alliodora* y *Gmelina arborea* se ha logrado explicar la variación en el crecimiento de estas especies entre un 71 (4 variables en el modelo) y un 91 por ciento (3 variables en el modelo) respectivamente (Bergmann *et al* 1994; Stuhrmann *et al* 1994).



R^2 = 79,5 %, Error estándar = 1,8 m

Figura 9. Valores predichos a partir de cuatro variables edáficas (modelo 4.1) y valores observados para la altura dominante en 24 sitios de *Vochysia ferruginea*.

Debido a que se cuenta con repeticiones de las variables de predicción es posible estimar la variación no explicada por el modelo debido a la falta de ajuste del modelo y la correspondiente al error estadístico según se muestra la Figura 10. La variación debida al efecto de las repeticiones (entre sitios o error puro) alcanzó en este caso un 6,4 por ciento; atribuyéndose a errores de medición en la altura dominante, error de muestreo y a variaciones locales en las condiciones de suelo, topografía y microclima.

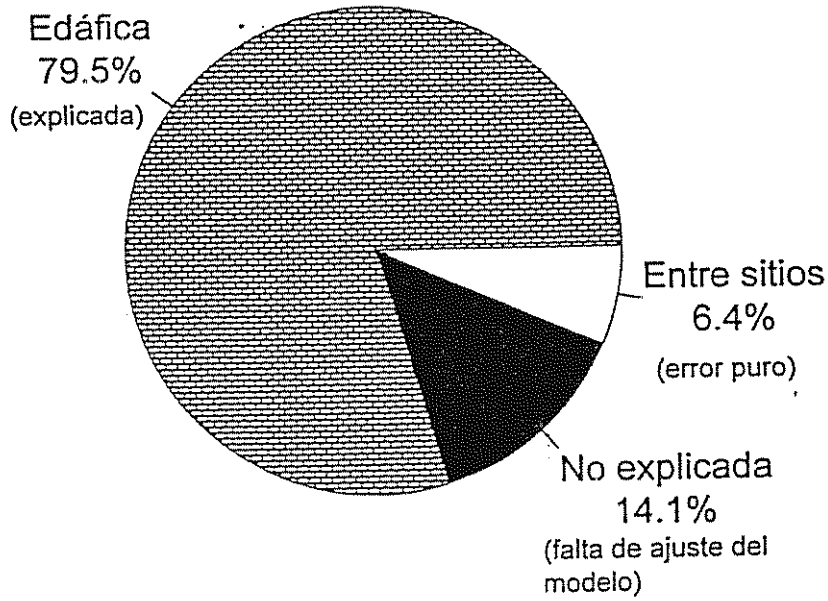


Figura 10. Porcentajes de la variación total en la altura dominante de *V. ferruginea* que es posible explicar con el modelo 4.1.

Por su parte, la proporción estimada correspondiente a la falta de ajuste del modelo (variación no explicada) es de 14,1 por ciento, correspondiente al error estocástico del modelo cuyas fuentes se detallaron la Figura 1.

Cuando se cuenta con repeticiones, es posible estimar el máximo coeficiente de regresión múltiple que puede ser alcanzado con las cuatro variables con que se ajustó el modelo 4.1. En el presente caso el máximo coeficiente de regresión[10] (Max R^2) que

[10] Max R^2 = (Suma de cuadrados total - Suma de cuadrados del error puro) / Suma de cuadrados total

en el presente caso es posible alcanzar es de 93,5 por ciento, por lo que si el R^2 estimado por el modelo es de 79,5 por ciento, de lo que es posible explicar (i.e. máximo R^2) se explica un 85 por ciento. Esto, da un mejor sentido al modelo, ya que se puede interpretar la variación explicada por el modelo en función de lo que es posible explicar (Draper y Smith 1981).

Por otra parte, se ajustó otro modelo de regresión múltiple pero utilizando solamente dos árboles dominantes por parcela con clases de iluminación 1 y 2 (Cuadro 7) debido a que en el modelo 4.1 se utilizaron algunos árboles con clases de iluminación 3 y 4 (Cuadro 7).

Para la elaboración de este modelo se siguió la metodología empleada en el ajuste del modelo 4.1, excepto que se presentó un valor extremo en la distribución de los residuos (con un valor superior a 3) por lo que fue necesario recurrir a la transformación de los datos (Montgomery 1991), utilizando la metodología de Box y Cox (1964, citados por Montgomery 1991) del BOXCOVAR Macro del SAS/ETS (1993), indicando que la transformación más adecuada es la correspondiente al logaritmo natural.

El modelo resultante (4.2) de este procedimiento fue:

$$\text{Alt dom} = Ln^{-1}(4{,}6035 - 0{,}01556\ \%Ar_{0\text{-}12} - 0{,}0967\ \%MO_{0\text{-}12} + 0{,}0021\ Mn_{0\text{-}12}) \quad (4.2)$$

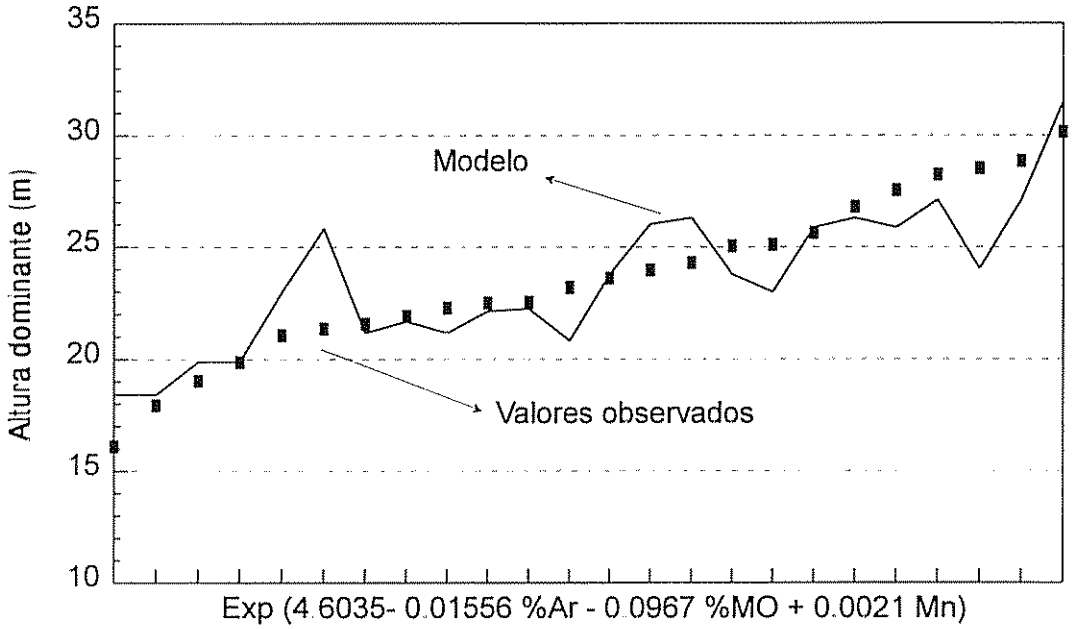
R^2 = 74,4 %, R^2 ajustado= 69,3%, Desviación estándar = 1,2 m

El Cuadro 19 presenta el análisis de varianza correspondiente al modelo 4.2. No se encontraron problemas de colinealidad ni de los supuestos en los que se basan los modelos de regresión múltiple. Por su parte la Figura 11 muestra los valores observados y los predichos para este modelo mientras que la Figura 12 muestra los respectivos porcentajes de variación no explicada por el modelo y la correspondiente al error estadístico, muy similares a los encontrados para el modelo 4.1 (Figura 10).

Cuadro 19. Análisis de varianza para el modelo 4.2 de estimación de la altura dominante para la especie *Vochysia ferruginea* a partir de tres variables edáficas.

Fuente de variación	Grados de libertad	Sumatoria de cuadrados	Cuadrado medio	F	Prob > F
Modelo	3	0,4183	0,1394	19,35	0,0001
Error	20	0,1441	0,0072		
Falta de ajuste	12	0,11212	0,0093	2.34	n.s
Error puro	8	0,03198	0,0039		
Total	23	0,56247			

Variable	GL	Valor de T	Prob > ¦ T ¦
Intercepto	1	18,59	0,0001
P	1	-4,25	0,0004
Mn	1	3,97	0,0008
%MO	1	-4,54	0,0002



R^2 = 74,4 % Error estándar = 1,2 m

Figura 11. Valores predichos a partir de tres variables edáficas (modelo 4.2) y valores observados para la altura dominante en 24 sitios de *Vochysia ferruginea*.

