

EFFECTOS DEL HURACÁN GEORGES EN EL CRECIMIENTO DE ÁRBOLES EN UN BOSQUE SECUNDARIO EN EL INTERIOR DE PUERTO RICO

Ariel E. Lugo¹, Carlos Domínguez Cristóbal¹ y Noemí Méndez Irizarry²

¹Instituto Internacional de Dasonomía Tropical

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América
1201 Calle Ceiba, Jardín Botánico Sur, Río Piedras, Puerto Rico 00926-1119

²Distrito Escolar de Utuado

Escuela Superior Vocacional Luis Muñoz Rivera
Utuado, Puerto Rico

ABSTRACT

From 1995 to 2003 we measured growth in basal area and height of all trees with a diameter at breast height (1.3m) of ≥ 2 and < 4 cm (understory trees) and ≥ 4 cm (canopy trees) in a secondary forest located in Utuado's coffee zone. The forest is in the subtropical wet life zone transitioning to humid in the Jácana sector of Caguana Ward. During September 21-22, 1998, hurricane Georges passed through the stand with maximum sustained winds of 184 km/h and gusts of 240 km/h. Growth rates were analyzed during three stages: before the hurricane, immediately after the hurricane, and four years after the hurricane. In addition, growth rates per species and individual trees were compared. The database consisted of 374 and 524 growth determinations for canopy and understory trees, respectively. This includes 91 and 162; 133 and 224; and 150 and 138 growth determinations for canopy and understory trees before, immediately after, and four years after the hurricane, respectively. The trees in the canopy grew in basal area and height ten times faster than those in the understory. Growth rates for trees in the canopy were greater than those observed in mature forests and other secondary forests, but similar to those observed in tree plantations. *Cecropia peltata* (synonymous with *Cecropia schreberiana*) and *Didymopanax morototoni* (synonymous with *Schefflera morototoni*) were the species that exhibited the fastest growth. The hurricane caused an increase in variability in growth rates and differentially impacted canopy trees vs. understory trees. Canopy trees increased growth rates in basal area and decreased growth rates in height immediately after the hurricane. In the understory, growth rates in basal area did not immediately change after the hurricane but growth rates in height were significantly reduced. Four years later, understory trees exhibited reduced growth rates in basal area and increased, although not at pre-hurricane levels, growth levels in height. Canopy trees had returned to pre-hurricane growth rates four years after the event. The results reflect that, there is a resilience pulse in canopy trees, immediately after the hurricane and corroborates high growth rates in these secondary forests.

ABSTRACTO

Se midió el crecimiento en área basal y altura de todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (1.3m) ≥ 2 y < 4 cm (árboles del sotobosque) y ≥ 4 cm (árboles del dosel) entre el 1995 y 2003 en un bosque secundario en la zona cafetalera de Utuado. El bosque se localiza en la zona de vida subtropical muy húmeda transición a húmeda del sector Jácana en el Barrio Caguana. Entre el 21 y 22 de septiembre del 1998 pasó sobre el rodal el huracán Georges con vientos máximos sostenidos de 184 km/h y ráfagas de 240 km/h. Se analizaron las tasas de crecimiento durante tres intervalos de tiempo: antes del

huracán, inmediatamente después del huracán y cuatro años después del huracán. Además, se compararon las tasas de crecimiento por especie y por árboles individuales. La base de datos consistió de 374 y 524 tasas de crecimiento para árboles del dosel y sotobosque, respectivamente. Esto incluye 91 y 162; 133 y 224; y 150 y 138 tasas de crecimiento para dosel y sotobosque antes, inmediatamente después y cuatro años después del paso del huracán, respectivamente. Los árboles del dosel crecieron en área basal y altura diez veces más rápido que los árboles del sotobosque. Las tasas de crecimiento de los árboles del dosel fueron más altas que las observadas en bosques maduros y otros bosques secundarios, pero similares a las observadas en plantaciones madereras. Las especies de más rápido crecimiento fueron *Cecropia peltata* (sinónimo con *Cecropia schreberiana*) y *Didymopanax morototoni* (sinónimo con *Schefflera morototoni*). El huracán causó un aumento en variabilidad en las tasas de crecimiento e impactó diferencialmente a los árboles del dosel vs. los del sotobosque. Los árboles del dosel aumentaron sus tasas de crecimiento en área basal y disminuyeron las tasas de crecimiento en altura inmediatamente después del huracán. En el sotobosque, las tasas de crecimiento en área basal no cambiaron inmediatamente después del huracán, pero las tasas de crecimiento en altura se redujeron significativamente. Cuatro años después, los árboles del sotobosque redujeron sus tasas de crecimiento en área basal y aumentaron, pero no a los niveles pre-huracán, sus tasas de crecimiento en altura. Los árboles del dosel habían retornado a las tasas de crecimiento pre-huracán a los cuatro años del evento. Los resultados reflejan un pulso de resiliencia inmediatamente después del huracán de parte de los árboles del dosel y corrobora altas tasas de crecimiento en estos bosques secundarios.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento de árboles es uno de los elementos principales de la productividad primaria de los bosques. Sin embargo, a pesar de su importancia, en los trópicos existen relativamente pocos datos publicados para bosques naturales sobre este parámetro. La razón se debe a que los árboles tropicales no producen anillos de crecimiento anuales y por lo tanto, para determinar su tasa de crecimiento es necesario marcar cada árbol del rodal y llevar a cabo medidas repetitivas de sus dimensiones (diámetro, altura, volumen o biomasa). Por lo general, existen pocos rodales con árboles marcados y medidas repetitivas a largo plazo. En Puerto Rico, la mayoría de esos estudios se llevan a cabo en el Bosque Experimental de Luquillo (Brown *et al.* 1983) y en otros bosques públicos (Weaver 1979, 1983).

Con el establecimiento en el 1995 de un rodal experimental permanente en el bosque en Caguana (Popper *et al.* 1999; Lugo *et al.* 2005), tuvimos la oportunidad de medir las tasas de crecimiento de los árboles de un bosque secundario en la zona cafetalera de Utuado, Puerto Rico. El bosque surgió del abandono de un cafetal y está ubicado en

la zona de vida subtropical muy húmeda transición a húmeda (E. Helmer, *comunicación personal*). Entre el 21 y 22 de septiembre del 1998 pasó sobre el rodal el huracán Georges con vientos máximos sostenidos de 184 km/h y ráfagas de 240 km/h. Por lo tanto, también tuvimos la oportunidad de evaluar el efecto del huracán sobre las tasas de crecimiento de los árboles de este bosque.

Este estudio tiene tres objetivos. Primero, establecer la magnitud y variación en las tasas de crecimiento de los árboles del bosque en Caguana. Segundo, establecer diferencias, si algunas, en el crecimiento de las especies dominantes del bosque. Tercero, determinar el efecto del huracán Georges sobre el crecimiento de los árboles del bosque en Caguana. Con esta información comparamos los resultados con las observaciones en otros bosques de Puerto Rico y contribuimos al conocimiento de la función y resiliencia de los bosques secundarios nuevos de Puerto Rico (*sensu* Lugo y Helmer 2004).

MÉTODOS

La descripción del lugar de estudio y los métodos que utilizamos están explicados en Popper *et al.* (1999) y Lugo *et al.* (2005). Cada árbol en

un rodal de aproximadamente 50 X 20 m (1030 m²) se identificó por especie, se le asignó un número y se le midió la altura con una vara calibrada en metros y el diámetro a la altura del pecho (dap a 1.3 m) con una cinta diamétrica de tela. Las medidas incluyeron los árboles del sotobosque (dap $\geq$ 2cm y $<$ 4cm) y los árboles del dosel (dap $\geq$ 4cm). La nomenclatura de especies siguió a Molina y Alemañy (1997).

El estudio comenzó en septiembre del 1995 y terminó en abril del 2003. Entre esas dos fechas, las mediciones se llevaron a cabo en distintos momentos y no todos los árboles se midieron en cada fecha (Tabla 1). Las fechas en que se completaron los inventarios del rodal fueron: septiembre del 1995 a febrero del 1996, octubre del 1997 a marzo del 1998, diciembre del 1998 a enero del 1999 y en abril del 2003, cuando se midió todo el rodal en un mes. Las tasas de crecimiento de árboles se estimaron para todos aquellos intervalos para los cuales teníamos medidas consecutivas de diámetro y altura. Luego se agruparon las tasas de crecimiento en tres periodos: 1995 a 1997 (correspondiente a tasas antes del huracán), 1998 a 1999 (correspondiente a tasas inmediatamente después del huracán y 1999 a 2003) (correspondiente a tasas cuatro años después del huracán).

