

Cambios en la estructura, patrones de reclutamiento y mortalidad en dos bosques secundarios neotropicales durante la segunda fase de sucesión

Gomide, G.L.A.¹; Finegan, B.²; Sanquetta, C.R.³; Silva, J.N.M.⁴;

Resumen

Se estudiaron los cambios en el proceso de formación de dos bosques secundarios tropicales en diferentes sitios y condiciones de formación. Uno de los bosques, denominado Jari, se ubica en el Estado de Amapá, en la Amazonia del Brasil. El otro bosque, denominado Tirimbina, se ubica en la provincia de Heredia, Costa Rica. Los bosques fueron talados en régimen de tala rasa y la sucesión, evaluada a partir de un inventario forestal continuo. En los dos sitios, las abundancias de las especies heliófitas efímeras alcanzaron un nivel máximo durante el período estudiado, para luego decaer marcadamente. Los patrones de abundancia de las especies heliófitas durables fueron muy diferentes a los de las heliófitas efímeras. En los primeros años del estudio las especies heliófitas durables *Goethalsia meiantha* y *Casearia arborea*, en Tirimbina, y *Casearia pitumba*, *Inga capitata*, *Goupia glabra*, *Laetia procera*, *Xylopia aromatica* y *X. nitida* en Jari, tuvieron una baja representación. Posteriormente, hubo un aumento en la abundancia de estas especies en cada sitio. Los cambios en la abundancia y área basal de estos bosques secundarios neotropicales en la segunda fase de sucesión fueron muy semejantes, variando en cuanto a los patrones temporales. La similitud en los patrones de cambios en la abundancia es uno de los indicadores de que las poblaciones presentes en el proceso de sucesión de bosques secundarios neotropicales son aproximadamente coetáneas. La tasa de crecimiento de los bosques se relaciona directamente con el grupo ecológico dominante. El patrón de las variaciones en las tasas de mortalidad y reclutamiento entre los bosques fue muy semejante. La tasa de mortalidad fue influenciada por las condiciones en que se encuentran los gremios ecológicos dominantes en el sitio y por la longevidad de estos gremios. Las especies agrupadas en los diferentes gremios ecológicos presentaron comportamientos muy semejantes en la segunda fase de sucesión, con diferencias marcadas entre gremios.

Palabras clave: *Brasil, Costa Rica, estructura, crecimiento, mortalidad, reclutamiento, bosque tropical secundario.*

Changes in structure, recruiting and mortality patterns in two neotropical secondary forests during the second successional phase

Abstract

Changes during the formation process of two tropical secondary forests in different places and with different conditions were analyzed. Jari is located in Amapá State, Brazilian Amazonia, while Tirimbina is located in Heredia, Costa Rica. The original forest stands were clearcut and succession evaluated by means of a continuous inventory. In both places the abundance of short-lived heliophytes (pioneers) reached a maximum level during the period of study, and then fell down markedly. The abundance patterns of long-lived heliophytes were very different from those of the pioneers. During the first years, the long-lived heliophyte species *Goethalsia meiantha* and *Casearia arborea* in Tirimbina, and *Casearia pitumba*, *Inga capitata*, *Goupia glabra*, *Laetia procera*, *Xylopia aromatica* and *X. nitida* in Jari showed a low representation. Later on, their abundance increased in both places. Changes in abundance and basal area in both forests during the second successional phase were very similar, with some variations in temporary patterns. The similarity in patterns of change in abundance is one indicator of the approximate even-agedness of populations during the successional process of neotropical secondary forests. The growth rate in both forests is directly related to the dominant ecological group. Variation patterns of mortality and recruitment rates were similar in both places. The mortality rate was influenced by the site conditions where dominant ecological guilds were growing and their longevity. Species under specific ecological guilds showed a similar behavior during the second phase of succession, with marked differences among guilds.

Keywords: *Brazil, Costa Rica, structure, growth, mortality, recruitment, tropical secondary forest.*

¹ Candidato a Doctorado, UFPR, Curitiba, Brasil – ggomide@floresta.ufpr.br;

² Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica – <bfinegan@catie.ac.cr>

³ Profesor, UFPR, Curitiba, Brasil – <sanquetta@floresta.ufpr.br>

⁴ Investigador, EMBRAPA/CPATU, Belém, Brasil – natalino@embrapa.cpatu.br

Introducción

La importancia de los bosques secundarios neotropicales como uso alternativo de la tierra para la producción de madera, combustible y otros productos vegetales, así como de servicios ambientales (protección a la erosión y fijación de carbono atmosférico), ya ha sido vista por varios autores (Brown y Lugo 1990, Finegan 1992, Fearnside y Guimarães 1996). Las áreas de bosque tropical secundario están destinadas a crecer en este siglo, debido al proceso de industrialización y urbanización que conducen frecuentemente al abandono de la actividad agrícola (Thomlinson *et al.* 1996). Sin embargo, aún existe poca información publicada sobre la dinámica de rodales de bosque tropical secundario y de las poblaciones de especies arbóreas que los componen (Finegan 1996).

Los bosques secundarios tienen un gran potencial de manejo debido su rápido crecimiento y a las presiones actuales sobre los bosques primarios neotropicales; tal potencial todavía no ha sido aprovechado. Hay gran necesidad de explicar y refinar nuestros conocimientos acerca de los procesos ecológicos en la sucesión secundaria, de modo que se garantice un manejo adecuado de estos recursos (Guariguata 2000).

La gran extensión de áreas de bosques secundarios en América Latina y el poco conocimiento científico sobre ese tipo de formación justifican la necesidad de estudios que puedan contribuir a determinar parámetros para su manejo, así como cuantificar el recurso en términos de volumen de madera que puede ser aprovechada. Con esto, los bosques secundarios podrían servir como uso alternativo del suelo, disminuir la presión sobre los bosques primarios y proporcionar ingresos adicionales a los productores agrícolas.

Esta investigación fue desarrollada con el objetivo de contribuir a una mejor comprensión del proceso de formación de bosques secundarios neotropicales en diferentes sitios y condiciones y, además, generar información útil para el establecimiento de prácticas silviculturales dirigidas al manejo sostenible del recurso.

Metodología

Esta investigación se desarrolló en dos áreas con bosques secundarios, denominadas Jari y Tirimbina. La primera área está localizada en el Estado del Amapá, Brasil, a 52° 20" O de longitud y latitud de 00° 55" S, a una altitud de aproximadamente 150 msnm. La precipitación media anual es de 2,234 mm, con un período lluvioso de diciembre a mayo. La temperatura promedio anual es de 25,8°C, con una amplitud térmica que varía más o menos 2° C. La topografía del área es plana y el suelo es del tipo Latosol Amarillo Álico, de textura muy arcillosa. Según el sistema de clasificación propuesto por Ellemberg y Mueller-Dombois (1965/66), citados por IBGE (1992) y adoptado para las condiciones brasileñas por Veloso *et. al.* (1991) e IBGE (1992), la vegetación del área estudiada corresponde a Bosque Umbrófilo Denso.

El bosque Tirimbina está localizado en la finca "Tirimbina Rain Forest Center", situada en la provincia de Heredia, Costa Rica, a 10° 25" N de latitud y 84° 47" O. Según la clasificación de Holdridge (1982), la zona de vida es Bosque Muy Húmedo Tropical (bmh-T) y Bosque Muy Húmedo Premontano. La temperatura promedio anual es de 24,5°C, con máxima y mínima de 26,2°C y 23,4°C, respectivamente. La precipitación promedio anual se estima en 3864 mm, con ausencia de meses secos (Manta 1988). Los suelos de Tirimbina pertenecen al orden de los Ultisoles; son ácidos (pH entre 3.9 y 4.5) e infértiles y se componen de arcillas de origen volcánico muy meteorizadas (Mata 1997).