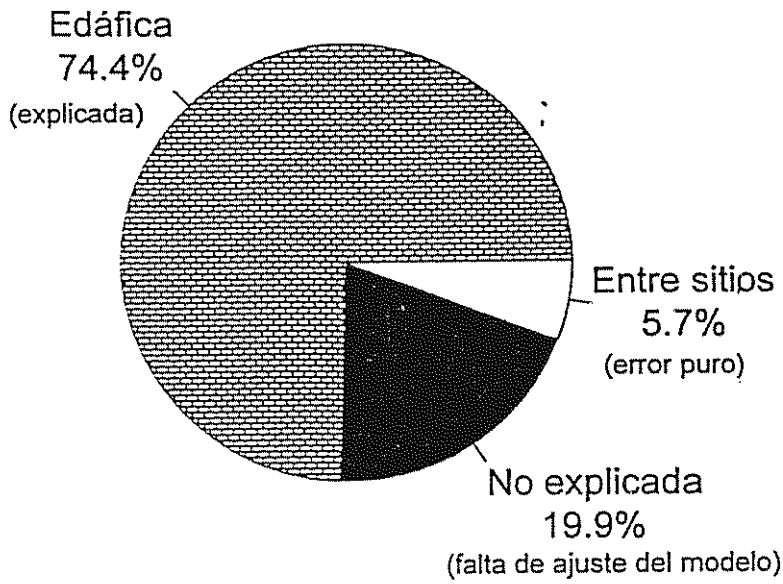


Figura 12. Porcentajes de la variación total en la altura dominante de *V. ferruginea* que es posible explicar con el modelo 4.2.

Tanto el modelo 4.1 (altura dominante definida como los cuatro árboles más altos por parcela), así como el modelo 4.2 (altura dominante definida como los dos árboles por parcela con clases de iluminación 1 y 2) presentan tres variables en común de los primeros 12 cm de profundidad: porcentaje de arcilla, porcentaje de materia orgánica y concentración de manganeso. Por lo tanto, este modelo puede interpretarse en el mismo sentido que se analizó el modelo 4.1, cuyos fundamentos se presentaron en la sección 4.2.2.3.

Se debe considerar que las cuatro variables que explican mayormente ambos modelos no representan necesariamente la causa directa en los cambios medidos en la altura dominante de la especie. Estas variables fueron incluidas en el modelo estadístico

ya que contribuyen a la reducción de la variación residual en la altura dominante. Podría darse que estas variables puedan ser la causa directa de tal variación o que estas mismas variables estén asociadas con la verdadera causa que produce la misma variación en altura dominante. Por esta razón es que para la interpretación del modelo, debe recurrirse a aquellas variables que están correlacionadas con estas cuatro variables de predicción, tal y como lo muestra el Cuadro 20.

Otro factor importante de retomar es la edad del bosque secundario bajo análisis. Existen dos razones para afirmar que el bosque secundario y específicamente las poblaciones de *Vochysia ferruginea*, son aproximadamente coetáneas:

a) La fecha de abandono reportada por el propietario de la finca no debe estar muy sesgada.

b) De existir un efecto de la edad, se asume que los árboles más grandes serían los más viejos. En estos casos, se presentarían (por mayor edad) determinadas condiciones de suelo, como las señaladas por Werner (1984). Este autor encontró que algunos componentes del suelo, tales como la materia orgánica, el porcentaje de arcilla, el pH y la sumatoria de bases, conforme los individuos del bosque secundario envejecen tienden a ser constantes entre los 16 y 31 años después del abandono. Otros elementos del suelo, como por ejemplo el contenido de fósforo, el cual en el mismo período tiende a aumentar conforme los individuos del bosque envejecen. Como se observa en el Anexo 4 las tendencias encontradas en el presente estudio son diferentes a las reportadas por Werner (1984). Por lo tanto, es posible aceptar un corto rango de edad para *V. ferruginea*. No obstante, la variación en edad entre parcelas sigue siendo una restricción al modelos 4.1 y 4.2 presentados anteriormente.

Cuadro 20. Asociación de las variables incluidas en los modelos 4.1 y 4.2 (coeficientes de correlación y significancia estadística) para la estimación de la altura dominante de la especie *Vochysia ferruginea* y otras variables ambientales cuantificadas en este estudio.

Variable en el modelo	r > 0,7	0,7 > r > 0,6	0,6 > r > 0,5	0,5 > r > 0,4	0,4 > r > 0,3
P_{0-12}		Mg_{0-12} (-66,5) ** Fe_{0-12} (-66,5) ** Ac_{0-12} (60,9) ** Fe_{12-30} (63,5) **	Ca_{0-12} (-53,7) ** Bas_{0-12} (59,6) **	$\%MO_{12-30}$ (46,2)* Mg_{12-30} (-46,7) *	
$\%MO_{0-12}$		B_{12-30} (62,6) **	Ac_{12-30} (-53,1) ** S_{0-12} (56,3) ** $\%MO_{12-30}$ (57,2) ** $\%L_{0-12}$ (56,9) **	pH_{0-12} (44,1)* $\%A_{0-12}$ (41,2) *	
Mn_{0-12}	Mn_{12-30} (85,2) **		Fe_{0-12} (50,3) *	Mg_{12-30} (-43,5) * $\%A_{0-12}$ (49,8) * $\%A_{12-30}$ (45,0) *	Ca_{12-30} (-39,4) * $CICE_{12-30}$(-38,7) *
$\%Ar_{0-12}$		Ca_{0-12} (-65,7) ** Bas_{0-12} (-67,5) ** $\%A_{0-12}$ (-62,3) ** $\%A_{12-30}$ (-61,6) ** Ar_{12-30} (67,2) **	Mg_{0-12} (-55,4) ** Fe_{0-12} (57,5) **	K_{0-12} (40,5) * Bas_{12-30} (-44,1) * Mn_{12-30} (-41,6) * S_{12-30} (-42,8) *	

Nota: ** $p < 0,01$, * $0,01 < p < 0,05$

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. El bosque estudiado presenta una marcada dominancia de *Vochysia ferruginea* (207 árboles/ha), cifra superior a la reportada en otros bosques secundarios similares. Esta relativa homogeneidad, el número suficiente de individuos y el buen grado de ocupación del sitio facilitan el estudio de la capacidad productiva de un área determinada según el enfoque empleado en esta investigación.

2. La altura dominante, definida como el promedio de los 100 árboles más altos por hectárea en parcelas de 400 m², presentó una baja variabilidad estadística tanto en el caso de *V. ferruginea*, así como el de *C. alliodora*.

3. La altura dominante, en el caso de *V. ferruginea*, presentó correlaciones estadísticamente significativas con otras variables dasométricas como lo son el diámetro a la altura del pecho, la altura total y el área basal, tanto de la misma especie como la correspondiente a todas las especies. Además la altura dominante de ésta especie presentó una buena asociación con variables ambientales, lo que la hace un buen indicador de la capacidad productiva de un bosque de la tercera fase de la sucesión secundaria dominado por *Vochysia ferruginea*. Se recomienda aplicar la metodología propuesta en la presente investigación a otras especies comerciales que se desarrollen en bosques en la tercera etapa sucesional.

4. En el caso de *C. alliodora*, el hecho de no encontrar correlaciones estadísticamente significativas entre la altura dominante y otras variables dasométricas o variables ambientales, se atribuye principalmente al bajo número de observaciones con que cuenta el estudio, la homogeneidad entre parcelas de la altura dominante y la posible homogeneidad en los suelos de los sitios donde crece esta especie.

5. Uno de los problemas que se encuentran en bosques mixtos es que es posible que un individuo sea uno de los más altos cuando se trate de la misma especie, pero se puede dar el caso de que otro (u otros) individuo (s) de otra especie se encuentre por encima de éste, causando que el árbol de la especie de interés presente condiciones de iluminación deficiente. Por lo tanto, cuando se utilice el enfoque de altura dominante en bosques secundarios debe de asegurarse que los individuos que la componen presenten condiciones de iluminación adecuadas.

6. Se encontraron deficiencias de calcio, potasio y fósforo en el suelo. El pH fue siempre menor a 5.5, el contenido de aluminio y la concentración de manganeso se detectaron en cantidades consideradas tóxicas. Las concentraciones de los elementos menores hierro y cobre, y el contenido de materia orgánica se encontraron en la misma condición.

7. El análisis de componentes principales indicó que las principales fuentes de variación edáfica entre los sitios se atribuye al estatus de bases, teniendo la concentración de potasio particular importancia. Sin embargo ninguna de estas variables entraron en los modelos de regresión ajustados.

8. Se encontró que *V. ferruginea* se desarrolla en suelos poco fértiles, ácidos y con mayores porcentajes de arcilla, mientras que *C. alliodora* se desarrolla en sitios con mayor contenido de bases, menores condiciones de acidez, mayores concentraciones de cobre, azufre y mayores porcentajes de arena en el suelo, fenómeno que se refleja en la distribución espacial de las especies dentro del bosque.

9. El hecho de contar con datos que soporten el estado nutricional de las especies es de mucho valor para detectar deficiencias o acumulación de algunos nutrientes en las hojas, contribuye con la interpretación de las relaciones suelo-planta establecidas en los modelos de regresión. No obstante, la investigación en la nutrición de *Vochysia ferruginea*

y *Cordia alliodora* es muy reciente y, en el caso de la primera especie, no se cuenta con niveles críticos que ayuden a determinar un eventual problema nutricional.