Para estimar el crecimiento en área basal de los árboles, los datos se transformaron de diámetro a área basal (AB) utilizando la siguiente fórmula:

$$AB = \pi r^2$$

donde r es el dap/2 y $\pi = 3.14$. Luego estimamos el crecimiento del árbol utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{crecimiento en cm}^2/\text{año} = (AB_2 - AB_1)/(t_2 - t_1)$$

Donde AB es el área basal (cm²) en dos fechas consecutivas (t_1 y t_2), expresando el intervalo entre mediciones en años. Para estimar el crecimiento de cada árbol utilizamos todas las fechas disponibles cuando el árbol se midió repetitivamente durante el transcurso del estudio. Luego se combinaron los resultados por árbol y por especie. El crecimiento en área basal del bosque en Caguana se estimó sumando las áreas basales de todos los árboles (sotobosque y dosel), dividiendo por el área del rodal y dividiendo por el intervalo de tiempo entre mediciones.

Para estimar las tasas de crecimiento en altura, utilizamos la siguiente fórmula:

$$\text{crecimiento en m/año} = (A_2 - A_1)/(t_2 - t_1)$$

Donde A es la altura medida en dos intervalos consecutivos (t_1 y t_2) expresados en años.

La base de datos incluye 374 tasas de crecimiento en altura y área basal para árboles del dosel (91; 133 y 150 tasas antes, inmediatamente después y 4 años después del paso del huracán Georges, respectivamente). Para el sotobosque, el número de tasas de crecimiento en altura y área basal fue de 524 (162; 224 y 138 tasas antes, inmediatamente después y 4 años después del paso del huracán Georges, respectivamente). Cada tasa de crecimiento incluye el área basal y la altura del árbol. El coeficiente de variación se estimó dividiendo la desviación estándar por el promedio de la muestra. Las diferencias en crecimiento entre especies y entre fechas de medición se analizaron con ANOVA para un factor de $p \leq .05$. La prueba t para muestras con variabilidad disimilares se utilizó para determinar si los promedios de crecimiento de dos especies diferían a $p \leq .05$. Los análisis estadísticos se hicieron con Excel 11.2 para Macintosh.

RESULTADOS

El crecimiento en área basal del rodal fue de 2.2 m²/ha.año antes del huracán y 2.5 m²/ha.año inmediatamente después del huracán (entre marzo del 1998 y diciembre del 1998) y bajó a 1.2 m²/ha.año entre diciembre del 1998 y abril del 2004.

Tasas de Crecimiento por Árbol

Las tasas de crecimiento en área basal de los árboles del dosel (Fig. 1a) fue 10 veces mayor a las tasas de los árboles del sotobosque (Fig. 1b). La mayor parte de los árboles del dosel crecieron a tasas menores a 6 cm²/año (Fig. 1a). En el 1988, inmediatamente después del huracán, casi la mitad de los árboles del dosel no crecieron, aunque sobre el 10 por ciento de los árboles exhibieron tasas de crecimiento mayores a 50 cm²/año. Para el 2004, había más árboles que crecían a tasas entre 2 y 8 cm²/año que lo observado inmediatamente después del huracán. En el sotobosque (Fig. 1b), los mayores cambios temporales en el crecimiento en área basal ocurrieron en las tasas de 0.2 a 1.4 cm²/año. Los

TABLA 1. Fechas cuando se midieron los árboles del bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. El diámetro a la altura del pecho es dap. El huracán Georges pasó sobre el bosque entre el 19 y 20 de septiembre del 1998.

Parámetro	Fecha
Árboles ≥ 4 cm dap	
Números 1-38*	Septiembre, 1995
Números 39-72*	Octubre, 1995
Números 73-134*	Noviembre, 1995
Números 135-187*	Diciembre, 1995
Números 188-230*	Enero, 1996
Números 231-267*	Febrero, 1996
Números 1-76	Octubre, 1997
Números 77-146	Noviembre, 1997
Números 147-239	Diciembre, 1997
Números 240-329	Enero, 1998
Números 330-405	Febrero, 1998
Números 406-531	Marzo, 1998
Números 1-267	Diciembre, 1998
Números 269-531	Enero, 1999
Números 1-548	Abril, 2003
Árboles 2 a 3.99 cm dap	
Números 1-266	Septiembre, 1995 a febrero, 1996
Números 1-531	Octubre, 1997 a febrero-marzo, 1998
Números 1-531	Diciembre, 1998 a enero, 1999
Números 1-770	Abril, 2003

*Las medidas de los árboles 1-267 corresponden a la mitad del rodal.

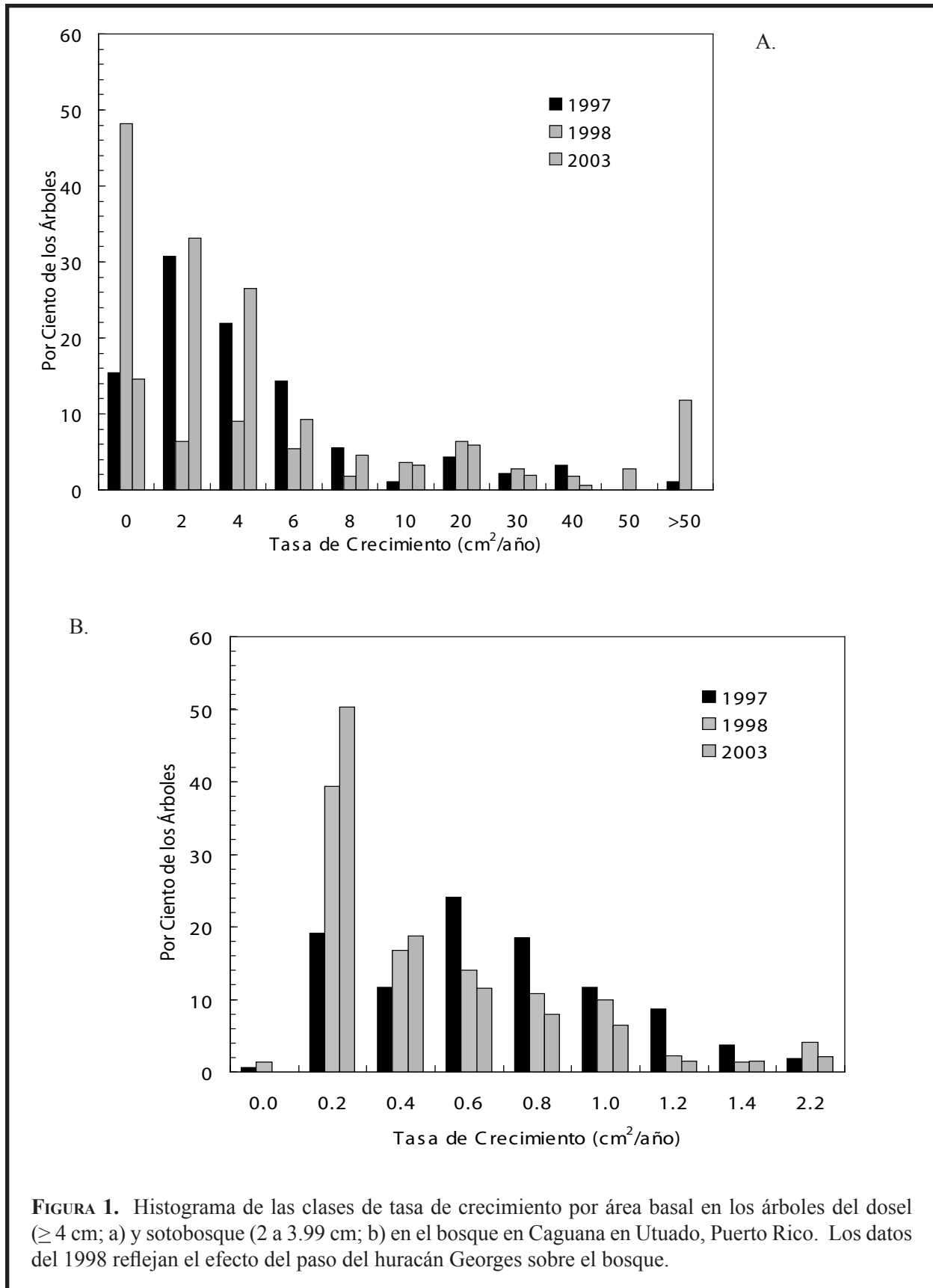
árboles del sotobosque con tasas de crecimiento entre 0.2 y 0.4 cm²/año aumentaron en proporción después del huracán. Por el contrario, observamos disminuciones en la proporción de árboles del sotobosque en todas las tasas de crecimiento $> 0.4\text{cm}^2/\text{año}$ con excepción de tasas $> 1.4\text{cm}^2/\text{año}$.

Tasas de Crecimiento por Especie

Observamos diferencias significativas en el crecimiento en área basal promedio de las especies del dosel y sotobosque ($p < .000$; Fig. 2). *Cecropia peltata* (sinónimo con *Cecropia schreberiana*) y *Didymopanax morototoni* (sinónimo con *Schefflera morototoni*) exhibieron las tasas más altas de crecimiento en área basal entre las especies del

dosel (Fig. 2a). Ambas especies exhibieron una alta variación en la tasa de crecimiento. El resto de las especies crecieron a tasas más bajas y con menos variación alrededor del promedio. Las diferencias más significativas fueron entre *Didymopanax* y *Miconia prasina* ($p < .043$) y entre *Cecropia* y *Miconia* ($p < .061$).