El bosque de Jari tiene un área de 112 ha, explotada a tala rasa en 1982. En la vegetación resultante se efectuó un inventario forestal continuo en parcelas permanentes de muestreo (PPM) en los años de 1985, 1986, 1988, 1990, 1994 y 1996. La investigación incluyó el seguimiento de los individuos

arbóreos en tres diferentes categorías de crecimiento: árboles ≥ 5 cm dap, denominada clase arbórea; plantas con diámetro entre 2,5 y 4,9 cm dap, denominada clase latizales, y plantas con diámetros menores que 2,5 cm dap y altura igual o superior a 30 cm, denominada clase brinzales. Para el monitoreo de la clase arbórea se monitorearon ocho parcelas permanentes de 50m x 50m (0,25 ha), distribuidas al azar en las 112 ha del área experimental. Cada parcela fue subdividida en 25 subparcelas de 10m x 10m (100 m²) para facilitar la ubicación de los árboles. Las variables registradas para cada individuo fueron: el nombre de la especie, el diámetro a la altura del pecho (dap), la iluminación de la copa y la clase de calidad del fuste.

El bosque Tirimbina se originó del corte y quema de un bosque secundario de aproximadamente 15 años de edad, en 1985, cuando se plantó arroz. Se produjo una sola cosecha y se abandonó. El área está rodeada por bosques secundarios, plantaciones de cacao y potreros. Una parcela permanente de muestreo (PPM) fue instalada en 1987, y se ha inventariado de manera continua en los años de 1987, 1988, 1989, 1990, 1991, 1992, 1996 y 1998. La superficie total es de 1,32 ha. El diámetro mínimo de medición fue de 5 cm dap. Todas las especies fueron incluidas en la toma de datos. La PMP fue dividida en subparcelas de 10m x 10m para facilitar la ubicación de los árboles; debido a la alta densidad de árboles, las mediciones se tomaron en 30 subparcelas de 10 m x 10 m escogidas al azar. Las variables anotadas fueron: nombre de la especie, dap, clase de calidad del fuste e infestación por lianas.

Resultados y discusión

Dinámica de la estructura poblacional

A los tres años de edad, el bosque Jari presentaba una abundancia de más de 700 arb./ha, el 86% de los cuales pertenecían a especies del género *Cecropia*. Entre el tercer y sexto años el bosque tuvo un fuerte aumento en abundancia, debido al elevado reclutamiento de especies pioneras; sin embargo a partir del sexto año la abundancia empezó a declinar. No obstante, a los 14 años, la abundancia total era mayor de 2200 arb./ha, lo que significaba un aumento de 200% en relación con la abundancia total a los tres años (Figura 1a). Las especies del género *Cecropia* continuaban dominando el área, con un 51% de la abundancia.

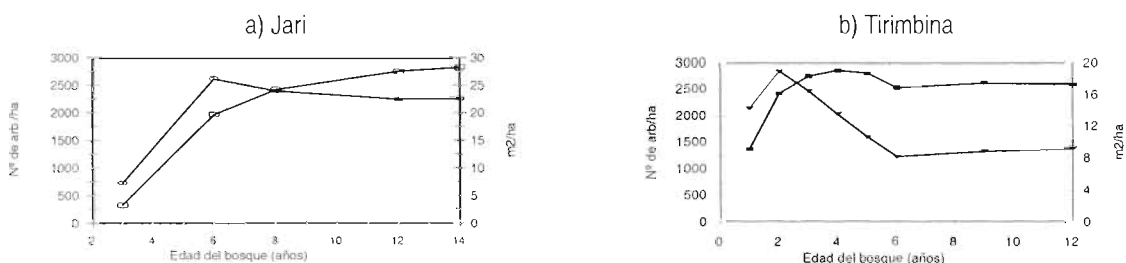


Figura 1 Cambios en la abundancia y área basal durante el periodo de monitoreo de los bosques secundarios Jari (a) y Tirimbina (b) para individuos con dap ≥ 5 cm. (• - Área basal; O - Abundancia).

El área basal aumentó cerca de 750% para todas las especies con dap ≥ 5 cm muestreadas en el bosque Jari entre los tres y los 14 años de edad (1985 y 1996), cuando alcanzó un área basal mayor de 25 m²/ha⁻¹ (Figura 2a). 79% del valor del bosque primario cercano. Esta gran variación en un periodo relativamente corto (11 años) se debió al rápido crecimiento y a la gran abundancia de especies pioneras, que tuvieron un ambiente favorable para su desarrollo al inicio del proceso de sucesión. Las especies del género *Cecropia* fueron responsables de cerca del 75% de ese área basal.

En el bosque Tirimbina, a los dos años de edad se observó que las cuatro especies más abundantes contribuían con más del 90% del número total de individuos. Al contrario de Jari, el bosque Tirimbina presentó una disminución de aproximadamente 35% en la abundancia (Figura 2b). En cuanto al área basal, para todos los individuos muestreados a los dos y 12 años, se observó un aumento de 89%. A los dos años solamente cuatro especies (*Ochroma pyramidale*, *Trema integerrima*, *Cecropia insignis* y *Hampea appendiculata*) abarcaban más del 89% del área basal. El aumento del área basal, a pesar de la reducción en abundancia, se debe al incremento diamétrico de los árboles presentes en el sitio. Sin embargo, el incremento del área basal no fue constante a lo largo del tiempo; se dio hacia el cuarto año, pero entre el cuarto y sexto años disminuyó debido a la reducción de especies efímeras; en los años subsiguientes tendió a aumentar debido al crecimiento y reclutamiento de especies heliófitas durables (Figura 2b). Solís (2000) encontró, en un bosque secundario de 0 a 9 años en el norte de Costa Rica, un aumento del 61% en el área basal durante un período de tres años.

A los 12 años, las especies heliófitas efímeras del bosque Tirimbina representaban solamente el 4% de la abundancia total, mientras que a los dos años este valor era del 81%. Por su parte, las heliófitas durables representaban 0,6% de los individuos a los dos años, pero a los 13 años este gremio dominaba el rodal con cerca del 40% (Figura 2). Lo anterior indica un rápido cambio de los gremios ecológicos dominantes en este bosque en apenas 11 años y marca el final de la segunda fase de sucesión, que, según Finegan y Sabogal (1988), se caracteriza por la desaparición de las especies heliófitas efímeras.

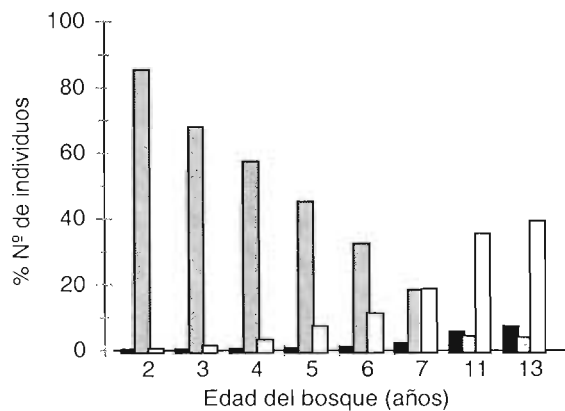


Figura 2. Variaciones en el porcentaje de los gremios ecológicos, durante el periodo de monitoreo del bosque Tirimbina. (Heliófitas efímeras – barra gris; Heliófitas durables – barra blanca; Dependiente de bosque – barra negra).

Los cambios presentados por el bosque Tirimbina y de modo más lento por Jari, están de acuerdo con lo planteado por Finegan (1992, 1984). Según el autor, la sucesión en sus primeras etapas corresponde a grandes rasgos con el modelo de composición florística inicial (CFI), y son diferencias entre gremios en términos de tolerancia y tasa de crecimiento, estatura y duración de vida, las que determinan la aparición de comunidades sucesionales distintas en el sitio.

Las variaciones en la distribución diamétrica en ambos bosques fueron muy semejantes. En los tres años en que se analizaron las distribuciones diamétricas, se presentaron con forma de “J-invertida”. En los primeros años de la sucesión, los árboles se concentraron en las primeras clases diamétricas. En los años consecutivos, los árboles fueron pasando a las clases diamétricas superiores. Sin embargo, la primera clase continuó teniendo el mayor número de individuos, debido a que nuevos individuos fueron reclutados; por ello, se mantuvo la distribución diamétrica en forma de “J-invertida” (Figura 3).