10. Los resultados del análisis foliar indican que *V. ferruginea* no sólo es capaz de acumular aluminio en los tejidos foliares, sino que también acumula manganeso sin perjudicar aparentemente su crecimiento. En el caso de *C. alliodora*, el estado nutricional puede considerarse inadecuado en términos de los contenido de calcio, magnesio, hierro y manganeso. No obstante los niveles críticos utilizados como parámetro de comparación fueron calibrados en plantaciones forestales jóvenes lo cual limita tal interpretación.

11. Para la especie *V. ferruginea* fue posible encontrar altas correlaciones estadísticamente significativas entre la altura dominante y variables químicas y físicas del suelo, lo que se refleja en los modelos de regresión múltiple ajustados (24 observaciones). No sucedió lo mismo con la especie *C. alliodora*, donde -dado el bajo número de observaciones (13) y posiblemente a la homogeneidad ambiental entre los sitios- no fue posible encontrar ninguna relación estadísticamente significativa, por lo que no fue imposible ajustar un modelo de regresión.

12. La variación en la altura dominante de *V. ferruginea* es posible explicarla en un 74,9 por ciento empleando cuatro variables en el modelo. La variación entre sitios alcanzó 6,4 por ciento y la no explicada se estimó en 14,1 por ciento.

13. Aparentemente las variables del suelo que mayor acusan la variación explicada en altura dominante de *V. ferruginea* son el contenido de fósforo, la concentración de manganeso y los porcentajes de materia orgánica y el respectivo de arcilla. No obstante, deben también considerarse aquellas variables correlacionadas con las que se incluyen en los modelos propuestos.

14. Cuando se utilizan solamente los dos árboles más altos por parcela de *V. ferruginea* con buena iluminación (clases 1 y 2) las variables que componen el modelo son las mismas que se presentaron en el modelo de regresión ajustado con los cuatro árboles más altos por parcela, excepto por la concentración de fósforo. En ambos casos, el coeficiente de determinación fue muy similar.

15. *V. ferruginea* presenta requerimientos muy bajos de fósforo al encontrarse este elemento entre 3.1 y 13.5 ppm en los primeros 12 cm del suelo y entre 0.05 y 0.08 por ciento en las hojas. Lo anterior puede atribuirse, dadas las concentraciones de aluminio foliar encontradas (12686 ppm), a la capacidad de la misma tanto de absorber fósforo en presencia de aluminio o la habilidad de absorber este elemento en complejos químicos formados con el aluminio, así como a la capacidad de acumular manganeso en sus hojas, estando éste en el suelo en concentraciones consideradas negativas para las plantas.

16. A pesar de que se cuenta con datos suministrados por el propietario de la finca sobre la fecha del abandono, los modelos que se ajustaron conllevan la incertidumbre de la edad. No obstante, a partir de cronosecuencias en otros bosques secundarios puede justificarse que la variación en la edad del bosque no es muy alta. También otras restricciones de los modelos ajustados son el bajo número de observaciones y el rango de aplicabilidad ya que se pueden utilizar exclusivamente en el bosque estudiado o sitios con condiciones ambientales similares.

Desde el punto de vista metodológico, se pueden dar las siguientes conclusiones y recomendaciones:

1. Dadas las características que mostró la altura dominante como potencial indicador de la capacidad productiva del sitio, es recomendable darle seguimiento al presente estudio y ampliarlo a un mayor número de sitios lo cual permitirá incluir otras especies comerciales en el análisis, por lo que requerirá de información relacionada con la

composición florística y estructura del bosque y observaciones sobre las variables ambientales que caracterizan los sitios.

2. Deben de investigarse específicamente el tamaño adecuado de parcela y el número de árboles dominantes a medir, aunque preliminarmente 50-100 individuos por hectárea parece ser adecuado. Es posible que al efectuarse un estudio similar en otro bosque secundario no se encuentren en una unidad de muestreo el equivalente a 100 individuos por hectárea con buena iluminación. También debe tomarse en cuenta que las áreas de bosque secundario costarricenses, por lo menos en la Región Huetar Norte, son de poca extensión lo que limita el empleo de parcelas muy grandes ya que disminuye la posibilidad de obtener un buen número de observaciones. En lo que se refiere al número de unidades de muestreo es claro que 13 no son suficientes para obtener resultados confiables, pero aun 24 no es un número satisfactorio.

3. Por lo tanto es necesario ampliar el número de observaciones para generar modelos de regresión en otros bosques secundarios de edad similar o de otras edades, con condiciones ambientales diferentes pero de similar composición en términos de especies al bosque estudiado con el fin de evaluar las variables que se incluyeron en los modelos, así como otras variables que puedan ser importantes tales como la intensidad del uso anterior del sitio, la variación microclimática, erosión, etc., y que puedan ser variables más fáciles de recolectar.

6. BIBLIOGRAFIA

ALDER, D. 1980. Forest volume estimation and yield prediction. FAO. Forestry Paper No. 2. Vol. 2. 194 p.

_____, SYNNOT, T.J. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Oxford, Inglaterra. Oxford Forestry Institute. Tropical Forestry Papers No. 25. 124 p.

AWETO, A.O. 1981. Secondary succession and soil fertility restoration in south-western Nigeria. II. Soil fertility restoration. Journal of Ecology 69:609-614.

BABBAR, L.; EWEL, J. 1989. Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. Biotrópica 21(1):20-29.

BASNET, K. 1993. Controls of enviromental factor on pattern of montane rain forest in Puerto Rico. Tropical Ecology 34(1):51-63.

BERGMANN, C.; STUHRMANN, M.; ZECH, W. 1994. Site factors, foliar nutrient level and growth of *Cordia alliodora* plantations in the humid lowlands of Northern Costa Rica. Plant and Soil 166: 193-202.

BERTSCH, F. 1987. Manual para interpretar la fertilidad de suelos de Costa Rica. Segunda edición. Programa de Comunicación Agrícola, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 78 p.

_____. 1995. Fertilidad de suelos y su manejo. San José, Costa Rica, Asociación Costarricense del Suelo. 157 p.

BLACK, C.A. 1975a. Relaciones suelo - planta. Trad. por: Armando Rabuffetti. Buenos Aires, Argentina. Hemisferio Sur. Tomo I.

_____. 1975b. Relaciones suelo - planta. Trad. por: Armando Rabuffetti. Buenos Aires, Argentina. Hemisferio Sur. Tomo II.

BRADY, N.C. 1974. The nature and properties of soils. 8th edtion. New York, EEUU. Macmillian Publishing Co., Inc. 639 p.

BROWN, S.; LUGO, A. 1990. Tropical secondary forest. Journal of Tropical Ecology 6:1-32.

BRUSCHBACHER, R.; UHL, C.; SERRAO, A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. Journal of Ecology 76: 682-699.

BUDOWSKI, G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. Turrialba (C.R.) 13 (1): 42-44.

_____. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the ligth of successional processes. Turrialba (C.R.) 15 (1): 40-42.

CAMPOS, J.J. 1989. Environmental effects on the productivity of *Eucalyptus camaldulensis*, *Leucaena leucocephala* and *Gliricidia sepium* in Central America. Tesis Doc. Phill. Universidad de Oxford. 156 p (sin apéndices).

_____. 1990. Asociación del índice de sitio con variables ambientales. In: Actas IV Reunión IUFRO (1989, Guatemala) Manejo y Aprovechamiento de Plantaciones Forestales con especies de uso múltiple. CATIE. p. 367-386.

CARMEAN, W. 1975. Forest site quality evaluation in the United States. Advances in Agronomy 27:209-269.

CATIE. 1994. Laurel (*Cordia alliodora*) especie de uso múltiple en América Central. Serie Técnica. Informe Técnico No. 239. Turrialba, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 53 p.

COSEFORMA. 1994. Inventario forestal de la Región Huetar Norte. Resumen de resultados. Ciudad Quesada, Costa Rica. GTZ/DGF. 27p.

CLUTTER, J.; FORTSON, J.; PIENAAR, L.; BRISTER, H.; BAYLEY, R. 1983. Timber managment: a quantitative approach. New York. John Willey & Sons. 333 p.

CONOVER, W.J. 1980. Practical nonparametric statistics. New York. John Wiley & Sons. 493 p.

CUENCA, G.; HERRERA, R.; MEDINA, E. 1990. Aluminium tolerance in trees of a tropical cloud forest. Plant and Soil 125:169-175.

DANIEL, T.W.; HELMS, J.A.; BAKER, F. 1979. Principles of silviculture. Second edition. New York. MacGraw-Hill Book Company. 500 p.

DAVIS, K.P. 1966. Forest management: regulation and valuation. New York. McGraw-Hill Company. 515 p.

DONAHUE, R.; MILLER, R.; SHICKLUNA, J. 1977. Soils: an introduction to soils and plant growth. Fourth edition. New Yersey, EEUU. Prentice-Hall, Inc. 626 p.