En el sotobosque, el crecimiento más rápido se observó en *Eugenia jambos* (sinónimo con *Syzygium jambos*) (Fig. 2b). *Coffea arabica* exhibió poca variación en su crecimiento, mientras que otras especies, particularmente *Didymopanax* y *Alchornea latifolia*, exhibieron alta variación alrededor del promedio. La especie endémica *Eugenia stahlii* creció más rápido que *Coffea*



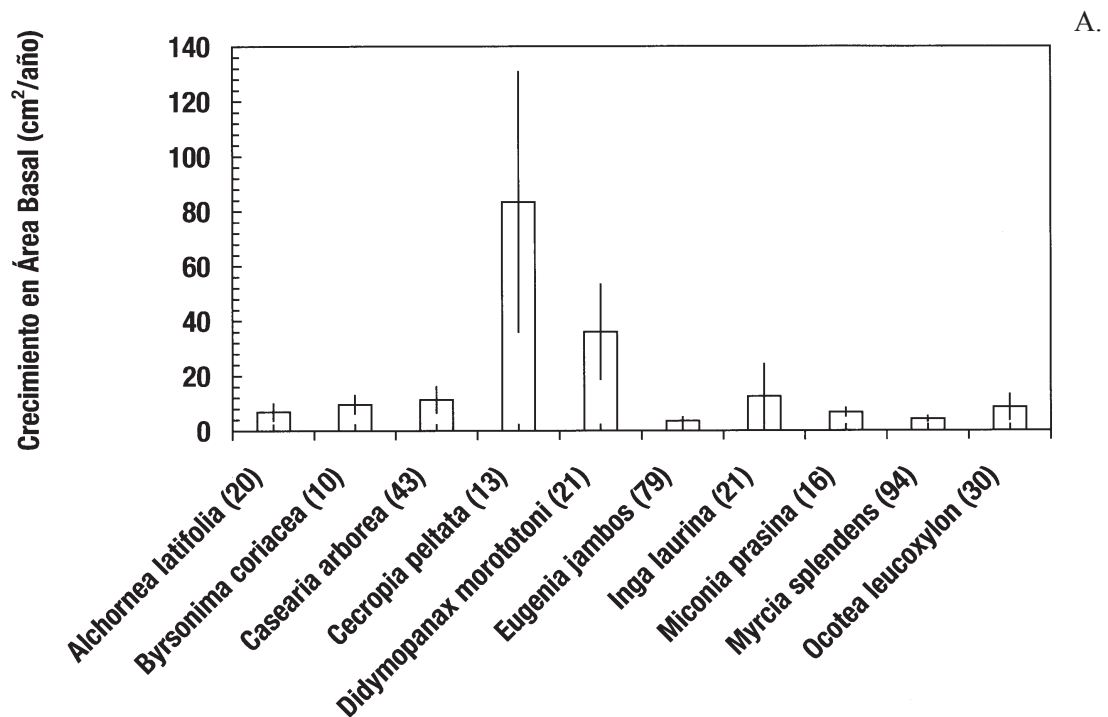
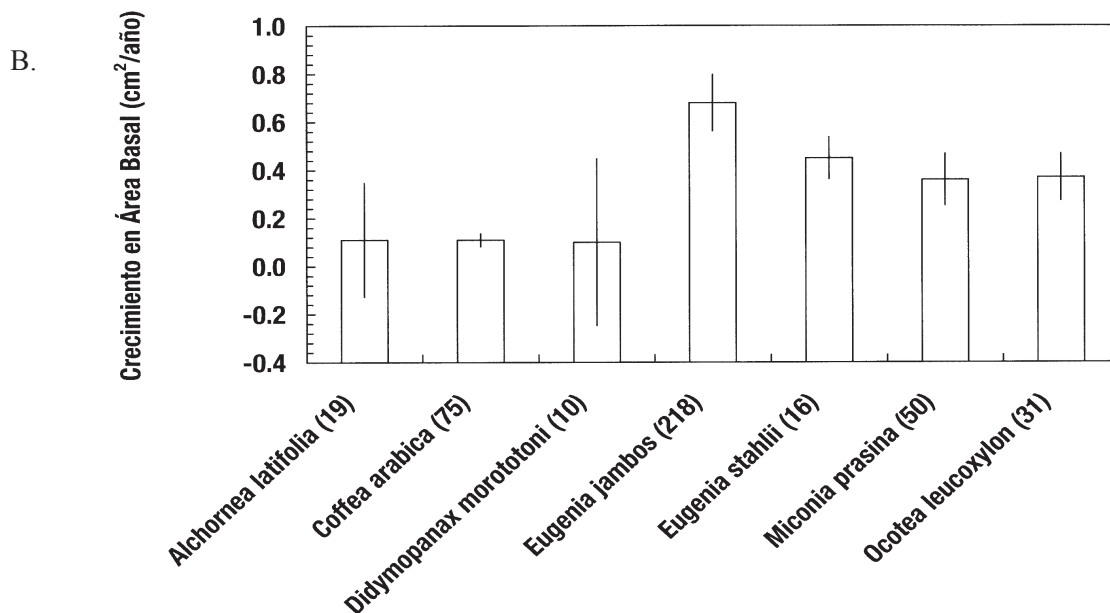


FIGURA 2. Crecimiento promedio en área basal por especie de árboles en el dosel (a) y sotobosque (b) del bosque en Caguana en Utuado, Puerto Rico. La línea vertical es el error estándar del promedio y los números entre paréntesis representan el tamaño de la muestra.



($p < .000$). Otras diferencias notables fueron entre *Eugenia jambos* y *Eugenia stahlii* ($p < .003$) y entre *Eugenia jambos* y *Alchornea* ($p < .083$).

Tasas de Crecimiento Antes y Después del Huracán

Las tasas de crecimiento en área basal de los árboles del dosel y las de altura para todos los árboles del bosque variaron significativamente entre el 1995 y el 2003 ($p < .000$; Fig. 3). Las tasas más altas de crecimiento en área basal de los árboles del dosel se midieron inmediatamente después del huracán entre marzo del 1998 y enero del 1999 ($p < .002$; Fig. 3a). Las tasas de crecimiento fueron más bajas, pero significativamente distintas antes y después de estas fechas ($p < .005$ y $< .043$, respectivamente). Las tasas de crecimiento en altura en los árboles del dosel disminuyeron levemente inmediatamente después del huracán y aumentaron levemente a los cuatro años del paso del huracán (Fig. 3a). En el sotobosque, hubo una reducción significativa ($p < .000$) en el crecimiento en altura inmediatamente después del huracán, pero no hubo diferencia en el crecimiento en área basal (Fig. 3b). El crecimiento en área basal se redujo significativamente en los árboles del sotobosque a los cuatro años del paso del huracán ($p < .021$).

Las especies del dosel (Fig. 4a) exhibieron diferencias significativas en crecimiento en área basal antes y después del huracán ($p < .000$). En el sotobosque (Fig. 4b), la significancia en las diferencias del crecimiento en área basal entre especies fue $p < .124$. Ninguna de las especies del dosel o del sotobosque en la Fig. 4, exhibieron diferencias significativas en su crecimiento en área basal durante el período de estudio, a pesar de las diferencias observadas en los promedios de crecimiento.

Las diferencias entre especies en su crecimiento en altura, fueron significativas tanto en el dosel (Fig. 5a; $p < .000$) como en el sotobosque (Fig. 5b; $p < .000$). En el dosel, la probabilidad de significancia para la diferencia en crecimiento temporal de cada especie fue: *Alchornea* ($p < .040$), *Casearia arborea* ($p < .110$), *Cecropia* ($p < .05$), *Eugenia jambos* ($p < .119$), *Inga laurina* ($p < .119$), *Miconia* ($p < .000$), *Myrcia splendens* ($p < .000$) y *Ocotea leucoxydon*

($p < .100$). En el sotobosque, sólo *Coffea* exhibió una diferencia significativa ($p < .002$) en su crecimiento temporal en altura.