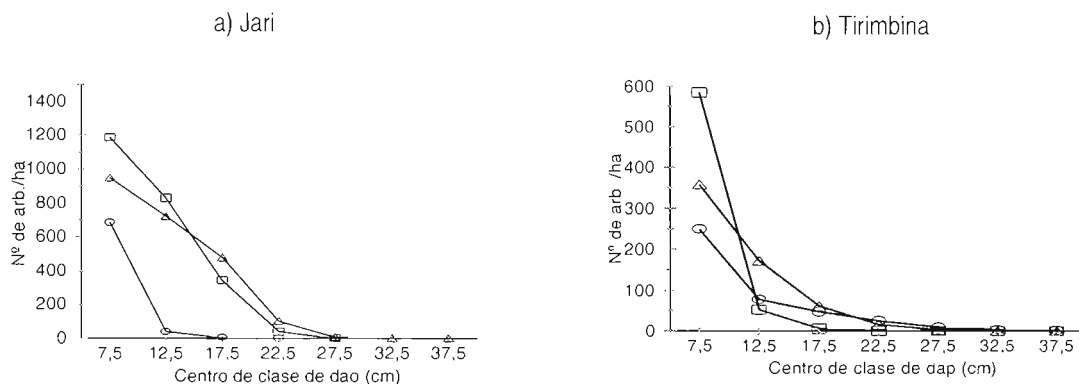


Figura 3. Distribución del número total de árboles, con $dap \geq 5$ cm, por clase diamétrica, en el bosque secundario a) Jari en los años 1985 (O), 1990 (□) y 1996 (Δ) y b) Tirimbina en 1987 (□), 1990 (Δ) y 1998 (O).

Esta tendencia general de disminución en la cantidad de individuos en las clases diamétricas mayores es natural, pues los árboles enfrentan gran competencia en las clases diamétricas menores. En cambio, el número de árboles se mantiene aproximadamente constante conforme aumenta el diámetro, lo que indica que la mortalidad de árboles disminuye a medida que aumenta la clase diamétrica. Longhi (1980) afirmó que la distribución diamétrica “J-Invertida” garantiza que el proceso dinámico del bosque se perpetúe, pues la súbita ausencia de individuos dominantes (de grandes dimensiones), generalmente ocasionada por muerte natural, da lugar al desarrollo de los árboles de ‘reposición’. La similitud en los patrones temporales de abundancia y en la distribución diamétrica de los bosques Jari y Tirimbina significa que estas poblaciones de especies arbóreas secundarias son aproximadamente coetáneas. Esto debido a la regeneración natural exitosa durante un periodo corto en los años iniciales de la sucesión, en el que se presentaron condiciones favorables, tal y como lo señala Finegan (1996).

Incremento diamétrico de los bosques secundarios

Los dos bosques presentaron comportamientos diferentes en cuanto al crecimiento diamétrico. Durante los 11 años de observación, se encontró que el bosque Jari tuvo una mediana de incremento periódico anual (IPA) de 3.7 mm/año en diámetro, considerando todas las especies con $dap \geq 5$ cm. En el primer período, el bosque tuvo un crecimiento rápido de casi 20 mm año⁻¹, el cual fue disminuyendo hasta apenas 1 mm año⁻¹ en el último período (Cuadro 1). Esto se debió a que en el primer período las especies heliófitas efímeras del género *Cecropia* que dominaban el sitio tenían condiciones favorables para su crecimiento, debido a la gran incidencia de luz y la baja competencia. Según Ford (1984, 1985) en la primera fase de desarrollo - fase de establecimiento - los árboles jóvenes no compiten entre sí por su tamaño pequeño; más bien, los factores ambientales del micro sitio son los que limitan el crecimiento y determinan la supervivencia. La disponibilidad de luz es un recurso crucial que afecta el establecimiento y crecimiento de plantas en bosques tropicales (Denslow 1987).

En los periodos subsecuentes, el crecimiento de estas especies fue disminuyendo debido a su baja longevidad, falta de un ambiente favorable para su desarrollo y aumento de la competencia. De acuerdo con Ford (1984, 1985) y Peet y Christensen (1987), esta fase de competencia y auto raleo es marcada por el translapo de las copas y competencia intraespecífica, los cuales son factores determinantes del desarrollo dinámico del rodal. También, según estos autores, debido a la competencia, los árboles empiezan a diferenciarse en tamaño, y se crea una jerarquía de dominantes, codominantes, subdominantes y suprimidos.

Cuadro 1. Incremento diamétrico medio anual (mm/año) para el bosque secundario de Jari. Árboles ≥ 5 cm dap.

Periodos	mm/año	N
1985-1988	19,8	1383
1988-1990	4,7	4363
1990-1994	2,8	3675
1994-1996	1,1	4111

El bosque Tirimbina presentó durante los 11 años de monitoreo una mediana de crecimiento periódico (IPA), considerando todos los individuos con dap ≥ 5 cm, de 6.2 mm año⁻¹ (Cuadro 2). Este alto valor del crecimiento, al igual que en Jari, se debe al hecho de que se trata de un bosque secundario en fase inicial de regeneración, donde las especies pioneras dominan el ambiente y son de crecimiento rápido (Finegan 1992, 1996). En el segundo período, el bosque bajó su crecimiento debido al bajo incremento de las especies heliófitas efímeras (1,5 mm año⁻¹) que aún dominaban el sitio, pero ya estaban en decadencia. Las especies heliófitas durables presentaron una alta tasa de crecimiento (13,2 mm año⁻¹), pero tenían una baja abundancia. En el tercer período, el bosque vuelve a presentar un rápido crecimiento (8,6 mm año⁻¹), debido al alto crecimiento presentado por las especies heliófitas durables (13,3 mm año⁻¹) que empezaban a dominar el sitio.

Cuadro 2. Incremento diamétrico mediano anual (mm/año) para todo el bosque secundario de Tirimbina y por gremios ecológicos

Período	mm/año	Heliófitas efímeras	Heliófitas durables
1987-1989	7,3 (468)*	5,9 (379)	11,5 (4)
1989-1991	3,0 (427)	1,5 (154)	13,2 (24)
1991-1996	8,6 (164)	7,7 (5)	13,3 (51)
1996-1998	5,1 (343)	10,2 (15)	8,6 (138)

*(Número de individuos)

En contraste con Tirimbina, el bosque Jari presentó una mayor disminución en la tasa de crecimiento, debido a que los árboles de las especies heliófitas efímeras aún dominaban las mayores clases diamétricas y, como están en la fase final de su ciclo de vida, el crecimiento fue poco. Asimismo, estas especies compiten con las heliófitas durables, lo que limita el crecimiento de estas últimas. Al final del monitoreo, la especie *Laetia procera*, que según Finegan *et al.* (1999), es de bajo crecimiento, fue la heliófita durable de mayor dominancia. En el bosque Tirimbina las especies heliófitas efímeras dominaron el sitio en el primer periodo pero en los periodos subsecuentes, empiezan a desaparecer en todas las clases diamétricas, lo que demuestra su clara decadencia (Fig. 2). Lo anterior permite el desarrollo de las especies heliófitas durables, que también tienen rápido crecimiento, con lo que el bosque vuelve a presentar altas tasas de crecimiento.

Dinámica de los rodales de bosque secundario

Ambos bosques secundarios estudiados presentaron patrones semejantes de reclutamiento y mortalidad, aunque en cantidad diferente. En el primer periodo presentaron gran tasa de reclutamiento y en los periodos subsecuentes la tasa de mortalidad fue más alta que la de reclutamiento (Figura 4). Estos resultados concuerdan con lo expuesto por Ford (1984), quien indica que la mortalidad es baja hasta la tercera etapa de desarrollo del rodal, la etapa de competencia y auto raleo. El proceso dinámico en los dos bosques fue muy parecido, aunque con patrones temporales diferentes; el bosque Tirimbina presentó un proceso de sucesión más rápido que el bosque Jari.