DONOSO, C. 1981. Ecología Forestal; el bosque y su medio ambiente. Santiago, Chile. Ed. Universitaria. 369 p.

DRAPPER, N., SMITH, H. 1981. Appieded regression analysis. Second edition. New York, EEUU. John Wiley & Sons. 709 p.

DRECHSEL, P.; ZECH, W. 1991. Foliar nutrient levels of broad-leaved tropical trees: A tabular review. Plant and Soil 131: 29-46.

DRIESSCHE, R. VAN DEN. 1974. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. The Botanical Review 40(3): 347-394.

DUANE, B. 1983. The use of soil classification to predict forest site quality on the Southeastern Coastal Plain. Tesis Doc. Phill. Universidad Estatal de Carolina del Norte. EEUU. 90 p.

FAO (ITALIA). 1985. Evaluación de tierras con fines forestales. Estudio FAO Montes 48. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación. Roma. 106 p.

FASSBENDER, H.; BORNEMISZA, E. 1987. Química de suelos: con énfasis en suelos de América Latina. Segunda edición. San José, Costa Rica. IICA. 420 p.

FINEGAN, B. 1992a. Competencia. Notas del curso Bases Ecológicas para la Silvicultura y la Agroforestería. Programa Post-grado. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 24 p. (mimeografiado)

_____. 1992b. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. Traducido por: Ricardo Luján. Serie Técnica. Informe Técnico No. 188. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales No. 5. CATIE. Turrialba. Costa Rica. 29 p.

_____ , GUILLEN, L. 1992. Crecimiento y rendimiento de bosques húmedos secundarios en Sarapaquí, y los factores que los determinan. In: II Congreso Forestal Nacional (1992, San José, Costa Rica). Resumen de ponencias. San José, Costa Rica. p 142-144. (mimieografiado)

FINEGAN, B. 1993a. Aspectos de la ecología del crecimiento y rendimiento de los árboles. Notas del curso Bases Ecológicas para la Silvicultura y la Agroforestería. Programa Post-grado. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 30 p.(mimeografiado)

_____. 1993b. Procesos dinámicos en bosques naturales tropicales. Notas del curso Bases Ecológicas para la Silvicultura y la Agroforestería. Programa Post-grado. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 54 p. (mimeografiado)

_____; SABOGAL, C. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. El Chasqui no. 17:3-24.

FOURNIER, L.A. 1989. Importancia de la reforestación en Costa Rica. Agronomía Costarricense 13(1).127-133.

FOURNIER, L.A.; HERRERA, M.A. 1977. La sucesión ecológica como un método eficaz para la recuperación del bosque en Costa Rica. Agronomía Costarricense 1(1):23-29.

FOY, C.D. 1988. Plant adaptation to acid, aluminum-toxic soils. Comm. in Soil Sci. Plant Anal. 19(7-12):959-987.

FRANCKE, S., VERGARA, N., BENNEWITZ, R. 1988. Evaluación preliminar de las principales series y fases de suelo en relación al índice de sitio de plantaciones de Pinus radiata D. DON de la X región. Ciencia e Investigación Forestal 2(4): 1-14.

GAUCHER, G. 1981. Traité de pédologie agricole. Les facteurs de la pédogénese. Tome II. Editions G. Lotte. Dison, Belgique. 730 p.

GAVANDE, S. 1972. Física de suelos: principios y aplicaciones. México. Limusa - Wiley. 351 p.

GIRALDO, L.G.; DEL VALLE, J.I.; ESCOBAR, M. 1980. El crecimiento del nogal (*Cordia alliodora*) Ruiz & Pavon Oken en relación con algunos factores climáticos, edáficos y fisiográficos en el suroeste de Antioquia (Colombia). Revista Facultad Nacional de Agronomía. 32(1): 21-32.

GOMEZ-POMPA, A.; VAZQUEZ-YANES, C. 1981. Successional studies of a rain forest in Mexico. In Forest succession; concepts and application. Ed. by D.C. West, H.H. Shugart, D. B. Botkin. Berlin, Alemania. Springer-Verlag. p. 246-266.

GONZALEZ, E., FISHER, R. 1994. Growth of native forest species planted on abandoned pasture land in Costa Rica. Forest Ecology and Management 70: 159-167.

GREAVES, A., McCARTER, P. 1990. *Cordia alliodora* a promising tree for tropical agroforestry. UK. Tropical Forestry Papers 22. Oxford Forestry Institute. University of Oxford. 37p.

GUILLEN, A.L. 1993. Inventario comercial y análisis silvicultural de bosques húmedos secundarios en la Región Huetar Norte de Costa Rica. Tesis Lic. en Silvicultura Tropical. Programa de Licenciatura Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. [97] p.

GUILLEN, A.L.; GORDON, J. 1994. Estudio técnico, financiero y ecológico del raleo de un bosque secundario establecido en 1967 y sus efectos. Finca El Cerro, Florencia de San Carlos. Propuesta de investigación desarrollada por el Proyecto CATIE/COSUDE/DGF/ODA. Silvicultura de Bosques Naturales (SBN). CATIE. Turrialba, Costa Rica. 31p. (mimeografiado)

GUJARATI, D.N. 1993. Econometría. Trad. por Víctor M. Mayorga T. Segunda edición. México. McGraw-Hill. 597 p.

HÄGGLUND, B. 1981. Evaluation of forest site productivity. Forestry Abstract 42(11):515-527.

HARIDASAN, M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. Plant Soil 65: 265-273.

HARIDASAN, M., MONTEIRO, G. 1988. Aluminium-accumulating species in two forest communities in the Cerrado region of central Brazil. Forest Ecology and Management 24: 15-26.

HENRIQUEZ, C.; BERTSCH, F.; SALAS, R. 1995. Fertilidad de suelos. Manual de laboratorio. San José, Costa Rica, Asociación Costarricense del Suelo. 64 p.

HERRERA, B. 1993. La calidad de sitio: importancia y métodos para su evaluación (revisión de literatura). Documento de estudio. Curso Ecología Forestal. Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. s.p.(mimeografiado)

HEIBERG, S.; WHITE, D. 1956. A site evaluation concept. Journal of Forestry 54(1):7-10.

HUSTON, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. Journal of Biogeography 7: 147-157.

HUTCHINSON, I.D. 1993. Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo. Traducido por Ricardo Luján. Serie Técnica. Informe Técnico No. 204. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales No. 7. CATIE. Turrialba. Costa Rica. 32 p.

ISEBRANDS, J.G.; CROW, T.R. 1975. Introduction to uses and interpretation of principal componente analysis in forest biology. Estados Unidos. USDA Forest Service. General Technical Report No. NC-17. North Central Forest Experiment Station. 19 p.

JADAN, S. 1972. Sistemas de clasificación de índice de sitios para *Eucalyptus deglupta* BL en Turrialba, Costa Rica. Tesis Magister Science. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 99 p.

JORDAN, C. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems, principles and their application in management and consrvation. Chichester. John Wiley & Sons. 190 p.

KAMPRATH, E.J. 1972. Phosphorus. In: A review of soils reserch in tropical Latin America. Ed. by P.A. Sánchez. Soil Science Department North Carolina State. University Raleigh. N.C. p 205-237.

KASS, D.L. 1995. Are nitrogen fixing trees a solution for acid soils?. In: Nitrogen Fixing trees for acid soils (1995, Turrialba, Costa Rica). Proceedings of a Workshop. Ed. by Dale O. Evans and Lawrence Szott. Turrialba, Costa Rica. Published by Winrock International Institute for Agricultural Development and NFTA. p 19-31.

KLEINBAUM, D.G.; KUPPER, L.L.; MULLER, K.E. 1988. Applied regression analysis and other multivariable methods. Second edition. Boston. EEUU. PWS-KENT Publishing Company. 718 p.

KOCHUMMEN, K.M.; NG, F.S.P. 1977. Natural plant succession after farming in Kepong. The Malasysian Forester 40 (1):61-78.

LAMB, D. 1977. Relationships between growth and foliar nutrient concentrations in *Eucalyptus deglupta*. Plant and Soil 47: 495-508.

LEAF, A.L. 1973. Plant analysis as an aid in fertilizing forest. In: Soil testing and plant analysis. Revised edtion. Ed. by Leo M. Walsh and James D. Beaton. Wisconsin, USA. Soil Science Society of America Inc. p 427-454

LOETSCH, F.; HALLER, K.; ZOHER, F. 1973. Forest Inventory. Vol. 2. Trad. by K.F. Panzer. Munchen, Germany. BLV Verlagsgesellschaft. 469 p.

MABBERLEY, D.J. 1992. Tropical rain forest ecology. Second edition. London, England. Blackie Academic & Professional. 300 p.

MONTAGNINI, F.; RAMSTAD, K.; SANCHO, F. 1993. Litterfall, litter decomposition and the use of mulch of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. Agroforestry Systems 23:39-61.

MONTAGNINI, F.; SANCHO, F. 1994. Nutrients budgets of young plantations with native trees: strategies for sustained management. In Forest resourses and wood-based biomass energy as rural development assets. Ed. by W. Bentley and M. Gowen. New Delhi, Winrock International and Oxford & IBH Publishing Co. p. 213-233.

