

EFFECTOS DEL HURACÁN GEORGES EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES Y ESTRUCTURA DE UN BOSQUE SECUNDARIO EN EL INTERIOR DE PUERTO RICO

Ariel E. Lugo¹, Carlos M. 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, PR 00926-1119

²Distrito Escolar de Utuado
Escuela Superior Vocacional Luis Muñoz Rivera
Utuado, Puerto Rico

ABSTRACT

From 1995 to 2003 we studied species composition and structure in a secondary subtropical wet forest in Utuado Puerto Rico. 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. Species richness increased after the hurricane. While native species *Miconia prasina* reduced its Importance Value, the naturalized species *Eugenia jambos* (synonymous with *Syzygium jambos*) increased in Importance Value because of the hurricane. Effects to the forest structure brought about by the hurricane were more noticeable in the reduction in height of the stand and taller trees. A number of trees were bent over in the understory but the majority survived. Mortality from the passage of the hurricane was twice of that before the hurricane, but regeneration of new individuals was five times higher than losses due to mortality. Because of the high Importance Values of two introduced and naturalized species (*Eugenia jambos* and *Coffea arabica*) we conclude that the forest is a new forest in Puerto Rico, in spite of the fact that the majority of the regeneration and entry of new species are native species. This forest reflected high resistance and rapid structural resilience with the passage of the hurricane and exhibited rates of change comparable o superior to other forests in the Island.

ABSTRACTO

Estudiamos la composición de especies y la estructura de un bosque secundario subtropical muy húmedo en Utuado Puerto Rico entre el 1995 y 2003. 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. La riqueza de especies aumentó después del paso del huracán. Mientras que la especie nativa *Miconia prasina* redujo su Valor de Importancia, la especie naturalizada *Eugenia jambos* (sinónimo con *Syzygium jambos*) aumentó en Valor de Importancia a causa del huracán. Los efectos causados por el huracán a la estructura del bosque fueron más notables en la reducción de la altura del rodal y de los árboles más altos. En el sotobosque un alto número de árboles se doblaron, pero la mayoría permanecieron vivos. La mortalidad a causa del paso del huracán fue el doble de la mortalidad antes del huracán, pero la regeneración de nuevos individuos fue cinco veces más alta que las pérdidas por mortalidad. Debido a los altos Valores de Importancia de dos especies introducidas y naturalizadas (*Eugenia jambos* y *Coffea arabica*) concluimos que el bosque es un bosque nuevo en Puerto Rico, a pesar de que la mayor parte de la regeneración y entrada de nuevas especies son especies nativas. Este bosque reflejó una alta resistencia y rápida resiliencia estructural al paso del huracán y exhibió tasas de cambio comparables o superiores a la de otros bosques en la Isla.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de Puerto Rico son mayormente bosques secundarios que han surgido luego del abandono de los campos agrícolas. Muchos de éstos se consideran “nuevos bosques” debido a que sus noveles combinaciones de especies no han ocurrido antes en Puerto Rico (Lugo y Helmer 2004). El estudio de estos bosques es necesario para apoyar potenciales estrategias de conservación tanto en ellos como en los bosques secundarios en general. La mayoría de los estudios ecológicos en Puerto Rico y en otros países tropicales han enfatizado bosques nativos en etapas maduras de sucesión o estados primarios, dejando un vacío de información sobre los bosques secundarios (Brown y Lugo 1990). Más aún, los bosques nuevos se consideran poco importantes desde el punto de vista de la conservación debido a que sus especies son comunes o introducidas.

Sin embargo, este argumento ignora el hecho de que para que un bosque llegue a sus etapas maduras es necesario pasar por las etapas tempranas de la sucesión. Además, los nuevos bosques secundarios dan paso a bosques maduros con combinaciones de especies nativas, endémicas e introducidas (Lugo 2004, Lugo y Brandeis 2005). Por lo tanto, es necesario estudiar los bosques a largo plazo y documentar los cambios que sufren a medida que se transforman de bosques jóvenes a bosques maduros.