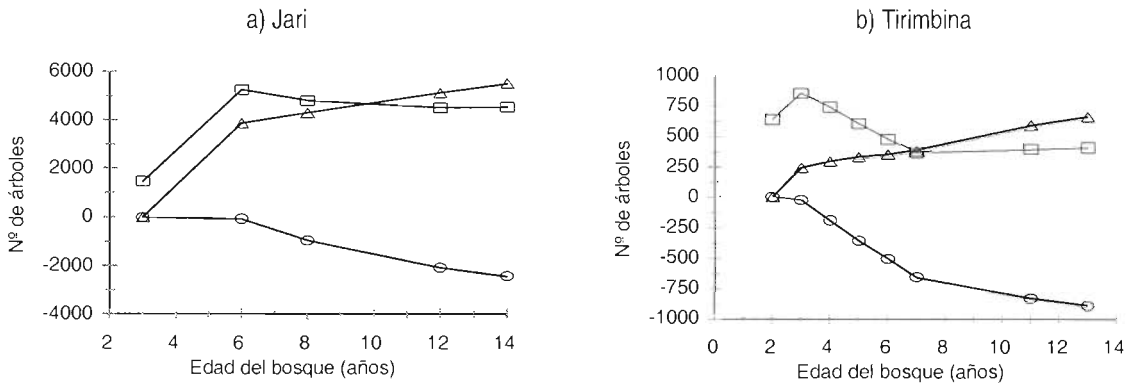


Figura 4. Dinámica de los bosques a) Jari y b) Tirimbina durante el periodo de monitoreo para árboles con $dap \geq 5$ cm (Δ - reclutamiento; \square - Nº de individuos; O – Mortalidad).

Las curvas de supervivencia de los dos bosques grafican esta situación. En el bosque Jari (Figura 5a), se observó un pequeño declive en el número de árboles presentes en el bosque en 1985, en su mayoría individuos del grupo de especies heliófitas efímeras, principalmente del género *Cecropia*. Al inicio, estas especies tenían condiciones favorables para su desarrollo y presentaban una baja tasa de mortalidad. Sin embargo, los árboles reclutados en 1988, también del género *Cecropia* en gran mayoría, presentaron un alto índice de mortalidad por falta de condiciones favorables para su desarrollo ya que estaban bajo los árboles que dominan el dosel. En 1992 y 1996 ya no hubo reclutamiento de estas especies y sí de especies heliófitas durables que crecen rápidamente después de la desaparición de las efímeras y tienen un ciclo de vida más largo.

La curva de supervivencia para Tirimbina (Figura 5b), muestra que en el tercer año después de la tala rasa empezó una fuerte disminución en el número de individuos presentes en el bosque. Lo mismo ocurrió con los árboles reclutados en 1988 y 1989, debido a la gran cantidad de especies pioneras existentes en esa fase inicial del desarrollo del bosque. A partir del cuarto año empezó el reclutamiento de especies heliófitas durables. La alta mortalidad, evidente por las pendientes de las curvas entre el segundo y cuarto periodo, se debe a la gran cantidad de heliófitas efímeras que murieron en este período, principalmente *Ochroma pyramidale*, que dominaba el sitio y respondió por el 80% de los individuos muertos en el primer período y 70% en el tercero. El aumento en la tasa de reclutamiento en el último período se debe al ingreso de las especies heliófitas durables, tales como *Goethalsia meiantha* e *Inga thibaudiana*. Debido a la mortalidad de las heliófitas efímeras, es posible que haya aumentado la incidencia de luz en el sitio, lo cual favoreció el desarrollo de las heliófitas durables.

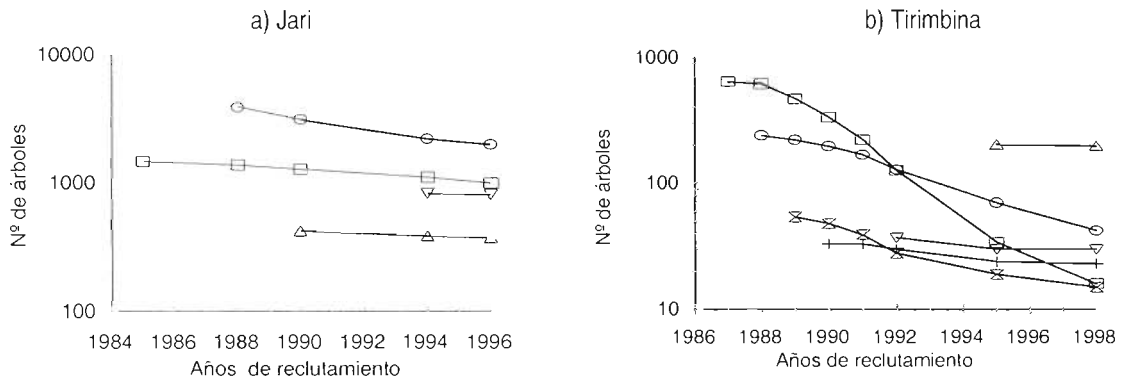
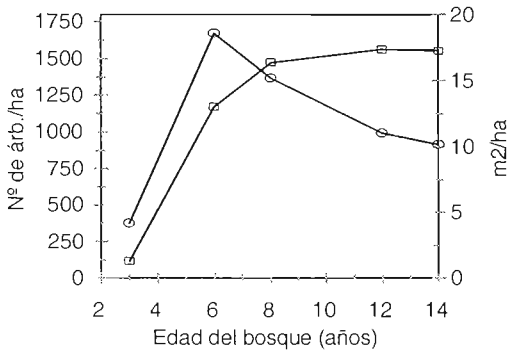


Figura 5. Curva de supervivencia de los bosques secundarios Jari (a) y Tirimbina (b).

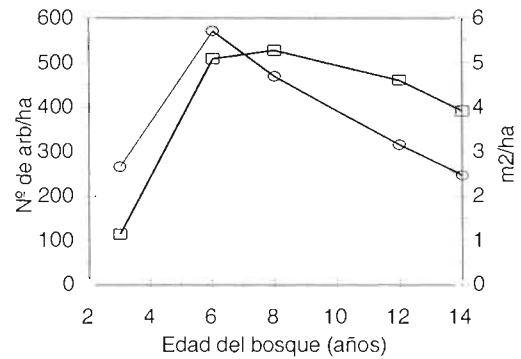
Dinámica estructural de especies individuales

En ambos sitios, la abundancia de las especies heliófitas efímeras (*Ochroma pyramidale*, *Trema integerrina*, *Cecropia insignis* y *Trichospermum grewiifolium* en Tirimbina, y *Cecropia sciadophylla* y *C. obtusa* en Jari) alcanzó un valor máximo durante el estudio, para luego decaer marcadamente (Figura 6). Los patrones temporales de abundancia fueron similares en ambas especies de *Cecropia* en Jari (Figura 6a y b). En Tirimbina, la decadencia de las poblaciones de *Ochroma* y *Cecropia insignis* fue evidente a partir del año 3 (Figura 6c y e); la abundancia alcanzó más tarde su valor máximo y posterior decadencia en *Trema integerrina* y *Trichospermum grewiifolium* (Figura 6d y f).

a) *Cecropia sciadophylla*



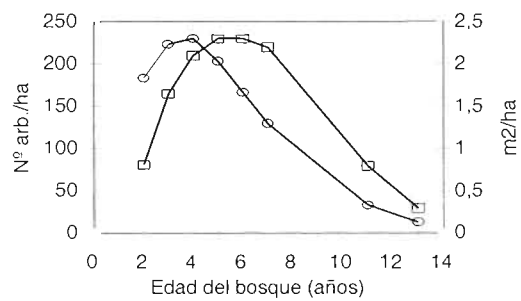
b) *Cecropia obtusa*



c) *Ochroma pyramidale*



d) *Trema integerrina*



e) *Cecropia insignis*



f) *Trichospermum grewiifolium*

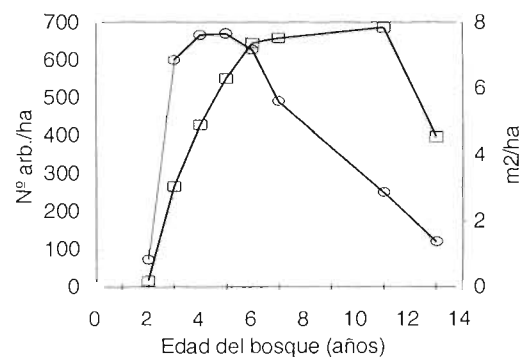


Figura 6. Cambios en abundancia y área basal de las especies heliófitas efímeras en el bosque secundario Jari; a) *Cecropia sciadophylla*; b) *C. obtusa* y en el bosque Tirimbina; c) *Ochroma pyramidale*; d) *Trema integerrina*; e) *Cecropia insignis*; f) *Trichospermum grewiifolium*. Árboles con dap ≥ 5 cm. (□ – área basal; O – Abundancia).