MONTES DE OCA, P.; CERVANTES, C. s.f. Guía en el análisis de suelo. In: Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar, Universidad Nacional, boletín informativo No. 2. Ed. por Roberto McLean P. Heredia, Oficina de Publicaciones de la Universidad Nacional. p. 13 - 26.

MONTGOMERY, D.C. 1991. Diseño y análisis de experimentos. Traducido por Jaime Delgado Saldivar. México D.F., México. Grupo Editorial Ibeoroamericana. 589 p.

NAVARRO, C. 1987. Evaluación del crecimiento y rendimiento de *Bombacopsis quinatum* (Jacq) Dugand en 15 sitios de Costa Rica. Indices de sitio y algunos factores financieros de la especie. Tesis Mag. Sc. UCR/CATIE. Turrialba, Costa Rica. 137 p.

NYE, P.H.; GREENLAND, D.J. 1960. The soil under shifting cultivation. Technical Communication No. 51. Commonwealth Bureau of Soils, Hardpenden. Inglaterra. 156 p.

OET, ITCR. 1995. Botarrama (*Vochysia ferruginea*) especie promisoria para la reforestación de zonas húmedas tropicales. Colección de Guías Silviculturales. CATIE. Costa Rica. 54 p (en prensa).

ORTEGA, H. 1986. Factores edáficos y topográficos que determinan la calidad de sitio en plantaciones jóvenes de *Pinus caribaea* var hond. en Pavones. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 100 p.

ORTEGA, A.; MONTERO, G. 1988. Evaluación de la calidad de las estaciones forestales. Revisión bibliográfica. Ecología (Esp) (2):155-184.

PLA, L. 1986. Análisis multivariado: método de componentes principales. Washington D.C., EEUU. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. 95 p.

PEREZ, J. 1993. Efecto de la incorporación de hojarasca de especies forestales acumuladoras y no acumuladoras de Al sobre la distribución de este elemento y las propiedades químicas de un suelo del trópico húmedo de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. San José, C.R. Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales. 198 p.

PRITCHETT, W. 1986. Suelos forestales: propiedades, conservación y mejoramiento. México D.F., México. LIMUSA. 262 p.

PRITCHETT, W.; FISHER, R. 1987. Properties and management of forest soils. Segunda edición. John Wiley & Sons. New York. USA. 494 p.

PULIDO, P.H. 1971. Métodos de evaluación y principales factores del medio ambiente que afectan la calidad de sitio (investigación bibliográfica). Mérida, Venezuela. Universidad de los Andes. Centro de Estudios de Postgrado. 36 p.

RENNIE, P.J. 1963. Methods of assessing site capacity. Commonwealth Forestry Review 42 (114): 307-317.

RODRIGUEZ, E. 1976. Calidad de sitio: su aplicación al manejo forestal. Mérida, Venezuela. 22 p. (mimeografiado)

SALAS, G. DE LAS. 1974. Factores edáficos y climáticos en la clasificación de sitios forestales. Bosques de Colombia (Col) 1:15-30

_____. 1987. Suelos y ecosistemas forestales. con énfasis en América Tropical. San José, Costa Rica. IICA. 447 p.

SANCHEZ, P.A.; VILLACHICA, J.H.; BANDY, D.E. 1983. Soil fertility dynamics after clearing tropical rainforest in Peru. Soil Science of American Journal 47: 1171-1178.

SANCHEZ, P.A. 1976. Properties and management of soils in the Tropics. New York. John Wiley and Sons. 618 p.

SAS Institute Inc. SAS/STAT. 1993. Guide for personal computers. Version 6.0 edtion. Cary NC. SAS Institute Inc. 1028 p

SAS Institute Inc. SAS/ETS. 1993. User's guide, version 6. Second edition. Cary, NC. SAS Institute Inc. 1022 p.

SHETRON, S. 1972. Forest site productivity among soil taxonomic units in Northern Lower Michigan. Soil Science of America (Proceedings) 36: 358-363.

SIPS, P. 1993. Management of tropical secondary rain forests in Latin America. Today's challenge, tomorrow's accomplished fact !?. Wageningen, The Netherlands. IKC-NBLF, Stichting BOS. 71p.

SMITH, D. 1986. The practice of silviculture. Octava edición. New York. John Wiley & Sons. 527p.

SOCIETY OF AMERICAN FORESTERS. 1958. Forestry terminology: a glosary of technical terms used in forestry. Third edition Washington DC. 97 p.

SPURR, S. 1964. Forestry Ecology. New York. The Ronald Press Company. 352 p.

_____.; BARNES, B.V. 1980. Forest Ecology. New York. John Wiley & Sons Inc. 687 p.

STEWART, R. 1994. Incidencia del comercio internacional sobre la economía del sector forestal costarricense. Estudio realizado para el AID y la Dirección General Forestal. STEWARD ASSOCIATES. Heredia, Costa Rica. 124 p. (Borrador)

STUHRMANN, M.; BERGMANN, C.; ZECH, W. 1994. Mineral nutrition, soil factors and growth rates of *Gmelina arborea* plantations in the humid lowlands of northern Costa Rica. Forest Ecology and Management 70: 135-145.

THOMPSON, L. 1962. El suelo y su fertilidad. Barcelona, España. Editorial Reverte. 407 p.

TRUMAN, R.A.; HUMPHREYS, F.R.; RYAN, P.J. 1986. Effect of varying solution ratios of Al to Ca and Mg on the uptake of phosphorus by *Pinus radiata*. Plant and Soil 96: 109-123.

TSCHINKEL, H. 1972. Factores limitantes del crecimiento de plantaciones de *Cupressus lusitanica* en Antioquia, Colombia. Revista Facultad Nacional de Agronomía 27(2):3-56.

UHL, C. 1987. Factor controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. Journal of Ecology 75.377-407.

_____; BUSCHBACHER, R.; SERRAO, A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I Patterns of plant succession. Journal of Ecology 76: 663-681.

_____; CLARK, K.; CLARK, H.; MURPHY, P. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. Journal of Ecology 69:631-649.

VANCLAY, J. 1994. Modelling forest growth an yield; applications to mixed tropical forest. Wallingford, Reino Unido. CAB International. 312 p.

VASQUEZ, A. 1994. Estudio detallado de suelos y determinación de la capacidad de uso de la tierra finca "El Cerro", Florencia de San Carlos (Alajuela, Costa Rica). Informe de Consultoría. San José, Costa Rica. 37 p.

VASQUEZ, W.; UGALDE, L. 1994. Rendimiento y calidad de sitio para Gmelina arborea, Tectona grandis, Bombacopsis quinata y Pinus caribaea, en Guanacaste, Costa Rica. Informe final. Convenio de Cooperación IDA/FAO - CATIE. Turrialba, Costa Rica. 43 p.

VINCENT, L. 1980. Manejo de plantaciones forestales con fines de producción.Universidad de los Andes. Fac. Ciencias Forestales. Centro de Estudios de Postgrado. Dpto. Manejo de Bosques. Mérida. (90 pp).

VITOUSEK, P.M.; SANFORD Jr, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: 137-167.

WEBB, D.B.; WOOD, P.J.; SMITH, J. 1980. A guide to species selection for tropical and sub-tropical plantations. Commonwealth Forestry Institute. London, England. Tropical Forestry Paper No. 15. 342 p.

WEBSTER, R. 1977. Quantitative and numerical methods in soil classification and survey. Oxford, England. Clarendon Press. 269 p.

WERNER, P. 1984. Changes in soil properties during tropical wet forest succession in Costa Rica. Biotrópica 16(1):43-50.

ZECH, W. 1994. Metodología práctica para la identificación de sitios para reforestación en la Zona Norte de Costa Rica, en especial con melina y laurel. Documento del Poyecto No. 39. COSEFORMA. San José, Costa Rica. 53 p.

ZECH, W.; DRECHSEL, P. 1992. Multiple mineral deficiencies in forest plantations in Liberia. Forest Ecology and Management 48: 121-143.

ANEXO

Anexo 1. Especies encontradas en las 36 parcelas instaladas en el bosque.

Nombre científico	Familia	Abundancia
Alchornea latifolia	EUPHORBIACEAE	1
Hampea sp	MALVACEAE	12
Beilschmiedia pendula	LAURACEAE	1
Brosimun guianense	MORACEAE	1
Bursera simarouba	BURSERACEAE	1
Casearia sp	FLACOURTIACEAE	2
Cecropia sp	MORACEAE	4
Cinnamomun cinnamomifolium	LAURACEAE	1
Cordia alliodora	BORAGINACEAE	107
Coussarea hondensis	RUBIACEAE	2
Cupania glabra	SAPINDACEAE	1
Dendropanax arboreus	ARALIACEAE	23
Desconocidas	-	80
Ficus sp	MORACEAE	2
Goethalsia meiantha	TILIACEAE	5
Guatteria aeruginosa	ANNONACEAE	3
Guettarda sp	RUBIACEAE	1
Hirtellea sp	CHRYSOBALANACEAE	13
Hirtella triandra	CHRYSOBALANACEAE	1
Inga sp	MIMOSACEAE	7
Lonchocarpus sp	PAPILIONACEAE	9
Lozana pittieri	FLOCOURTIACEAE	1

Continuación.