DISCUSIÓN

Variación en el Crecimiento

La tasa de crecimiento promedio de los árboles del bosque en Caguana varió entre cero crecimiento (se incluye crecimiento negativo) hasta $83 \text{ cm}^2/\text{año}$ (Figs. 1-2). Hubo una diferencia significativa en crecimiento entre los árboles del dosel y los del sotobosque. Esta diferencia se debe en parte a que los árboles del sotobosque generalmente están limitados por luz debido a la sombra del dosel. Los árboles del dosel tienen sus copas más expuestas a la luz solar que los árboles del sotobosque y por lo tanto pueden fotosintetizar a tasas más altas (Wadsworth 2000). En Caguana, esta diferencia se refleja en diez veces el crecimiento en área basal (Fig. 1) y diez veces en crecimiento en altura (Fig. 5) a favor de los árboles del dosel. Dawkins (1956) clasificó las copas de árboles en bosques tropicales maduros en cuatro categorías basado en la exposición a la luz. Tanto Wadsworth (1947) como Murphy (1970) han reportado diferencias en crecimiento de los árboles en Puerto Rico en función a la posición de la copa utilizando los criterios de Dawkins. Aquellos árboles con copas en el dosel completamente expuestas a la luz crecen más rápido que los árboles en el sotobosque con copas bajo la sombra del dosel.

La amplitud en las tasas de crecimiento en área basal (Figs. 1-2) se debe a varios factores incluso errores de medición, variación temporal en el crecimiento a causa del huracán y variación en el crecimiento por especies. Los valores negativos de crecimiento, particularmente después del huracán, llaman la atención y ameritan explicación. No podemos descartar errores de medición en área basal debido a que las tasas de crecimiento dependen de medidas periódicas de los árboles hechas por distintas personas, cada una con juicio propio sobre la ubicación de la medida a 1.3m de altura. Sin embargo, hay dos razones mitigantes que sugieren que el patrón de variación que observamos fue real a pesar de los potenciales errores de medición. El primero es que los coeficientes de variación

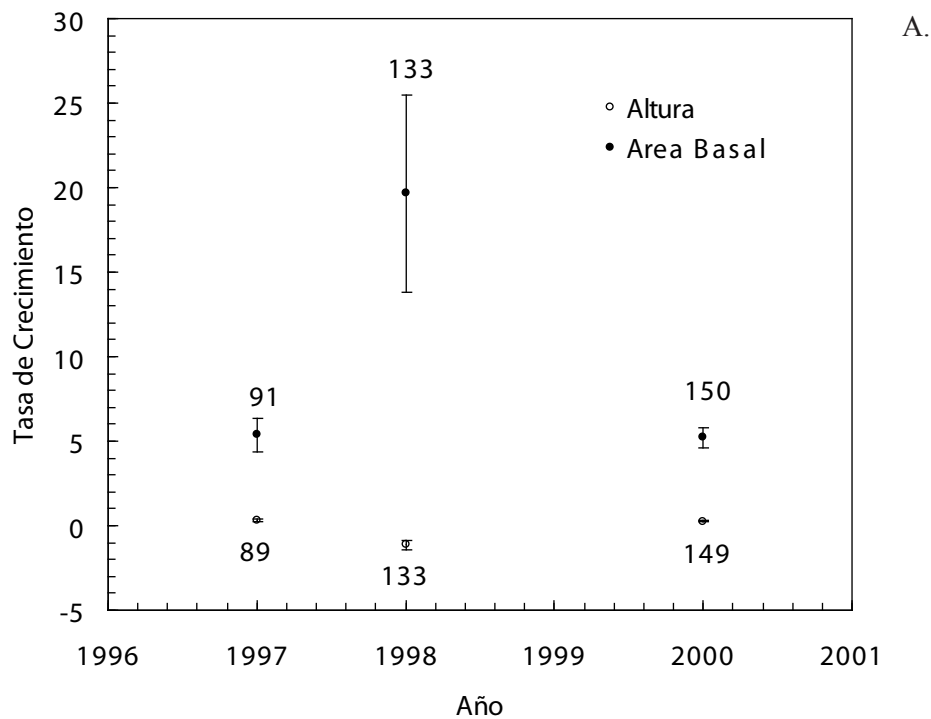
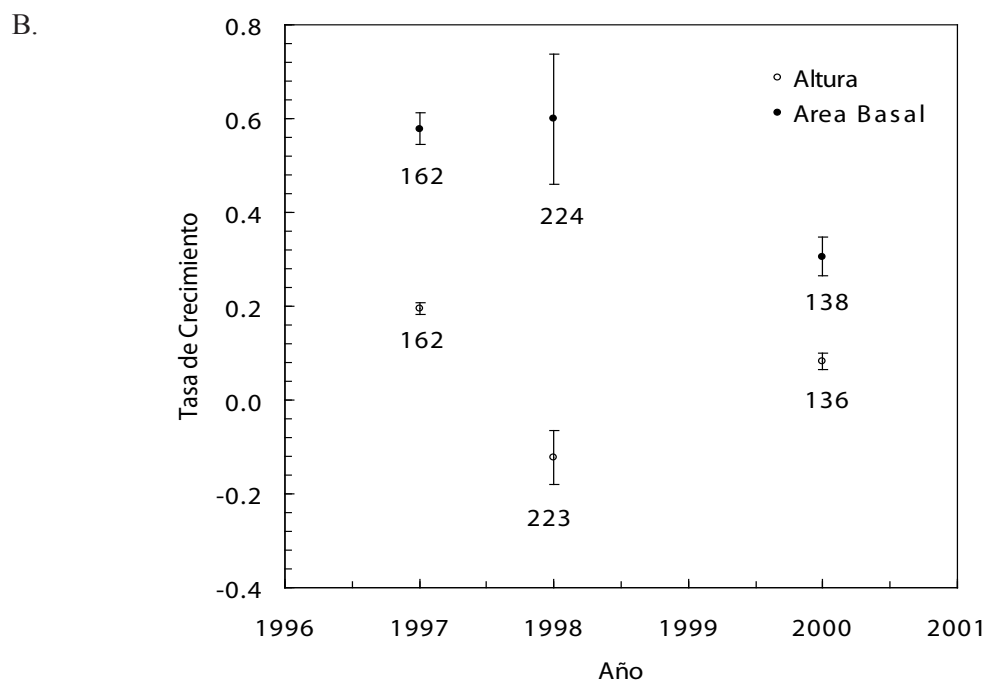
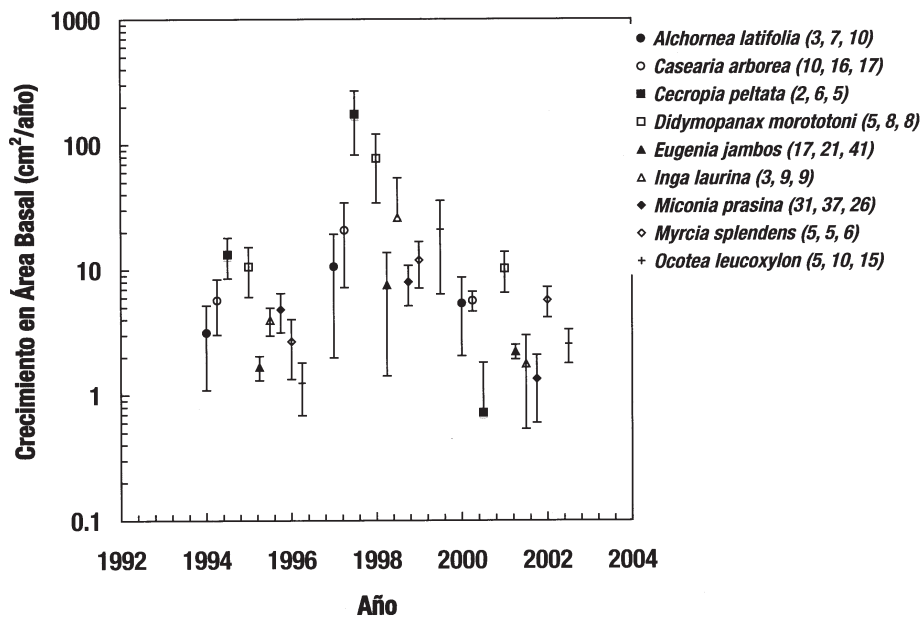


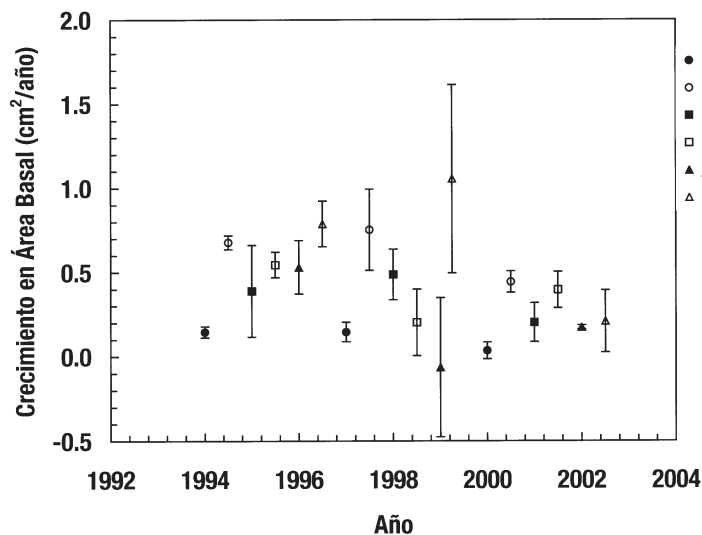
FIGURA 3. Crecimiento promedio en área basal (cm²/año) y altura (m/año) en distintos intervalos de tiempo para árboles del dosel (a) y sotobosque (b) en el bosque en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Las líneas verticales representan el error estándar del promedio y los números cerca de las barras son el tamaño de la muestra. Los datos están ubicados en el medio del intervalo de medición.