En ambos sitios, los patrones de comportamiento de abundancia de las heliófitas durables fueron muy diferentes a los de las heliófitas efímeras. La representación en los bosques de *Goethalsia meiantha*, *Casearia arborea* (Tirimbina) y *Casearia pitumba*, *Inga capitata*, *Goupia glabra*, *Laetia procera*, *Xylopia aromatica* y *X. nitida* (Jari) fue muy baja en los primeros años del estudio (Figura 7). Sin embargo, la abundancia de esas especies aumentó en cada período del estudio en ambos sitios, a excepción del último periodo en Tirimbina para *Goethalsia meiantha*, que a los 12 años presentaba la más alta abundancia del rodal.

El bosque Tirimbina mostró cambios radicales durante el periodo de 11 años de investigación. La especie inicialmente dominante, *Ochroma pyramidale*, desapareció del rodal durante este periodo (Figura 6c), mientras que la heliófita durable *Goethalsia meiantha* llegó a ser la primera en orden de importancia en 1998. Los parámetros presentados por *Ochroma lagopus* durante el período de monitoreo mostraron que, aún en la fase inicial de la sucesión cuando esta especie dominaba el sitio y tenía buenas condiciones para su desarrollo, ya presentaba señales de decadencia, como alta mortalidad, bajo ingreso y bajo crecimiento (Figura 7). Esto probablemente se debió a la competencia con la heliófita durable *Goethalsia meiantha*, que se encontraba a la sombra de *Ochroma lagopus*. Cabe observar que ni los cambios de abundancia ni la mortalidad fueron tan marcados en las dos especies de *Cecropia* en Jari, como los presentados por las heliófitas efímeras de Tirimbina.

El área basal tuvo un comportamiento semejante a los patrones temporales de la abundancia en el sitio Tirimbina (Figura 8). Las especies heliófitas efímeras de este sitio presentaron un aumento del área basal en el inicio de la sucesión, para después bajar acentuadamente, a excepción de *Cecropia insignis*, que no presentó aumento en el área basal. En el bosque Jari, las especies de este gremio empezaron a disminuir el área basal más tarde que las especies efímeras del bosque Tirimbina, y de manera menos acentuada. Las especies del grupo de heliófitas durables tuvieron un comportamiento semejante en ambos sitios, con aumentos en área basal durante todo el periodo de monitoreo (Figura 8), debido al reclutamiento y crecimiento de nuevos individuos por las condiciones favorables para su desarrollo que se dieron con la apertura del dosel al desaparecer las heliófitas efímeras.

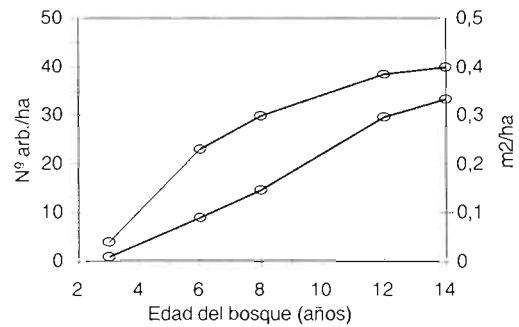
Durante todo el monitoreo, las especies *C. sciadophylla* y *C. obtusa* del bosque Jari presentaron las mayores áreas basales. *C. sciadophylla*, a pesar de que su abundancia disminuyó a partir del sexto año, continuó aumentando el área basal porque la mayoría de individuos se encontraban en el dosel con las condiciones favorables para su desarrollo y crecimiento. Sin embargo, en el último período se percibe una pequeña disminución en el área basal, probablemente debido a la senescencia de la especie, que tiene una vida corta. Se aprecia un proceso idéntico con *C. obtusa*: como la mayoría de los individuos están debajo del dosel y no hay reclutamiento, esta especie ya empezó a disminuir en abundancia y área basal.

Las especies del género *Cecropia* respondían por el 86% de los individuos presentes a los tres años de edad y por el 69% a los 14 años. Su participación en el nivel de latizales fue de 77% a los tres años y de 0,72% a los 14 años. En el nivel de brinzales, a los tres y a los 14 años la participación fue de 21% y 0%, respectivamente. Queda clara la drástica reducción de estas especies en los estratos inferiores, debido al sombreado. Toriola *et al.* (1998), analizando individuos con $dap \geq 10$ cm en un bosque secundario de 19 años en la Guyana Francesa, encontraron que en un período de 16 años, la abundancia de *C. obtusa* bajó continuamente, mientras que la proporción de heliófitas durables aumentó. Sin embargo, *Cecropia sciadophylla* continuó entre las nueve especies de mayor abundancia.