Miconia sp	MELASTOMATACEAE	75
Myrcia sp	MYRTACEAE	4
Nectandra sp	LAURACEAE	3
Ochroma sp	BOMBACACEAE	2
Ocotea sp	LAURACEAE	2
Otova novagranatensis	MYRISTICACEAE	1
Pithecelobium sp	MIMOSACEAE	2
Protium afschipii	BURSERACEAE	1
Pseuldolmedia spuria	MORACEAE	1
Rollinia microsepala	ANNONACEAE	18
Sauraria sp	ACTINIDIACEAE	2
Trichospermun grewiifolium	TILIACEAE	9
Turpinia sp	STAPHYLEACEAE	3
Virola koschnyi	MYRISTICACEAE	2
Virola sebifera	MYRISTICACEAE	3
Vochysia ferruginea	VOCHYSIACEAE	244
Vochysia guatemalensis	VOCHYSIACEAE	9
Xylopia sebifera	ANNONACEAE	47
Zanthoxylum sp	RUTACEAE	2

Anexo 2.

a. Variables edáficas y topográficas con su respectivo promedio, máximo, mínimo y coeficiente de variación para los sitios asociados con *Vochysia ferruginea*.

VARIABLE	MAX	PROM.	MIN	CV (%)
%Pendiente	47	32	20	26,1
pH $_{0-12}$	5,4	5,2	4,8	3,4
pH $_{12-30}$	5,5	4,9	4,8	3,5
Ca $_{0-12}$	7,8	5,1	2,9	25,8
Ca $_{12-30}$	6,9	3,2	1,8	32,9
Mg $_{0-12}$	3,7	2,2	1,2	23,5
Mg $_{12-30}$	2,7	1,4	1,0	28,0
K $_{0-12}$	0,48	0,18	0,11	56,6
K $_{12-30}$	0,44	0,13	0,05	79,9
Ca : Mg $_{0-12}$	3,33	2,39	1,93	17,3
Ca : Mg $_{12-30}$	4,06	2,25	1,64	25,5
Ca+Mg : K $_{0-12}$	74,5	45,8	16,5	36,8
Ca+Mg : K $_{12-30}$	92,0	48,3	9,8	51,6
Ca : K $_{0-12}$	52,7	31,2	12,3	36,8
Ca : K $_{12-30}$	62,7	32,7	7,3	51,5
Mg : K $_{12-30}$	21,8	13,8	4,2	39,0
Mg :K $_{12-30}$	33,7	15,6	2,5	55,7
Acidez $_{0-12}$	1,12	0,66	0,30	39,0
Acidez $_{12-30}$	1,99	1,15	0,46	39,1

La posición de la parcela en la pendiente de mayor frecuencia fue la parte media

Continuación.

CICE $_{0-12}$	15,42	9,91	5,29	24,4
CICE $_{12-30}$	12,25	7,23	4,69	33,3
BAS $_{0-12}$	11,67	7,44	4,23	23,6
BAS $_{12-30}$	8,71	4,75	2,97	28,0
P $_{0-12}$	11,5	6,1	2,5	42,5
P $_{12-30}$	19,0	8,0	3,9	49,6
Cu $_{0-12}$	33,4	27,0	18,1	12,8
Cu $_{12-30}$	40,7	28,7	17,1	28,3
Fe $_{0-12}$	397	267	152	30,3
Fe $_{12-30}$	360	245	94	27,3
Mn $_{0-12}$	123,0	68,4	14,4	51,5
Mn $_{12-30}$	146,0	83,4	23,2	46,8
Zn $_{0-12}$	23,0	8,7	2,1	80,0
Zn $_{12-30}$	23,0	8,6	1,3	88,4
B $_{0-12}$	2,30	0,90	0,35	61,9
B $_{12-30}$	0,80	0,44	0,23	30,6
S $_{0-12}$	66,6	41,1	24,4	26,3
S $_{12-30}$	46,1	28,3	16,0	34,1
%MO $_{0-12}$	9,12	7,50	5,10	11,6
%MO $_{12-30}$	6,54	4,50	2,20	25,3
%A $_{0-12}$	41	27	18	22
%A $_{12-30}$	33	21	10	31
%L $_{0-12}$	26	17	7	29
%L $_{12-30}$	29	16	12	21
%Ar $_{0-12}$	66	56	44	9
%Ar $_{12-30}$	72	62	42	12

b. Variables edáficas y topográficas con su respectivo promedio, máximo, mínimo y coeficiente de variación para los sitios asociados con *Cordia alliodora*.

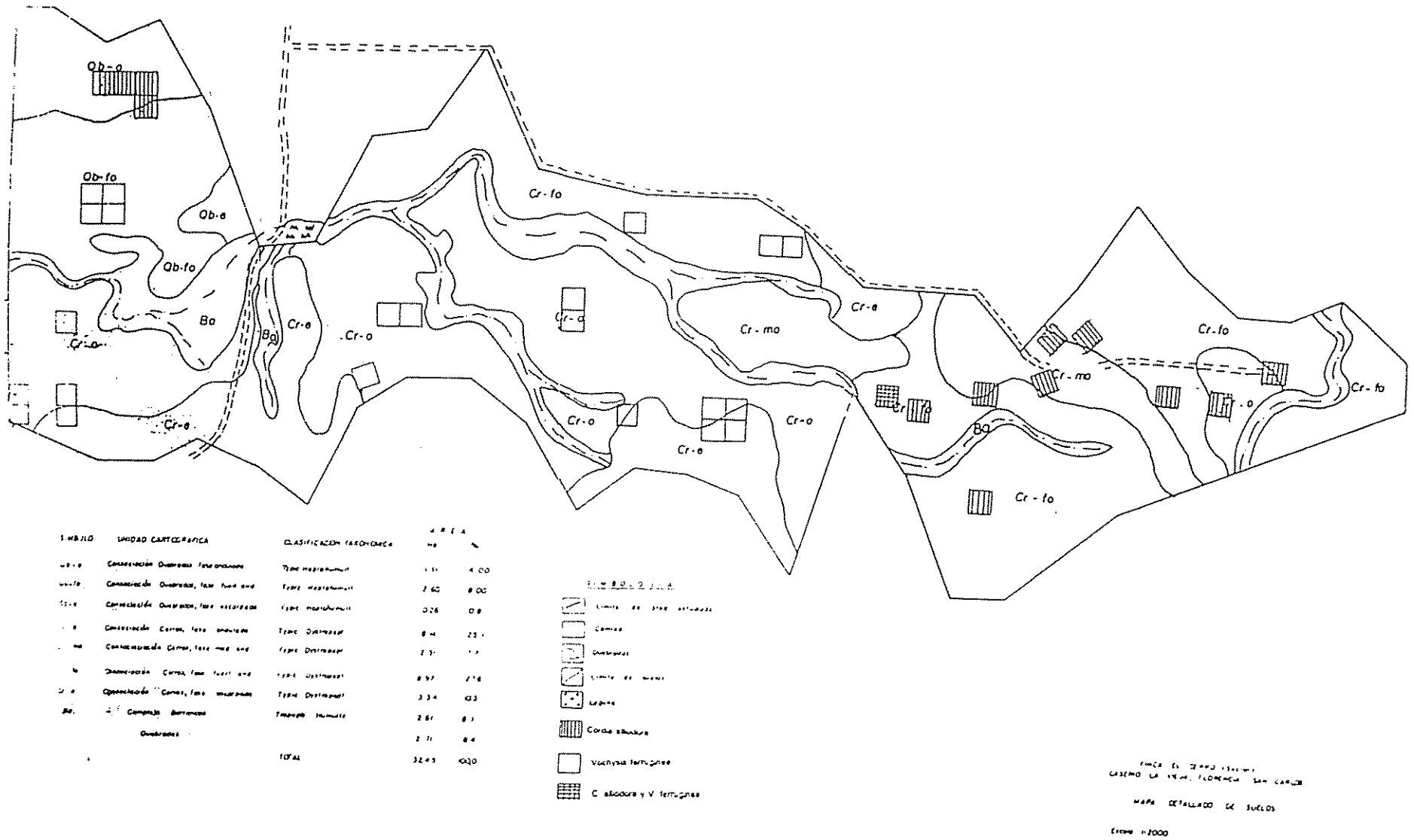
VARIABLE	MAX	PROM.	MIN	CV (%)
%Pendiente	34	20	3	54,7
pH_{0-12}	5,4	5,2	4,9	3,7
pH_{12-30}	5,2	5,0	4,8	2,5
Ca_{0-12}	14,2	7,2	3,3	47,2
Ca_{12-30}	4,8	3,7	2,6	21,3
Mg_{0-12}	3,2	2,5	1,7	20,9
Mg_{12-30}	2,3	1,7	1,2	18,1
K_{0-12}	0,48	0,20	0,10	52,3
K_{12-30}	0,36	0,18	0,08	58,4
$Ca : Mg_{0-12}$	4,9	2,8	1,8	34,6
$Ca : Mg_{12-30}$	3,0	2,2	1,6	17,5
$Ca+Mg : K_{0-12}$	90,0	57,9	17,2	46,6
$Ca+Mg : K_{12-30}$	65,0	39,4	15,8	49,0
$Ca : K_{0-12}$	74,7	43,2	11,4	51,4
$Ca : K_{12-30}$	48,7	27,0	10,8	49,5
$Mg : K_{0-12}$	22,1	14,7	5,9	39,1
$Mg : K_{12-30}$	21,2	12,4	5,0	51,7
Ac_{0-12}	1,12	0,43	0,14	65,1
Ac_{12-30}	1,21	0,61	0,09	57,2

La posición de la parcela en la pendiente que se encontró con mayor frecuencia fue la parte alta.