Este estudio está enfocado en un rodal de bosque secundario en el sector Jácanas del barrio Caguana de Utuado donde hemos estado observando los cambios en la composición de especies, la estructura y el funcionamiento desde el 1995. Popper *et al.* (1999) contiene una descripción del rodal y su clima, sus características ecológicas y trasfondo histórico relativo a los usos de terreno en la región cafetalera de Utuado. Al momento de su estudio, Popper *et al.* (1999) clasificaron el lugar de estudio como subtropical húmedo basado en una lluvia anual de 1,435mm. Esa lluvia correspondía a una estación a 158m de elevación mientras que el lugar de estudio está a 416m de elevación. Datos de la NOAA para la región de Utuado reflejan una lluvia anual de 2,331mm, lo cual ubica el sitio en la zona de vida subtropical muy húmeda transición

a húmeda de acuerdo a E. Helmer, *comunicación personal*.

Después del estudio de Popper *et al.* (1999), pasó el huracán Georges sobre el área de estudio, impactando el bosque secundario y ofreciendo la oportunidad para estudiar sus efectos. El objetivo de este trabajo consiste en estudiar el efecto del huracán Georges sobre la composición de especies y estructura del bosque secundario en Caguana. Los aspectos de crecimiento de árboles (Lugo *et al.* 2005) y caída de hojarasca se reportarán en otros trabajos. Específicamente planteamos tres preguntas:

1. ¿Es el bosque secundario en Caguana un bosque nuevo *sensu* Lugo y Helmer (2004)?
2. ¿Cuán resistente fue y cuánta resiliencia tuvo la estructura del bosque ante el embate del huracán Georges?
3. ¿Cómo compara la respuesta del bosque en Caguana al huracán con la de otros bosques en Puerto Rico?

Para contestar estas preguntas utilizamos observaciones y medidas de los cambios en especies y su Valor de Importancia, cambios en la densidad de tallos, el área basal y altura del rodal además de las tasas de mortalidad y de reclutamiento de tallos entre el 1995 y 2003. El estudio incluye plántulas y brinzales, árboles en el sotobosque y árboles en el dosel del bosque.

MÉTODOS

Los métodos son los mismos reportados por Popper *et al.* (1999). Todos los árboles con diámetro ≥ 4 cm a la altura del pecho (1.3m, dap) y los árboles con dap entre 2 y 3.99cm en el rodal de 1030m² se identificaron por especie, se les asignó un número y se les midió el dap y la altura. El dap se midió con una cinta calibrada para indicar el diámetro a base de la circunferencia del árbol. La altura se midió con una vara calibrada en metros. A las plántulas y brinzales con dap < 2 cm, se les midió la altura, diámetro a la base del tallo y se contaron por especies en 84 cuadrantes de 0.25 m² seleccionados al azar dentro del rodal principal. El área total de muestreo para plántulas y brinzales

fue de 21 m². Para los propósitos de este estudio, nos referimos a los árboles con dap $\geq$ 4 cm como árboles del dosel y a los árboles con dap entre 2 y 3.99 cm como árboles del sotobosque.

Las medidas de árboles, plántulas y brinzales se llevaron a cabo durante varias fechas debido a la logística necesaria para transportar estudiantes al sitio de estudio. Para resumir, se llevaron a cabo inventarios completos de los árboles, plántulas y brinzales en las cinco ocasiones al final de ésta página, las primeras dos antes del huracán Georges y las últimas tres después del huracán:

Durante la medición de los árboles se anotaron los árboles que murieron desde la última medición y los árboles reclutados a la clase diamétrica superior a los 4cm dap. El mismo procedimiento se llevó a cabo para árboles con dap entre 2.0 y 3.99 cm, pero con éstos se anotaron aquellos árboles cuyos tallos fueron partidos o doblados por el huracán Georges.

Por medio de las mediciones repetitivas se estimaron una serie de parámetros ecológicos. Del diámetro se obtuvo el área basal, reportado por árbol y especie, para todos los árboles en el rodal y por especie. Los datos de altura también se reportan por árbol y especie. La densidad de tallos (plántulas y brinzales, árboles con dap entre 2.00 y 3.99 cm y árboles con dap $\geq$ 4.0 cm) se estimó dividiendo el número de tallos por el área del rodal o del cuadrante. Estos cálculos también se hicieron por especie.

Para cada especie se calculó su Valor de Importancia como la suma de su área basal relativa y densidad relativa dividido entre dos y expresado en porciento. El área basal relativa y la densidad relativa se estimaron como la fracción del área

basal del rodal y densidad de tallos en el rodal (respectivamente) atribuible a cada especie. La mortalidad de árboles se estimó dividiendo el número de árboles muertos durante un intervalo de medición entre el área del rodal y el tiempo correspondiente. La tasa de reclutamiento a la clase diamétrica $\geq$ 4.0 cm se estimó como el número de árboles que entraron a esa clase diamétrica dividido entre el área del rodal y el intervalo de tiempo entre las medidas. La nomenclatura de especies siguió a Molina y Alemañy (1997). Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando Excel 11.2 para Macintosh.