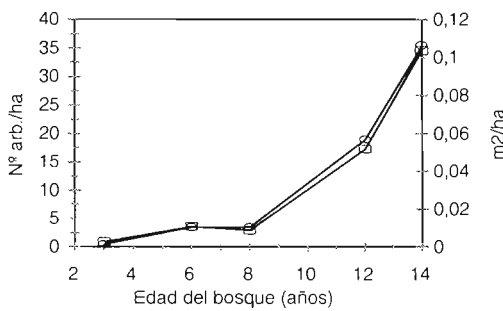
a) *Casearia pitumba*



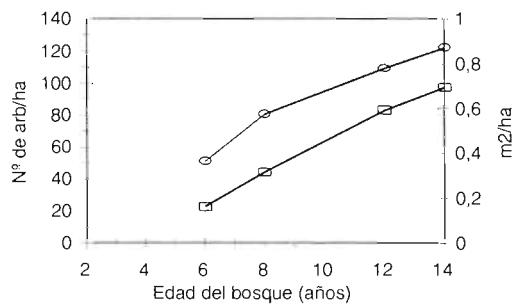
b) *Inga capitata*



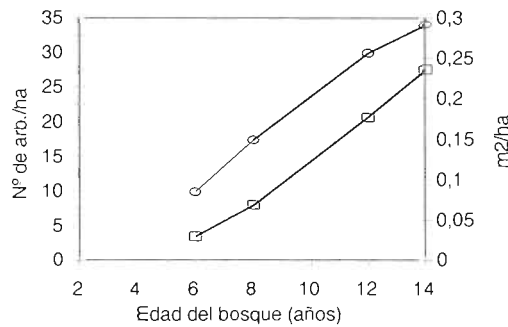
c) *Goupia glabra*



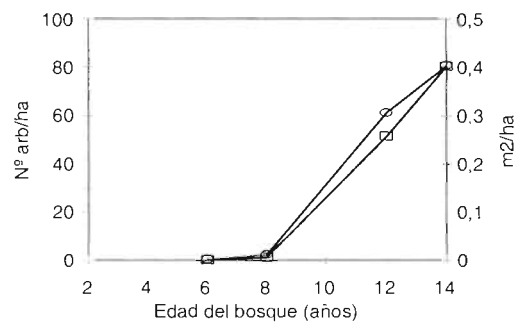
d) *Laetia procera*



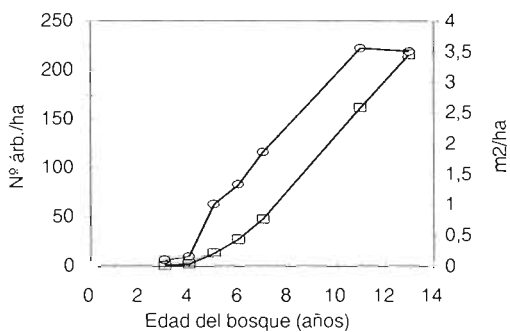
e) *Xylopia aromatica*



f) *X. nitida*



g) *Goethalsia meiantha*



h) *Casearia arborea*

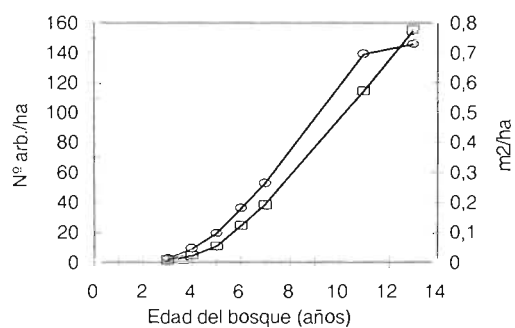


Figura 7. Cambios en la abundancia y área basal de las especies heliófitas durables en el bosque secundario Jari; a) *Casearia pitumba*, b) *Inga capitata*, c) *Goupia glabra*, d) *Laetia procera*, e) *Xylopia aromatica*, f) *X. nitida*; y en el bosque Tirimbina; g) *Goethalsia meiantha*, h) *Casearia arborea*. Árboles con dap ≥ 5 cm.

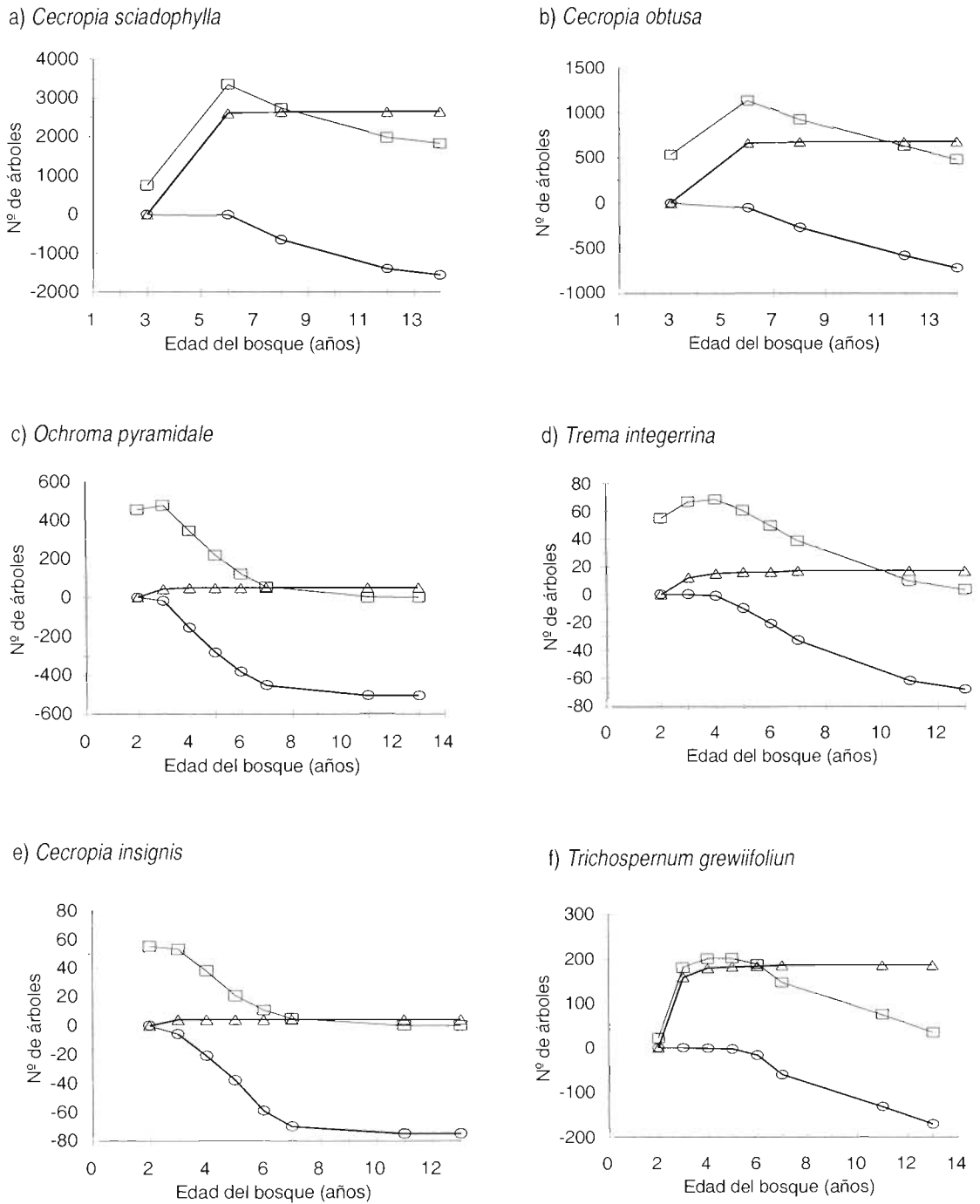


Figura 8. Dinámica de las especies heliófitas efímeras en el bosque secundario Jari: a) *Cecropia sciadophylla*; b) *C. obtusa* y en el bosque Tirimbina: c) *Ochroma pyramidale*; d) *Trema integerrina*; e) *Cecropia insignis*; f) *Trichospermum grewiifolium*. Árboles con dap ≥ 5 cm. (Δ- reclutamiento; □ - Nº de individuos; O - Mortalidad).

Dinámica poblacional de las especies

El gremio de las especies heliófitas efímeras de ambos bosques presentaron patrones semejantes en cuanto al reclutamiento. En el primer período a tasa de reclutamiento fue muy superior a la mortalidad en todas las especies, menos en *Cecropia insignis* en Tirimbina. En los periodos subsecuentes el reclutamiento fue disminuyendo drásticamente debido a que las condiciones favorables de luz en los primeros años, disminuyen rápidamente con el crecimiento de brinzales y latizales (Figura 8). Silva (1989) también encontró una acentuada reducción en el ingreso para todas las especies, en particular para las heliófitas efímeras en un bosque aprovechado en la Floresta de Tapajos, en Pará, Brasil.

Las especies del gremio de las heliófitas durables no presentaron un patrón claro de comportamiento en cuanto al reclutamiento. Se notó que, en general y al contrario de las efímeras, las especies de este gremio tuvieron un mayor reclutamiento a partir de los primeros periodos de sucesión, mantuvieron una tasa de reclutamiento más alta por un periodo más largo que las efímeras y presentaron reclutamiento en el último periodo del monitoreo (Figura 9). Las dos especies heliófitas durables de este gremio en Tirimbina - *Goethalsia meiantha* y *Casearia arborea* - presentaron una mayor tasa de reclutamiento que las heliófitas durables de Jari. Esto, debido al hecho de que con la desaparición temprana de las heliófitas efímeras en el bosque Tirimbina, las heliófitas durables tuvieron mejores condiciones para su desarrollo. En todos los casos, la mortalidad de heliófitas durables fue baja.

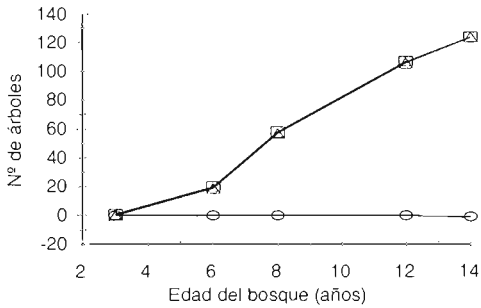
A diferencia de la situación de las poblaciones de heliófitas efímeras, la mortalidad en las heliófitas durables fue baja o nula, sin evidencia de aumentos en el tiempo ni de diferencias entre cohortes. Estos resultados sugieren que el bosque de Tirimbina es más dinámico que el de Jari y que, en este último sitio, el periodo de dominancia por heliófitas efímeras será más largo que en Tirimbina.