Continuación.

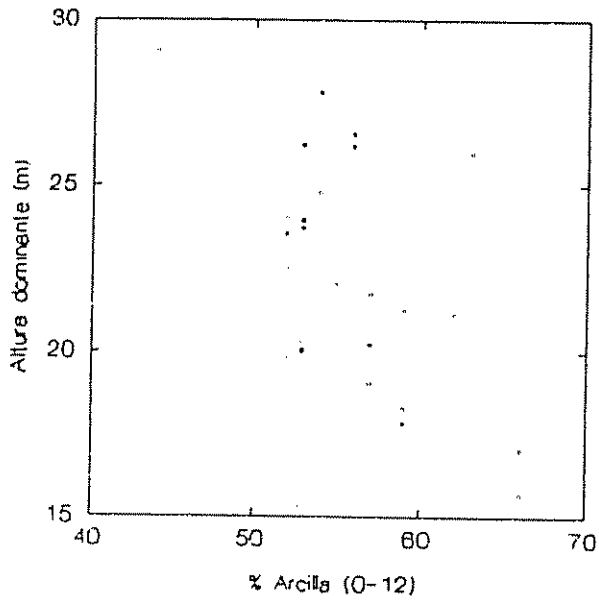
CICE $_{0-12}$	17,79	10,80	6,20	37,1
CICE $_{12-30}$	11,96	6,55	5,06	28,0
BAS $_{0-12}$	17,29	10,00	5,29	38,0
BAS $_{12-30}$	7,16	5,60	4,04	19,1
P $_{0-12}$	13,5	8,2	3,1	44,3
P $_{12-30}$	14,6	8,4	1,7	54,3
Cu $_{0-12}$	41,4	30,7	22,7	15,0
Cu $_{12-30}$	39,1	27,6	20,2	25,6
Fe $_{0-12}$	452	263	164	29,5
Fe $_{12-30}$	315	230	127	24,1
Mn $_{0-12}$	197,0	99,2	40,6	60,9
Mn $_{12-30}$	184,0	107,1	51,0	39,5
Zn $_{0-12}$	23,0	10,4	3,8	61,3
Zn $_{12-30}$	23,0	8,5	1,3	77,0
B $_{0-12}$	2,15	0,80	0,43	62,1
B $_{12-30}$	2,48	0,60	0,38	94,0
S $_{0-12}$	61,1	39,0	30,3	21,4
S $_{12-30}$	63,1	36,9	23,3	37,0
%MO $_{0-12}$	8,38	7,10	5,02	13,0
%MO $_{12-30}$	6,40	4,66	3,83	15,0
%A $_{0-12}$	36	32	25	12
%A $_{12-30}$	34	24	14	31
%L $_{0-12}$	27	16	13	24
%L $_{12-30}$	34	18	12	40
%Ar $_{0-12}$	60	52	44	8
%Ar $_{12-30}$	71	56	48	13

ANEXO 3. Ubicación de parcelas en el área de estudio.

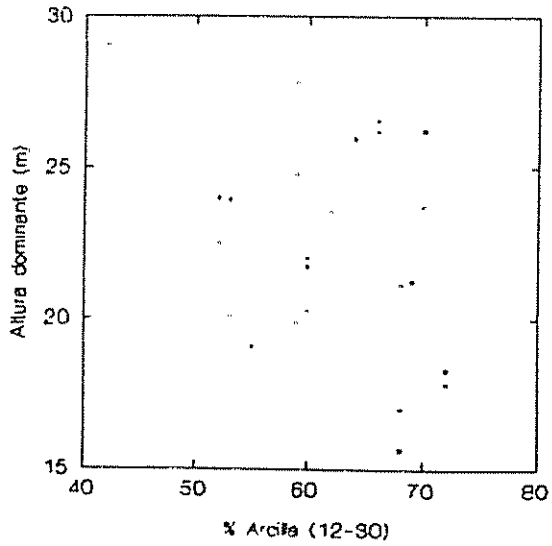


Anexo 4. Relación entre la altura dominante de *Vochysia ferruginea* y las variables del suelo que resultaron con una correlación estadísticamente significativas con esta variable.

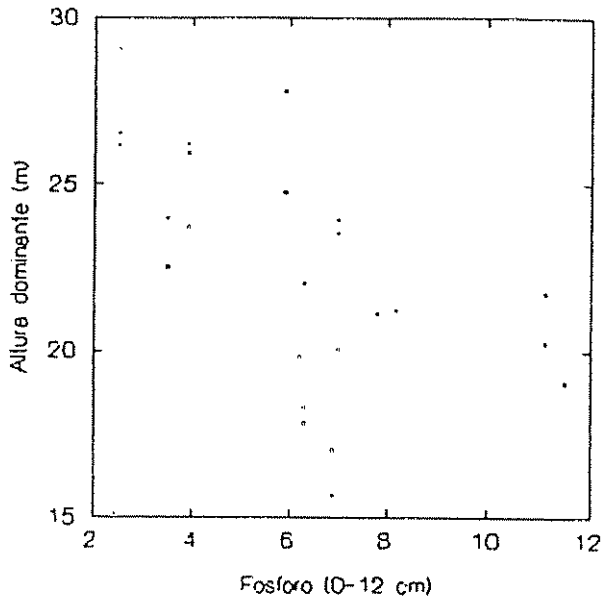
a) Porcentaje de arcilla 0-12 cm.