A.

FIGURA 4. Variación temporal en el crecimiento en área basal de especies del dosel (a) y sotobosque (b) en el bosque en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Para facilitar la interpretación, se dispersaron en la escala del tiempo los datos para cada uno de los intervalos de crecimiento (antes del huracán [1995 - 1997], inmediatamente después del huracán [1997 - 1999] y cuatro años después del huracán [1999 - 2003]). Las líneas verticales son el error estándar del promedio y el tamaño de la muestra está en orden temporal (intervalos de crecimiento) en la leyenda después del nombre de la especie.



B.

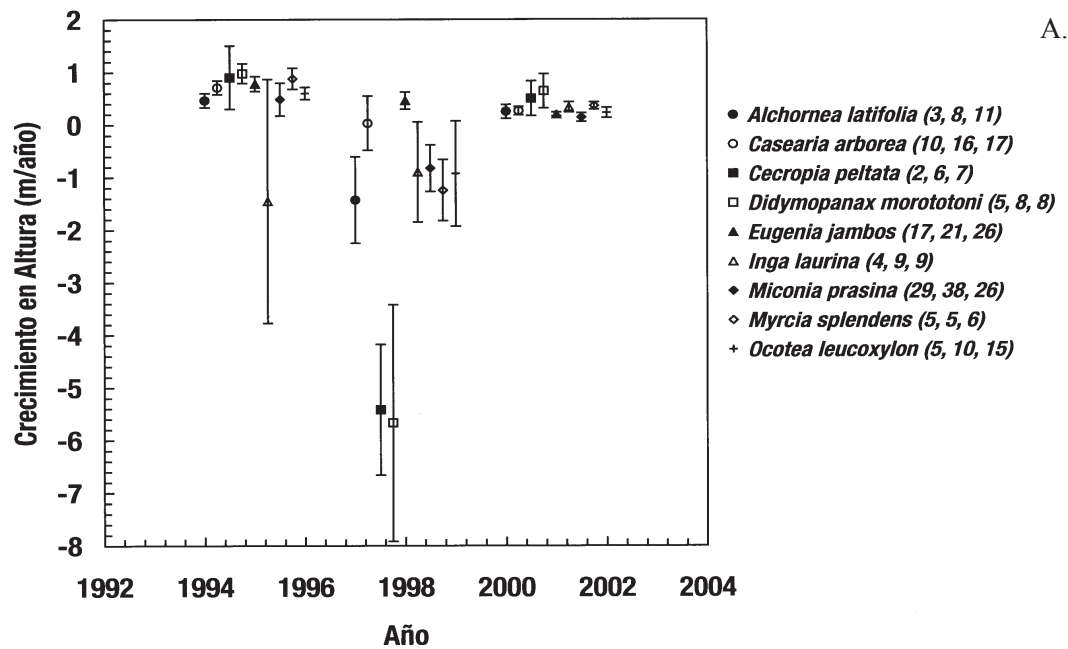
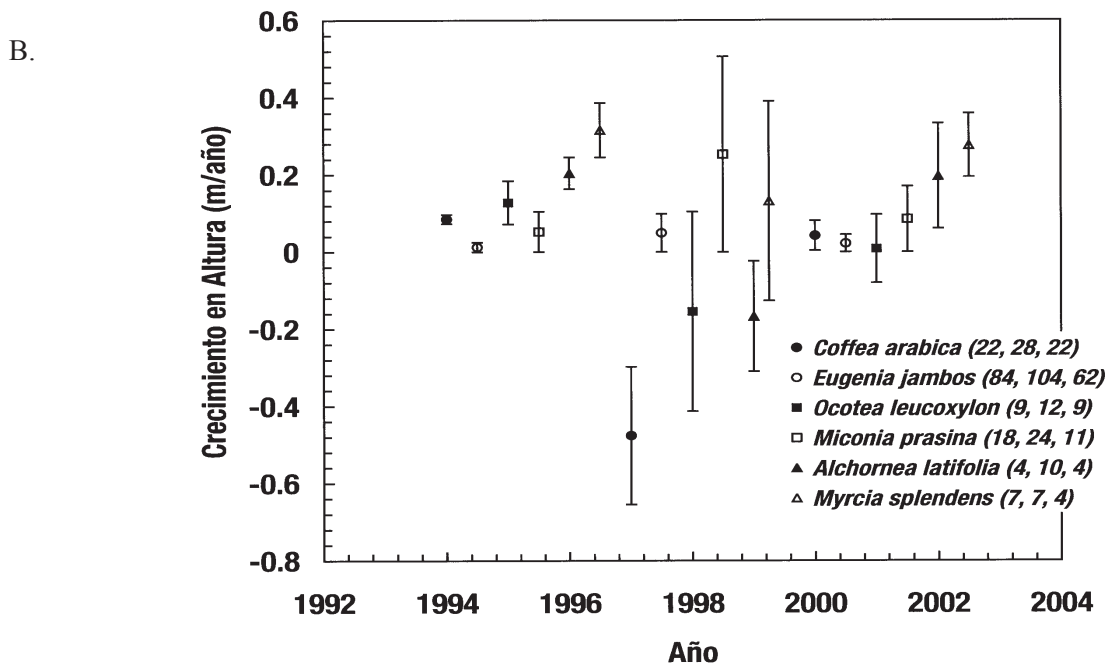


FIGURA 5. Variación temporal en el crecimiento en altura de especies del dosel (a) y sotobosque (b) en el bosque en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Para facilitar la interpretación, se dispersaron en la escala del tiempo los datos para cada uno de los intervalos de crecimiento (antes del huracán [1995 - 1997], inmediatamente después del huracán [1997 - 1999] y cuatro años después del huracán [1999 - 2003]). Las líneas verticales son el error estándar del promedio y el tamaño de la muestra está en orden temporal en la leyenda después del nombre de la especie.



siguieron un patrón asociado al paso del huracán (Fig. 6) y ese patrón lo discutiremos más adelante. El segundo es que valores negativos de crecimiento son comunes en la literatura y que en el caso de este estudio, el paso del huracán creó condiciones conducentes a estas tasas negativas.

En algunas ocasiones, los árboles se contraen en diámetro como resultado de sequía (Murphy y Lugo 1986), lo que también resulta en crecimientos negativos. Ese fenómeno también ocurre en bosques muy húmedos según demostró Murphy (1970) en su estudio de crecimiento de árboles en el sector El Verde del Bosque Experimental de Luquillo. En Caguana, los valores de cero o negativos ocurrieron en una fracción pequeña de los tallos del dosel (Fig. 1a), pero en el sotobosque este fenómeno ocurrió en una proporción alta de árboles, particularmente después del huracán (Fig. 1b). Tal reducción en las tasas de crecimiento no se puede atribuir a sequías como en los bosques secos, pero nuestras observaciones de campo ayudan a explicar el fenómeno (Lugo *et al.* 2005). Los árboles del sotobosque sufrieron efectos severos a causa del paso del huracán, incluso pérdida de copas, quebramientos de tallos y pérdida de corteza. La pérdida de corteza se debió a la fuerza del viento y a daños por la caída de ramas y tallos de los árboles del dosel. Obviamente, los árboles así afectados tendrán diámetros menores al momento de su medida después del huracán y eso se refleja en tasas de crecimiento negativas.

Los crecimientos negativos en altura (Fig. 5) son más fáciles de explicar ya que se deben principalmente al efecto del huracán. Lugo *et al.* (2005) observaron que los árboles más altos perdieron más altura que los árboles más bajitos como consecuencia del embate del viento. En el sotobosque los árboles perdieron altura tanto por el viento como por los efectos secundarios de la caída de ramas y tallos del dosel sobre ellos.

La variación en el crecimiento de árboles individuales antes del huracán, expresada por el coeficiente de variación (Tabla 2), osciló entre 72 y 242 por ciento para los datos de crecimiento en altura y área basal de árboles en el dosel y sotobosque. El coeficiente de variación fue más alto para árboles del dosel que para árboles del

sotobosque, en parte porque las tasas de crecimiento eran mayores en el dosel que en el sotobosque. Es decir, que cuando las tasas de crecimiento son altas, hay más posibilidades de que tasas individuales de crecimiento estén dispersas entre el crecimiento cero y la tasa más alta, lo que aumenta el coeficiente de variación. Los coeficientes de variación de crecimiento en área basal y altura para individuos aumentaron significativamente después del huracán y volvieron a bajar cuatro años después (Fig. 6).