Incrementos al nivel de especie

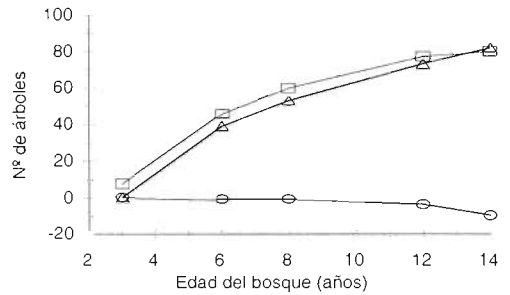
En los dos bosques, las especies heliófitas efímeras presentaron los mayores crecimientos en el primer período. En los períodos subsecuentes, la tasa de crecimiento fue disminuyendo de forma acentuada, posiblemente debido al aumento del número de individuos y de la competencia en el bosque (Cuadro 3). En el último período, *C. obtusa* y *C. sciadophylla* del bosque Jari tuvieron un crecimiento mediano muy bajo, lo que es un indicador de la madurez del cohorte. Este valor debe mantenerse hasta la desaparición de estas especies del rodal. *Ochroma logopus* del bosque Tirimbina presentó una disminución más acentuada del crecimiento que las especies del género *Cecropia* del bosque Jari. En las últimas mediciones, esta especie volvió a presentar un pequeño aumento en el crecimiento, debido al hecho de que en los últimos períodos había pocos individuos de esta especie en el sitio. *C. insignis*, en Tirimbina, presentó crecimiento mediano >0 solamente en el primer periodo, y para el sexto año ya había desaparecido del rodal.

En ambas áreas, las especies heliófitas durables presentaron variaciones de crecimiento entre especies, lo que demuestra en este ambiente de sucesión temprana un comportamiento individualista (Cuadro 4). Esto se debe probablemente a la alta competencia por la radiación de luz directa con las heliófitas efímeras y entre las especies del mismo gremio. Según Finegan (1996), en el bosque denso el crecimiento y la supervivencia de los individuos de regeneración son fuertemente afectados por variaciones en la intensidad de la radiación de luz.

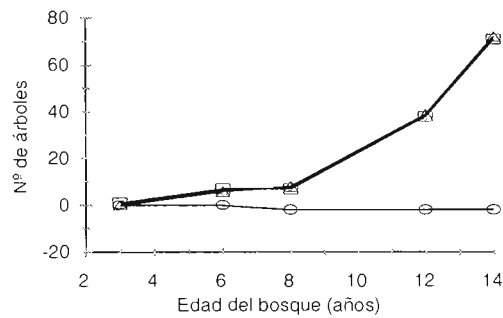
a) *Casearia pitumba*



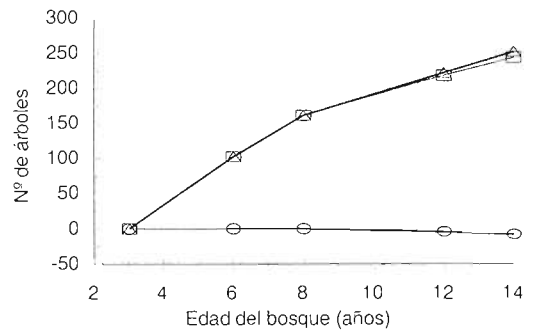
b) *Inga capitata*



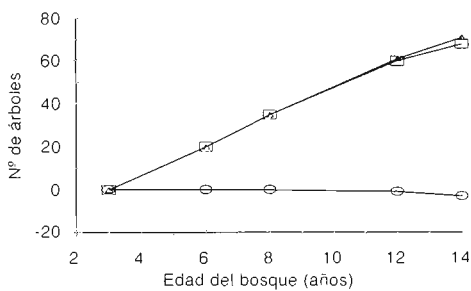
c) *Goupia glabra*



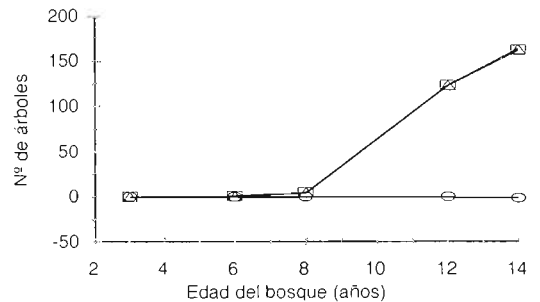
d) *Laetia procera*



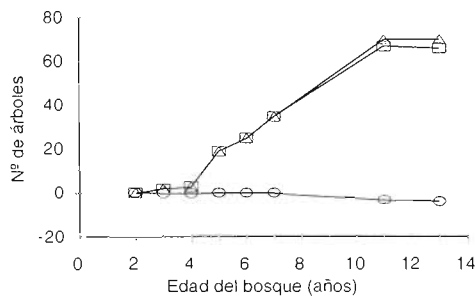
e) *Xylopia aromatica*



f) *X. nitida*



g) *Goethalsia meiantha*



h) *Casearia arborea*

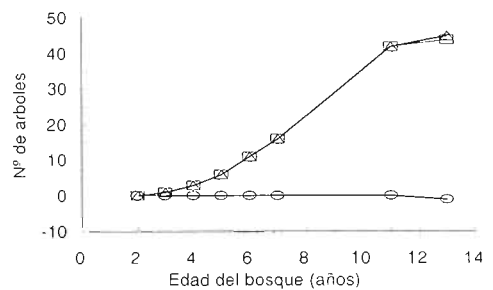


Figura 9. Dinámica de las especies heliófitas durables en el bosque secundario Jari: a) *Casearia pitumba*, b) *Inga capitata*, c) *Goupia glabra*, d) *Laetia procera*, e) *Xylopia aromatica*, f) *X. nitida* y en el bosque Tirimbina: g) *Goethalsia meiantha*, h) *Casearia arborea*. Árboles con dap \geq 5 cm. (Δ - Reclutamiento; □ - Nº de individuos; O - Mortalidad).

Cuadro 3. Incrementos diámétricos medianos anuales (mm/año) para las especies heliófitas efímeras del bosque Tirimbina y Jari. Árboles con dap ≥ 5 cm

Tirimbina

Periodos	<i>O. lagopus</i>	<i>T. integerrima</i>	<i>C. insignis</i>	<i>T. grewifolium</i>
1987-1988	6,7 (449)*	22,8 (56)	1,9 (47)	46,5 (22)
1988-1989	1,0 (348)	5,0 (67)	0,0 (37)	16,0 (182)
1989-1990	0,0 (226)	3,0 (60)	0,0 (21)	7,1 (201)
1990-1991	1,0 (125)	3,5 (50)	0,0 (11)	3,0 (189)
1991-1992	0,0 (54)	2,0 (38)	0,0 (4)	5,1 (147)
1992-1996	1,9 (3)	1,5 (10)	-	6,5 (75)
1996-1998	2,1 (1)	1,5 (4)	-	3,0 (36)

*(número de individuos)

Jari

Periodos	<i>C. sciadophylla</i>	<i>C. obtusa</i>
1985-1988	22,6 (741)	19,1 (477)
1988-1990	6,4 (2699)	2,2 (924)
1990-1994	2,8 (1986)	0,8 (627)
1994-1996	0,6 (1810)	0,0 (484)

Cuadro 4. Incrementos diámétricos medianos anuales (mm/año) para las especies heliófitas durables de los bosques Tirimbina y Jari

Tirimbina

Periodos	<i>G. meiantha</i>	<i>C. arborea</i>
1987-1988	-	-
1988-1989	-	-
1989-1990	-	-
1990-1991	22,1 (19)*	-
1991-1992	17,3 (25)	-
1992-1996	14,4 (32)	3,5 (18)
1996-1998	7,7 (67)	4,8 (48)