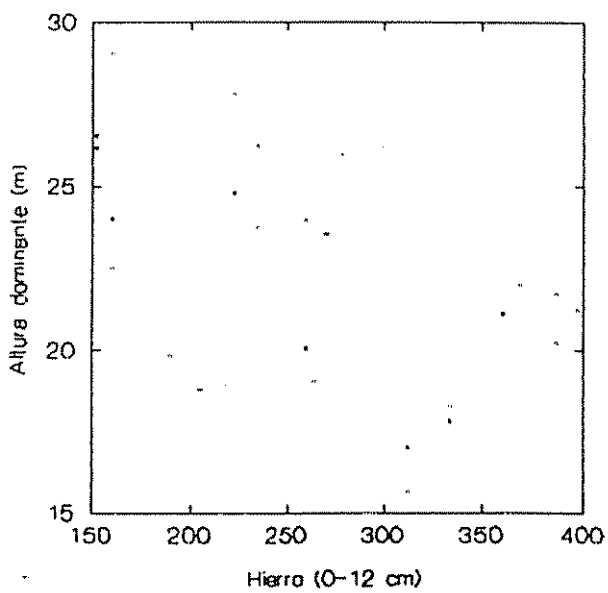
b) Porcentaje de arcilla 12-30 cm



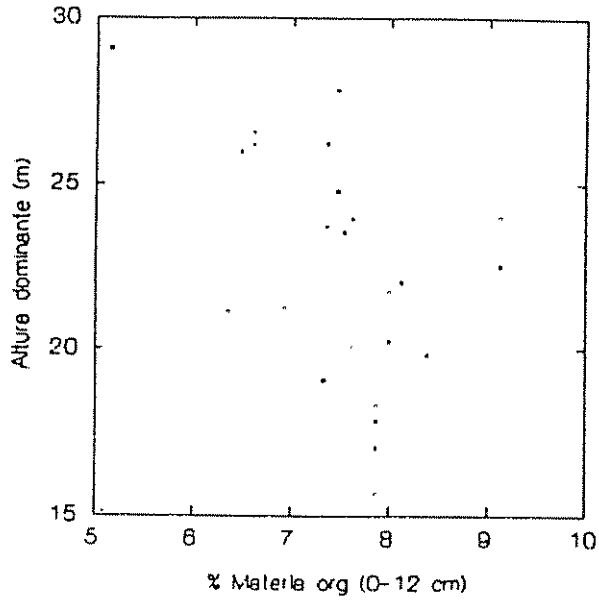
c) Fósforo 0-12 cm



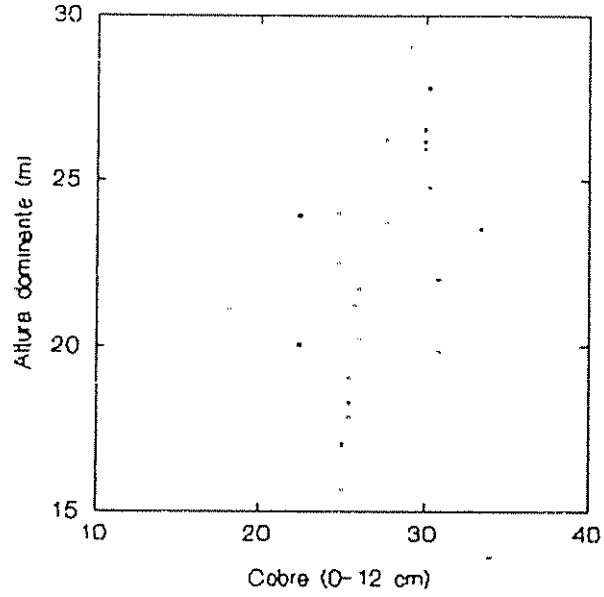
d) Hierro 0-12 cm



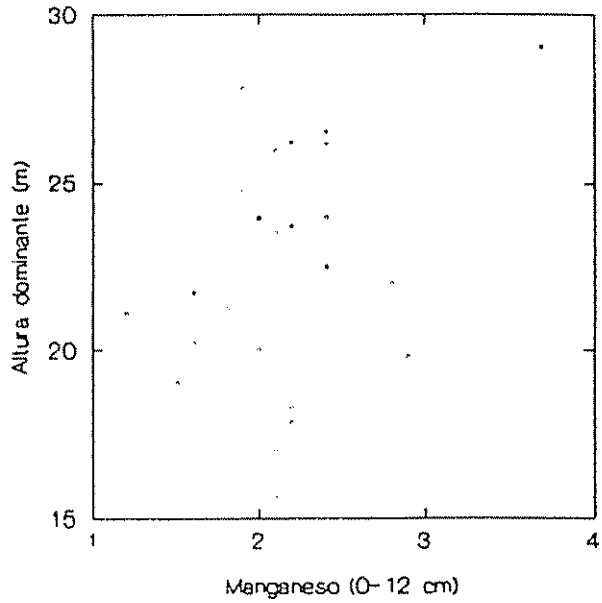
e) Porcentaje de materia orgánica 0-12 cm



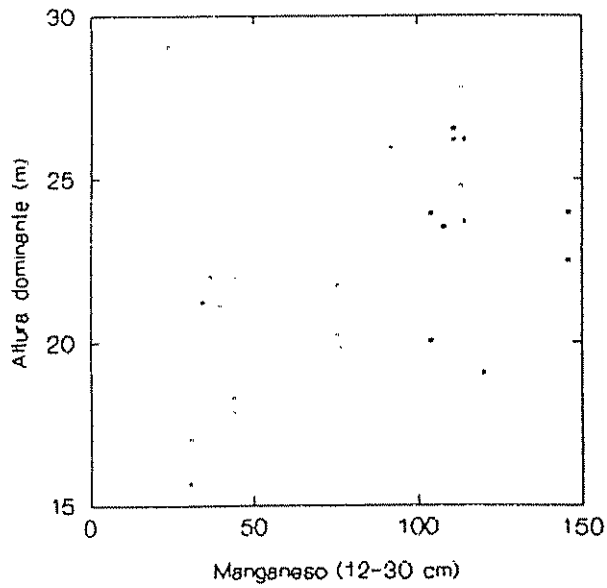
f) Cobre 0-12 cm



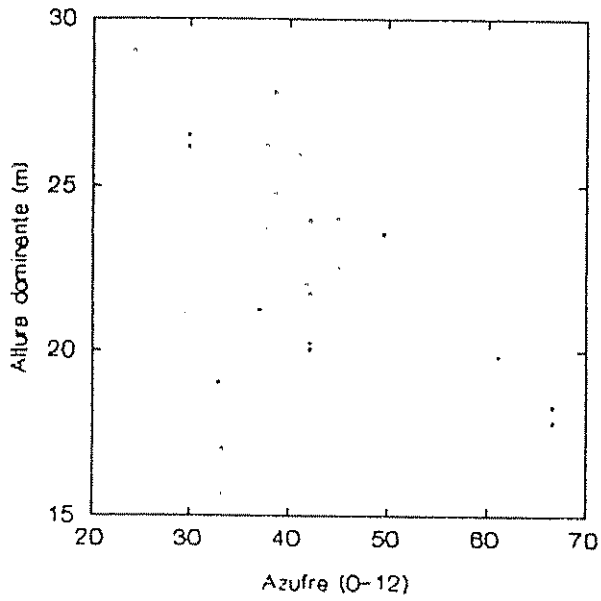
g) Manganeso 0-12 cm



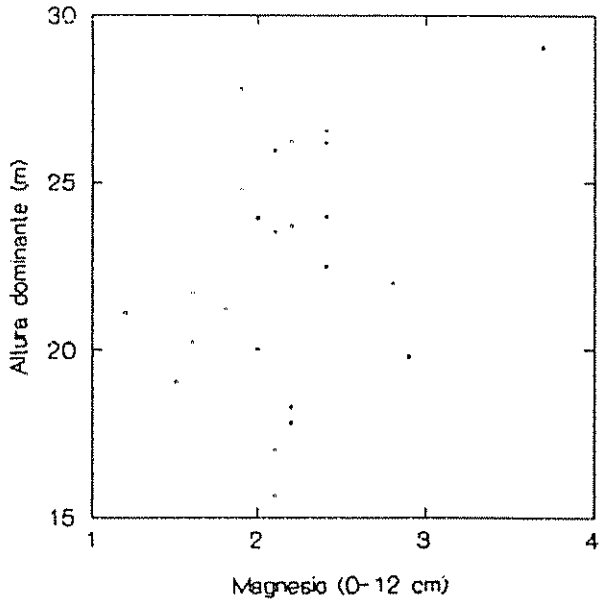
h) Manganeso 12-30 cm



i) Azufre 0-12 cm



j) Magnesio 0-12 cm



Anexo 5. Coeficientes de correlación (r %) (p > 10%) entre las variables del suelo que correlacionaron con la altura dominante de V. ferruginea y otras variables edáficas.

	70 > r > 80	60 > r > 70	50 > r > 60	40 > r > 50	30 > r > 40
% Arc $_{12-30}$	% A $_{12-30}$ (-75.0)	BAS $_{0-12}$ (-60.4)	% A $_{0-12}$ (-52.1)	%L $_{12-30}$ (-45.6)	Mg $_{0-12}$ (-37.5) K $_{0-12}$ (-35.4)
Cu $_{0-12}$	Cu $_{12-30}$ (78.6) Zn $_{0-12}$ (75.0)	Zn $_{12-30}$ (67.0)		Mg $_{0-12}$ (48.3) K $_{12-30}$ (-44.5) CICE $_{0-12}$ (42.3) CICE $_{12-30}$ (41.9)	Mg $_{12-30}$ (34.1)
Mg $_{0-12}$	Ca $_{0-12}$ (76.3) Mg $_{12-30}$ (86.9) BAS $_{0-12}$ (85.5) BAS $_{12-30}$ (74.2) P $_{0-12}$ (-66.5)	Ca $_{12-30}$ (61.2) Ac $_{0-12}$ (-62.1) CICE $_{0-12}$ (66.6) CICE $_{12-30}$ (68.1)	Fe $_{0-12}$ (-54.1) Fe $_{12-30}$ (-59.1) %Arc $_{0-12}$ (-55.4)	Cu $_{0-12}$ (48.3) %MO $_{12-30}$ (-42.3) %L $_{12-30}$ (46.5)	%Arc $_{12-30}$ (-37.5)
Mn $_{12-30}$	Mn $_{0-12}$ (85.2)	Fe $_{0-12}$ (-62.1)	%A $_{0-12}$ (55.7)	Mg $_{12-30}$ (-41.5) K $_{12-30}$ (42.7) S $_{12-30}$ (42.1) %A $_{12-30}$ (46.3)	pH $_{0-12}$ (36.7) CICE $_{12-30}$ (-34.4)
Fe $_{0-12}$	Ca $_{0-12}$ (70.9) P $_{0-12}$ (74.4)	BAS $_{0-12}$ (-69.6) Fe $_{12-30}$ (65.6) Mn $_{12-30}$ (-62.0)	Mn $_{0-12}$ (-50.3) Zn $_{12-30}$ (-56.1) %A $_{0-12}$ (-55.3) %Arc $_{0-12}$ (57.5)	Ac $_{0-12}$ (43.3) %A $_{12-30}$ (-49.5) %Arc $_{12-30}$ (43.1)	
S $_{0-12}$	B $_{0-12}$ (82.7)		%MO $_{0-12}$ (56.3)	CICE $_{0-12}$ (43.8)	