El coeficiente de variación en el crecimiento también varió por especies, algunas con una variación baja antes del huracán (*Cecropia*) y otras con altos coeficientes de variación antes del huracán (*Miconia*; Tabla 2). Con pocas excepciones los coeficientes de variación por especie aumentaron después del huracán y se redujeron cuatro años más tarde. Cuando se combinaron los coeficientes de variación de las especies por periodos de tiempo, los cambios en los promedios no fueron significativos.

El efecto del huracán sobre la variación en el crecimiento se observa claramente en los datos de crecimiento en altura (Fig. 5). En el dosel (Fig. 5a), con la excepción de *Inga*, los errores estándar antes y cuatro años después del huracán fueron pequeños. Sin embargo, inmediatamente después del huracán todas las especies experimentaron más variación en su crecimiento en altura. Lo mismo ocurrió en el sotobosque (Fig. 5b), pero con un patrón de variación mayor al observado en el dosel.

Los coeficientes de variación de este estudio en general fueron altos en comparación con datos publicados para bosques maduros en Puerto Rico (Weaver 1979, 1983). Sin embargo, si consideramos solamente los coeficientes de variación para árboles del dosel antes del huracán (Tabla 2), los resultados son comparables con los de Weaver (1979, 1983). Weaver encontró especies con coeficientes de variación entre 160 y 186 por ciento en bosques maduros de palo colorado y tabonuco en la sierra de Luquillo. Tales valores sólo los observamos en *Miconia* en Caguana. De igual forma, el promedio para el coeficiente de variación entre las especies de Caguana antes del huracán fue de 110 por ciento, comparable al 114 y 138 que Weaver (1983) observó en el bosque de palo colorado en pendiente y el bosque de tabonuco en los topes,

TABLA 2. Coeficientes de Variación (CV) de los datos de crecimiento en área basal y altura para las especies con mayor número de medidas. Los espacios en blanco indican que no teníamos suficientes datos en el grupo diametral. El número de muestras para el promedio es el número de especies en la columna. Los datos 1998 - 1997 reflejan el efecto del huracán Georges.

	CV de Crecimiento en Área Basal						CV de Crecimiento en Altura					
	97-95 ≥ 4 cm	< 4 cm	98-97 ≥ 4 cm	< 4 cm	03-98 ≥ 4 cm	< 4 cm	97-95 ≥ 4 cm	< 4 cm	98-97 ≥ 4 cm	< 4 cm	03-98 ≥ 4 cm	< 4 cm
<i>Ocotea leucoxydon</i>	101	210	220	107	67	181	44	131	-342	-581	160	3186
<i>Myrcia splendens</i>	112	46	90	140	67	177	51	59	-105	517	46	59
<i>Inga laurina</i>	44		324		209		320		320		87	
<i>Miconia prasina</i>	192	59	298	486	283	86	349	124	-373	-282	348	124
<i>Alchornea latifolia</i>	113	60	215	-2157	196	14	49	40	-163	-272	172	138
<i>Byrsonima coriacea</i>	151		105		100		74		-186		179	
<i>Casearia arborea</i>	149		260		75		59		6055		123	
<i>Cecropia peltata</i>	50		130		34		94		-56		147	
<i>Dichymopanax morototoni</i>	96		158		101		43		-112		143	
<i>Eugenia jambos</i>	90	56	372	328	86	113	74	55	161	462	107	267
<i>Coffea arabica</i>		107		210		689		65		-198		425
Promedio	110	90	217	-147	122	210	116	79	557	-59	151	700
SE	14	26	31	405	25	99	3	16	12	182	2	500
CV de especies	41	70	44	-673	65	116	101	49	349	-754	53	175
CV todos los individuos	171	72	333	348	153	157	242	78	-280	-701	159	247

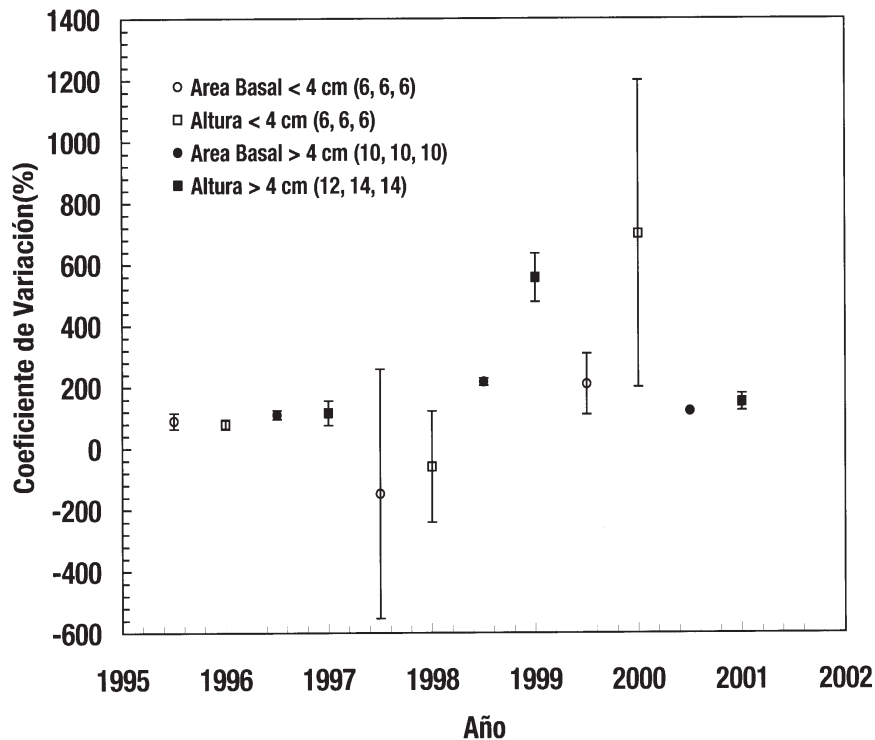


FIGURA 6. Cambios temporales en el Coeficiente de Variación del crecimiento para los árboles del dosel y del sotobosque del bosque en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Las líneas verticales son el error estándar del promedio y los números entre paréntesis son el tamaño de la muestra en orden temporal.

respectivamente. Sin embargo, en otros tipos de bosque en Puerto Rico, Weaver (1979) observó promedios en el coeficiente de variación por debajo del 100 por ciento. Todos los bosques estudiados por Weaver son bosques maduros que contrastan con la temprana edad del bosque en Caguana. Proponemos que los árboles en los bosques secundarios jóvenes, tienen más amplitud de tasas de crecimiento debido a la dinámica sucesional en progreso (árboles jóvenes que invaden el lugar y árboles maduros en descenso). Tal diversidad en las tasas de crecimiento se reflejan en altos coeficientes de variación. Con el disturbio del huracán la variación aumenta aún más debido a los cambios en la luz (aumentó), el microclima (temperatura más alta) y el estado de los árboles (dosel impactado, nuevos rebrotes). Éstos

tres factores influyen en el rendimiento fotosintético de los árboles presentes después del huracán. A su vez, todos los cambios observados en las tasas de crecimiento se reflejan en los altos coeficientes de variación que observamos (Tabla 2).

Crecimiento de las Especies

Las especies de más rápido crecimiento en área basal fueron *Cecropia* y *Didymopanax* en el dosel y *Eugenia jambos* en el sotobosque. *Eugenia jambos* y *Myrcia* fueron las de más lento crecimiento en el dosel mientras que la mayor parte de las especies del sotobosque crecieron lentamente. Algunas especies exhibieron la capacidad de aumentar su crecimiento en área basal cuando el dosel recibió el

impacto del huracán Georges y tal aumento ocurrió por un periodo de tiempo relativamente corto (Fig. 4). Generalmente, los incrementos en la velocidad de crecimiento de los árboles son de corta duración según ha reportado Murphy (1970), Silver *et al.* (2004) y Lugo y Rivera Batlle (1987). Esos pulsos de crecimiento están asociados a cambios en luz, acceso repentino al dosel o aumento en la disponibilidad de otros recursos como el agua, los nutrientes o el espacio para crecer. En nuestro caso, el estímulo para el crecimiento rápido estuvo asociado al paso del huracán y las oportunidades que le surgieron a los árboles que sobrevivieron los vientos huracanados.

Las especies presentes en Caguana para las cuales tenemos datos de crecimiento en otros bosques de la Isla (Tabla 3) en promedio crecieron más rápido en Caguana, pero la diferencia entre los promedios no fue significativa. Sin embargo, las especies de rápido crecimiento en Caguana (*Cecropia* y *Didymopanax*) exhibieron tasas de crecimiento muy superiores a las reportadas en el bosque de Luquillo.