*(número de individuos)

Jari

Periodos	<i>L. procera</i>	<i>X. nitida</i>	<i>C. pütumba</i>	<i>I. capitata</i>	<i>G. glabra</i>
1985-1988				12,4 (7)	
1988-1990	5,6 (103)		7,5 (20)	4,7 (46)	0,4 (5)
1990-1994	4,3 (158)	6,8 (5)	8,8 (58)	6,3 (57)	1,8 (7)
1994-1996	2,3 (215)	7,4 (122)	7,4 (106)	4,6 (71)	3,4 (38)

El crecimiento diámétrico en relación el tamaño de los árboles presentó patrones semejantes en los dos bosques, tanto en las especies del gremio de las heliófitas efímeras como en el de las durables (Cuadro 5). Al inicio de la sucesión, el crecimiento diámétrico de las efímeras tuvo una fuerte correlación con el dap inicial de los árboles. mientras que al final del monitoreo esta correlación bajó acentuadamente. En el caso de las heliófitas durables. la correlación se mantuvo durante todo el monitoreo. Esta igualdad en el comportamiento de las plantas es otro indicador del estado coetáneo del rodal.

Cuadro 5. Coeficientes de correlación de Spermán (r) para la tasa de crecimiento y el tamaño de los árboles ($dap \geq 5$ cm) para las especies estudiadas de los bosques secundarios en Jari y Tirimbina, al inicio y al final del monitoreo. (α = nivel de significancia, n = número de individuos)

Especies	Gremios ecológicos	Inicio del monitoreo			Final del monitoreo		
		r	α	n	r	α	N
Jari							
<i>Cecropia sciadophylla</i>	Heliófitas efímeras	0,87	0,00	741	0,29	0,00	1810
<i>Cecropia obtusa</i>	Heliófitas efímeras	0,84	0,00	478	0,25	0,00	484
<i>Laetia procera</i>	Heliófitas durables	0,67	0,00	103	0,66	0,00	158
<i>Casearia pitumba</i>	Heliófitas durables	0,72	0,00	20	0,67	0,00	106
<i>Inga capitata</i>	Heliófitas durables	0,71	0,00	46	0,75	0,00	71
Tirimbina							
<i>Ochroma pyramidale</i>	Heliófitas efímeras	0,83	0,00	448	0,31	0,02	54
<i>Trichospermum grewifolium</i>	Heliófitas efímeras	0,89	0,00	21	0,65	0,00	36
<i>Trema integerrima</i>	Heliófitas efímeras	0,87	0,00	71	0,07	0,86	9
<i>Goethalsia meiantha</i>	Heliófitas durables	0,56	0,01	19	0,58	0,00	25
<i>Casearia arborea</i>	Heliófitas durables	-	-	-	-	-	-

Al inicio de la sucesión, los individuos dominantes de los dos gremios recibían total radiación solar, por lo que el crecimiento era rápido. Los individuos de tamaños menores eran menos vigorosos y su crecimiento lento. Al final del monitoreo, los individuos del gremio de las heliófitas efímeras, que aún dominaban el dosel, presentaban poco crecimiento debido a que su vida es corta. Sin embargo, las heliófitas durables, por tener una vida larga y buenas condiciones de radiación solar, debido a la decadencia de las efímeras, continuaron presentando una alta correlación.

La ocurrencia de los mayores crecimientos en las clases diamétricas más altas ha sido reportada en varios estudios de crecimiento en otros sitios (Miller 1981, Connell *et al.* 1984, Weaver 1986, Lieberman *et al.* 1985, Silva 1989, entre otros). Según Swaine *et al.* (1987), esa tendencia podría ser explicada por el hecho de que los árboles mayores están menos sujetos a la competencia por la luz y presentan mayor productividad primaria debido al volumen de sus copas.

Conclusiones

- Durante el monitoreo, los bosques secundarios de Jari y Tirimbina se encontraban en la segunda fase de sucesión. Sin embargo, el bosque Tirimbina a los 13 años ya tenía características de la tercera fase de sucesión.
- El tamaño de las áreas y el proceso de colonización son indicadores que determinan la rapidez de recuperación de la riqueza de especies en una sucesión secundaria.
- La similitud en los patrones de abundancia y en la distribución diamétrica son indicadores de que las poblaciones presentes en el proceso de sucesión de bosques secundarios neotropicales húmedos son aproximadamente coetáneas.
- De acuerdo con los resultados de este estudio, los cambios en la abundancia y área basal en bosques secundarios neotropicales en la segunda fase de sucesión son muy semejantes, variando en cuanto a los patrones temporales.
- La tasa de crecimiento de los bosques secundarios tropicales es dependiente del grupo ecológico que lo domina; De acuerdo con lo encontrado en muchos estudios, los árboles menos sujetos a la competencia tienen un mayor crecimiento.
- El patrón de las variaciones en las tasas de la mortalidad y reclutamiento entre los bosques en la segunda fase de sucesión es muy semejante.

- La tasa de mortalidad es influenciada por las condiciones en que se encuentran los gremios ecológicos dominantes en el sitio y por la longevidad de estos gremios.
- Los resultados de este estudio indican que las especies pertenecientes al gremio de las especies heliófitas efímeras son muy semejantes, aunque con patrones temporales diferentes.
- En el inicio de la sucesión, la tasa de ingreso es alta, disminuyendo con el aumento del número de individuos en el bosque.
- Las especies agrupadas en los diferentes gremios ecológicos presentan comportamiento muy semejante en la segunda fase de sucesión y los gremios difieren marcadamente.

Bibliografía

- Brown S., Lugo A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Denslow J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Fearnside P.M., Guimarães W.M. 1996. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 80: 35-46.
- Finegan B. 1984. Forest Succession. *Nature* 311: 109-114.
- Finegan B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forests. *Forest Ecology and Management* 47 (1-4): 295-322.
- Finegan B. 1996. Neotropical secondary succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119-124.
- Finegan B., Camacho M., Zamora N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rica rain forest. *Forest Ecology and Management* 121: 159-176.
- Finegan B., Sabogal C. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosque tropicales húmedos de baja; un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui (CATIE)* 17: 3-23.
- Guariguata M.R., Rebecca Ostertag. 2000. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 124: 255-261.
- Holdridge, L.R. 1987. Ecología: basada en zonas de vidas. San José, Costa Rica, IICA. 216 p.
- IBGE. 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro, FIBGE. (Manuais Técnicos de Geociências, nº 1).
- Lieberman M., Lieberman D., Hartshorn G. S., Peralta R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Longhi S. J. 1980. A estrutura de uma floresta natural de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze., sul do Brasil. Curitiba. Dissertação Mestrado - Setor de Ciências Agrárias. Universidade Federal do Paraná. 198 p.
- Mata R. 1997. Estudio detallado de suelos: Área de Demostración e Investigación La Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigación Agronómica (CIA). 52 p.
- Müller E. 1998. Land use policy and seccess and their relatively fertile and productive conditions, they provide a large share of the resources extracted in the region, and they sustain large parts of the rural villages. Their economic contributions relate to agriculture, fishing, hunting, timber production and extraction of other forest products (e.g. Hiraoka 1985, 1989, 1992, Peters *et al.* 1989, Kvist & Nebel 2001, Kvist *et al.* 2001). However, the pressure on the natural flood plain resources is increasing due to exploitation for subsistence as well as commerce (Soini *et al.* 1996, Kvist & Nebel 2001, Kvist *et al.* 2001). The underlying causes for this are manifold and include factors such as an increasing population with a demand for an improved livelihood, the altering of traditional regulations on natural resources, and lack of political commitment and abilities to plan and regulate the exploitation (Nebel 2001). This situation stresses the need to promote development and implementation of a sustainable flood plain land use, but a prerequisite is the presence of information regarding the structure and dynamic processes of the natural resource base, upon which such a land use can be based.