Efecto del Huracán Georges

Nuestros datos reflejan tres efectos del huracán Georges sobre las tasas de crecimiento de los árboles en el bosque en Caguana. El efecto más sobresaliente fue el aumento en la variabilidad del crecimiento (Fig. 6), el cual hemos discutido en la

sección sobre la variación en el crecimiento. Aquí resaltamos que el aumento en la variabilidad del crecimiento fue más marcado en los árboles del sotobosque y que el efecto perduró en el sotobosque hasta cuatro años después del evento. Es posible que esto se deba en parte al cambio estructural que sufrió el sotobosque con el paso del huracán (árboles doblados y mutilados por la caída de ramas y troncos del dosel y una alta recolonización de árboles en el grupo de diámetros iguales o menores a 4 cm (Lugo *et al.* 2005). El resultado de este efecto estructural es que retardó el pulso en crecimiento en área basal después del huracán relativo a la respuesta de los árboles del dosel (Fig. 4) y aumentó el número de árboles con tasas de crecimiento lento (Fig. 1). El coeficiente de variación (Fig. 6) refleja la alta variabilidad en tasas de crecimiento a consecuencia de los cambios estructurales en el sotobosque.

El segundo efecto del huracán Georges sobre el bosque en Caguana fue la diferenciación entre la respuesta de los árboles del sotobosque y los del dosel. Los árboles del dosel perdieron altura (Fig. 5a), pero su mortalidad fue baja (Lugo *et al.* 2005) por lo que mantuvieron su dominancia en el bosque. El pulso de crecimiento en área basal en respuesta al huracán fue rápido en el dosel, contrario a los árboles del sotobosque que tardaron cuatro años en responder con tasas de crecimiento más bajas a las previas al huracán. Los árboles del bosque sin excepción bajaron sus tasas de crecimiento en altura inmediatamente después del

TABLA 3. Comparación del crecimiento (cm²/año) de especies arbóreas bajo climas similares (húmedo vs. muy húmedo transición a húmedo) pero edades distintas (en paréntesis). Los datos de Condesa en el Bosque Experimental de Luquillo son de Silver *et al.* 2004 y los de Caguana son de este estudio.

Especie	Condesa (55 años)		Caguana (30 años)
	1937-1959	1959-1992	
<i>Alchornea latifolia</i>	11.6	18.9	6.9
<i>Byrsonima coriacea</i>	12.6	13.6	9.6
<i>Cecropia peltata</i> *	11.9	31.2	83.4
<i>Didymopanax morototoni</i>	8.4	7.3	36.1
<i>Inga laurina</i>	10.7	20.2	12.5
<i>Miliosma herbertii</i>	4.2	5	2.1
<i>Ocotea leucoxylum</i>	6.8	12.3	8.5
Promedio**	9.5	15.5	22.7

*En bosque muy húmedo maduro en El Verde, creció entre 6.7 y 7.7 cm²/año (Murphy 1970).

**Diferencias no son significativas a $p < .05$.

huracán, pero la disminución fue más pronunciada en los árboles del sotobosque y contrarios a los del dosel, no retornaron a las tasas pre-huracán cuatro años más tarde (Fig. 3).

Cuando estos datos se expresan por especie (Fig. 5), se nota que el crecimiento en altura no reflejó el pulso que se midió en el crecimiento en área basal (Fig. 4a). Luego de la disminución en la tasa de crecimiento y el aumento en variación con el paso del huracán, las tasas de crecimiento en altura retornaron a la normalidad con tasas similares a las pre-huracán.

El tercer efecto del huracán consistió en el contraste de las respuestas de las tasas de crecimiento por altura y área basal. Las tasas de crecimiento por altura se redujeron después del huracán, mientras que las de área basal aumentaron en el dosel y se mantuvieron iguales en el sotobosque (Figs. 3-5). Parte de la explicación está en el efecto directo del viento sobre la altura. Los vientos huracanados reducen la altura de los árboles, particularmente los árboles más expuestos a los vientos. Además, la caída anormal de ramas y tallos reducen la altura de los árboles bajo el dosel. Estas reducciones resultan en pérdida de altura y aumento en la variabilidad de los datos de crecimiento en altura. El crecimiento en área basal no se afecta inmediatamente pues los árboles crecen en respuesta a condiciones favorables después del huracán y obtienen nutrición de almacenajes en raíces y de la actividad fotosintética de hojas y ramas nuevas.

Comparación con Otros Bosques

El crecimiento en área basal de los árboles en Caguana fue mucho más rápido que el crecimiento de los árboles en los bosques nativos maduros de Puerto Rico (Tabla 4). Esto es cierto aunque el crecimiento se expresa por árboles o acumulación de área basal en el rodal. El crecimiento en Caguana superó también el crecimiento de los árboles en bosques secundarios según reflejado en la Tabla 4 y fue similar al crecimiento medido en árboles en plantaciones de especies de rápido crecimiento. El crecimiento rápido en el área basal del rodal en Caguana inmediatamente después del paso del huracán (2.5 m²/ha.año) refleja la alta resiliencia del bosque ante este evento (Lugo *et al.* 2005).

Las tasas de crecimiento en altura son más difíciles de comparar porque los árboles están siempre expuestos a eventos que reducen su altura a medida que maduran, especialmente en las latitudes de Puerto Rico donde las tormentas de viento son frecuentes. Sin embargo, las tasas pre-huracán en el dosel (Fig. 5a) reflejan una amplitud de crecimiento hasta sobre 1 m/año, lo cual es comparable con tasas rápidas en plantaciones forestales luego de establecidas (Lugo y Figueroa 1985).

En resumen, los árboles del bosque secundario en Caguana exhiben altas tasas de crecimiento, particularmente después del paso del huracán Georges. Sin embargo, debido a su etapa sucesional y alta densidad de tallos, las tasas de crecimiento en este bosque son variables, tanto en altura como en área basal. El efecto principal del huracán fue la reducción inicial en la altura de los árboles y el estímulo posterior del crecimiento en área basal y altura a la vez que aumentó la variación en las tasas de crecimiento.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es parte de un acuerdo entre el Servicio Forestal de los Estados Unidos de América y la Escuela Superior Vocacional Luis Muñoz Rivera de Utuado y se llevó a cabo en colaboración con la Universidad de Puerto Rico. El estudio fue financiado en parte por el programa *Schoolyard Program* de la Fundación Nacional para las Ciencias de los Estados Unidos de América y es parte de la aportación del Servicio Forestal al Programa de Estudios Ecológicos a Largo Plazo de la Fundación (Grant No. BSR-8811902 a la Universidad de Puerto Rico y al Instituto Internacional de Dasonomía Tropical). Los siguientes estudiantes coleccionaron los datos de campo: Gisela Báez Sánchez, José Costa Malaret, Shajira De Jesús Santos, Patricia Delgado Cordero, Jesús Figueroa González, Edgardo González, Daniel González Rivera, Ildaliz Loucil Rivera, Marilyn Maldonado Afanador, José Matos Cuevas, Katherine Quiñones González, Mabel Ramírez Vélez, Myrnaly Rodríguez Correa, Valerie Rodríguez Cortés, Edison Rosario, Marisol Santiago, Jessenia Soto Pérez, Luis Soto Toledo, y Jorge Vera. Agradecemos la revisión del manuscrito de parte de Frank Wadsworth, Julie Hernández y Mildred Alayón.

TABLA 4. Comparación de tasas de crecimiento en área basal de diversos tipos de bosque en Puerto Rico. El Bosque Experimental de Luquillo es LEF por sus siglas en inglés. Los tipos de bosque con datos repetitivos representan distintos lugares o fechas. Espacios en blanco indican falta de datos.

Lugar	m ² /ha.yr	cm ² /yr	Referencia
Bosques Nativos Maduros			
Tabonuco, LEF	0.63		Weaver 1983
Tabonuco, LEF	0.06		Weaver 1983
Tabonuco, LEF	0.25		Weaver 1983
Tabonuco en Sabana 8, LEF	0.19		Crow y Weaver 1977
Tabonuco en Río Grande, LEF	0.23		Crow y Weaver 1977
Tabonuco en Sabana 4, LEF	0.23		Crow y Weaver 1977
Tabonuco, LEF (1945 - 1950)	0.56		Brown <i>et al.</i> 1983
Tabonuco, LEF (1945 - 1950)	0.26		Brown <i>et al.</i> 1983
Tabonuco, LEF (1946 - 1976)	0.07		Brown <i>et al.</i> 1983
Tabonuco, LEF (1946 - 1976)	0.25		Brown <i>et al.</i> 1983
Tabonuco, LEF (1947 - 1952)	1.40		Brown <i>et al.</i> 1983
Tabonuco, LEF (1947 - 1952)	1.60		Brown <i>et al.</i> 1983
Tabonuco, LEF (1947 - 1975)	0.63		Brown <i>et al.</i> 1983
Tabonuco, LEF (1946 - 1956)	0.66		Briscoe y Wadsworth 1970
Tabonuco, LEF (1956 - 1966)	0.35		Briscoe y Wadsworth 1970
Tabonuco, LEF (1946 - 1956)	0.36		Briscoe y Wadsworth 1970
Tabonuco, LEF (1956 - 1966)	0.22		Briscoe y Wadsworth 1970
Tabonuco en El Verde, LEF		5.3-20.2	Murphy 1970
Palo colorado, LEF	0.04		Weaver 1983
Palo colorado, LEF	0.23		Weaver 1983
Palo colorado, LEF	0.43		Weaver 1983
Palo colorado, LEF	0.08		Weaver 1983
Palo colorado, LEF	0.39		Weaver 1983
Palo colorado, LEF (1945 - 1950)	0.04		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1945 - 1950)	0.00		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1945 - 1950)	-0.36		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1945 - 1950)	-0.14		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1945 - 1950)	-0.32		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1945 - 1950)	0.14		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1945 - 1950)	-0.22		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1945 - 1950)	0.18		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1946 - 1976)	0.23		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1946 - 1976)	0.05		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1946 - 1976)	0.07		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1947 - 1952)	-0.20		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1947 - 1952)	0.20		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, LEF (1947 - 1975)	0.43		Brown <i>et al.</i> 1983
Palo colorado, Maricao	0.17		Weaver 1983
Palo colorado, Toro Negro	0.09		Weaver 1983
Palo colorado, Carite	0.63		Weaver 1983
Bosque volcánico, Guilarte	0.83		Weaver 1983
Bosque kárstico, Cambalache	0.06		Weaver 1983
Bosque kárstico, Cambalache	0.29		Weaver 1983
Palmar, LEF	0.04		Weaver 1983
Palmar, LEF (1946 - 1975)	0.00		Brown <i>et al.</i> 1983

TABLA 4. Comparación de tasas de crecimiento en área basal de diversos tipos de bosque en Puerto Rico. El Bosque Experimental de Luquillo es LEF por sus siglas en inglés. Los tipos de bosque con datos repetitivos representan distintos lugares o fechas. Espacios en blanco indican falta de datos. (Continuación).

Lugar	m ² /ha.yr	cm ² /yr	Referencia
Palmar, LEF	0.35		Frangi y Lugo 1998
Palmar, LEF	0.20		Frangi y Lugo 1998
Manglar, Piñones	0.69		Weaver 1983
Manglar, Jobos	0.21 to 0.22		Ruiz Bernard y Lugo 1999
Manglar, Jobos	0.15		Weaver 1983
Plantaciones			
Caoba hoja ancha, LEF		10 a 14	Ward y Lugo 2003
Caoba hoja pequeña, LEF		5 a 8	Ward y Lugo 2003
Caoba costa Pacífica, LEF		5 a 6	Ward y Lugo 2003
Caoba hoja ancha, Sabana, LEF	1.47		Lugo 1992
Caoba híbrida, LEF	1.40		Weaver y Bauer 1983, 1986
Caoba híbrida, LEF (49 años)	1.36		Lugo 1992
Pino hondureño, LEF (4 años)	3.84		Lugo 1992
Pino hondureño, LEF (17 años)	0.52		Lugo 1992
Cinco plantaciones en Lajas		0.3 a 44.3	Lugo <i>et al.</i> 1990
<i>Eucalyptus deglupta</i> y <i>E. urophylla</i>		0.5 a 12.6	Lugo y Francis 1990
<i>Anthocephalus chinensis</i>	1.82	25 a 170	Lugo y Figueroa 1985
Bosques Secundarios			
Guzmán, LEF	0.8		Lugo 1992
Cubuy, LEF	1.06		Lugo 1992
Sabana, LEF	0.59		Lugo 1992
El Verde, LEF	1.1		Lugo 1992
La Condesa, LEF 1937 - 1959		3.6 a 29.9	Silver <i>et al.</i> 2004
La Condesa, LEF 1959 - 1992		4.9 a 40.4	Silver <i>et al.</i> 2004
Cafetales activos y abandonados*	0.31		Lugo y Helmer 2004
Bosques secundarios*	0.23		Lugo y Helmer 2004
Caguana, Utuado	1.2 a 2.5	4.3 a 83.4**	Este estudio

*1980 - 1990; datos para toda la Isla.

**Promedio: 18.3 cm²/año.

LITERATURA CITADA

- Briscoe, C.B. y F.H. Wadsworth. 1970. Stand structure and yield in the tabonuco forest of Puerto Rico. Páginas B79-B89 en H.T. Odum y R.F. Pigeon, editores. A tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. National Technical Information Service, Springfield, VA.
- Brown, S., A.E. Lugo, S. Silander y L. Liegel. 1983. Research history and opportunities in the Luquillo Experimental Forest. USDA Forest Service, Southern Forest Experiment Station, General Technical Report SO-44, New Orleans, LA.
- Crow, T.R. y P.L. Weaver. 1977. Tree growth in a moist tropical forest of Puerto Rico. USDA Forest Service Institute of Tropical Forestry Research Paper ITF-22, Río Piedras, PR.
- Dawkins, H.C. 1956. Crown classification of natural forest trees. Uganda Forest Department, Technical Note No. 17.
- Frangi, J.L. y A.E. Lugo. 1998. A flood plain palm forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico five years after Hurricane Hugo. *Biotropica* 30:339-348.
- Lugo, A.E. 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. *Ecological Monographs* 62:1-41.
- Lugo, A.E., C. Domínguez Cristóbal y N. Méndez Irizarry. 2005. Efectos del huracán Georges en la composición

- de especies y estructura de un bosque secundario en el interior de Puerto Rico. *Acta Científica* 19:41-61.
- Lugo, A.E. y C.T. Rivera Batlle. 1987. Leaf production, growth rate, and age of the palm *Prestoea montana* in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 3:151-161.
- Lugo, A.E., D. Wang, y F.H. Bormann. 1990. A comparative analysis of biomass production in five tropical tree species. *Forest Ecology and Management* 31:153-166.
- Lugo, A.E. y E. Helmer. 2004. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology and Management* 190:145-161.
- Lugo, A.E. y J. Figueroa. 1985. Performance of *Anthocephalus chinensis* in Puerto Rico. *Canadian Journal of Forest Research* 15:577-585.
- Lugo, A.E. y J.K. Francis. 1990. A comparison of 10 provenances of *Eucalyptus deglupta* and *E. urophylla* in Puerto Rico: growth and survival over 15 years. *Commonwealth Forestry Review* 69:157-171.
- Molina, S. y S. Alemañy. 1997. Species codes for the trees of Puerto Rico and the U.S. Virgin Islands. USDA Forest Service, Southern Research Station General Technical Report SO 122, Asheville, NC. 67 p.
- Murphy, P.G. 1970. Tree growth at El Verde and the effects of ionizing radiation. Páginas D141-D171 en H.T. Odum y R.F. Pigeon, editores. *A tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. National Technical Information Service, Springfield, VA.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Popper, N., C. Domínguez Cristóbal, A. Santos, N. Méndez Irizarry, E. Torres Morales, A.E. Lugo, Z.Z. Rivera Lugo, B. Soto Toledo, M. Santiago Irizarry, I.L. Rivera, L.A. Zayas y C. Colón. 1999. A comparison of two secondary forests in the coffee zone of central Puerto Rico. *Acta Científica* 13:27-41.
- Ruiz Bernard, I. y A.E. Lugo. 1999. Stand dynamics of a south coast mangrove forest in Puerto Rico. *Acta Científica* 13:107-119.
- Silver, W.L., L.M. Kueppers, A.E. Lugo, R. Ostertag, y V. Matzek. 2004. Carbon sequestration and plant community dynamics following reforestation of tropical pasture. *Ecological Applications* 14:1115-1127.
- Wadsworth, F.H. 1947. Growth in the lower montane rain forest of Puerto Rico. *Caribbean Forester* 8:27-43.
- Wadsworth, F. H. 2000. Producción forestal para América tropical. USDA Forest Service Manual de Agricultura 710-S, Washington, DC.
- Ward, S.E. y A.E. Lugo. 2003. Twenty mahogany provenances under different conditions in Puerto Rico and the U.S. Virgin Islands. Páginas 29-93 en A.E. Lugo, J.C. Figueroa-Colón y M. Alayón, editores. *Big-leaf mahogany: genetics, ecology, and management*. Springer, New York, NY.
- Weaver, P.L. 1979. Tree growth in several tropical forests of Puerto Rico. USDA Forest Service Research Paper SO-152. Southern Forest Experiment Station, New Orleans, LA.
- Weaver, P.L. 1983. Tree growth and stand changes in the subtropical life zones of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. USDA Forest Service Southern Forest Experiment Station Research Paper SO-190, New Orleans, LA.
- Weaver, P.L. y G.P. Bauer. 1983. Crecimiento de caoba sembrada en líneas en la Sierra de Luquillo de Puerto Rico. Páginas 31-39 en *Décimo simposio de recursos naturales*. Departamento de Recursos Naturales, San Juan, PR.
- Weaver, P.L. y G.P. Bauer. 1986. Growth, survival and shoot borer damage in mahogany plantings in the Luquillo Forest, Puerto Rico. *Turrialba* 36:509-522.