RESULTADOS

Composición de Especies

La riqueza de especies aumentó del dosel (árboles $\geq$ 4cm dap), al sotobosque (árboles entre 2 y 3.99cm dap) y las plántulas y brinzales (Tabla 1). Aunque poco, la riqueza de especies aumentó en los tres estratos después del huracán. La densidad de especies de plántulas y brinzales osciló ampliamente durante el 1999 alrededor del promedio de 5.8 especies/0.25 m² (Fig. 1, Tabla 1). La relación especie/área en el estrato de plántulas y brinzales se estabilizó en 25 especies/0.25 m² con un muestreo de sólo 6 m² (Fig. 2). El orden de las especies en término de su Valor de Importancia, o densidad en el caso de las plántulas y brinzales, varió de acuerdo al estrato y momento del muestreo (Fig. 3 a y b, Tabla 2).

Al momento del primer muestreo, las especies del dosel con los Valores de Importancia más altos fueron *Miconia prasina* y *Didymopanax morototoni* (sinónimo con *Schefflera morototoni*). En ese

Fecha	Árboles $\geq$ 4 cm	Árboles $\geq$ 2 y $\leq$ 3.99 cm	Plántulas y Brinzales
Septiembre 1995 a febrero 1996	X	X	
Octubre 1997 a marzo 1998	X	X	
Diciembre 1998 a enero 1999	X	X	
Abril 2003	X	X	
Marzo 1999 a noviembre 1999			X

TABLA 1. Parámetros estructurales asociados a árboles, plántulas y brinzales en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. El área del rodal es de 0.1030 ha y el área total muestreada para plántulas y brinzales fue de 21m². El error estándar del promedio y el número de muestras están en paréntesis. El huracán Georges había pasado sobre el rodal para la medición del 1998-1999.

Parámetro	1995-1996	1997-1998	1998-1999	2003
Árboles $\geq 4\text{cm}$				
Número de especies	15	15	16	20
Densidad (tallos/ha)	1900	1359	1728	2126
Área basal (m ² /ha)	19.8	21.2*	19.4	23.4
Dap promedio por rodal (cm)	8.9	9.7	9.3	9.2
	(0.8; 92)	(0.6; 145)	(0.6; 178)	(0.5; 220)
Dap promedio por especies (cm)	12.6	11.9	11.6	11.3
	(2.3; 15)	(1.8; 15)	(2.0; 16)	(1.7; 20)
Área basal promedio para árboles por rodal (cm ²)	104	119	112	110
	(21.1; 95)	(17.5; 145)	(15.6; 178)	(14.5; 220)
Área basal promedio para árboles por especies (cm ²)	208	185	185	169
	(65.2; 15)	(47.3; 15)	(51.6; 16)	(44.8; 20)
Altura promedio por rodal (m)	8.6	9.6	8.1	8.6
	(0.5; 92)	(0.4; 139)	(0.2; 178)	(0.2; 217)
Altura promedio por especies (m)	10.7	13.5	8.4	9.1
	(1.1; 15)	(2.7; 15)	(0.6; 16)	(0.6; 20)
Árboles 2.00 - 3.99cm				
Número de especies	18	22	22	23
Densidad (tallos/ha)	1740	2738	2165	3369
Área basal (m ² /ha)	0.96	1.79	1.39	2.06
Dap promedio por rodal (cm)	2.6	2.8	2.9	2.7
	(0.0; 174)	(0.0; 284)	(0.0; 225)	(0.00; 360)
Dap promedio por especies (cm)	2.7	2.8	2.9	2.7
	(0.1; 18)	(0.1; 22)	(0.1; 22)	(0.1; 23)
Área basal promedio para árboles por rodal (cm ²)	5.5	6.5	6.9	6.1
	(0.2; 174)	(0.1; 174)	(0.2; 225)	(0.1; 360)
Área basal promedio para árboles por especies (cm ²)	5.9	6.4	7.0	6.0
	(0.5; 18)	(0.3; 22)	(0.6; 22)	(0.3; 23)
Altura promedio por rodal (m)	4.4	5.1	4.7	4.6
	(0.1; 173)	(0.1; 283)	(0.1; 224)	(0.1; 351)
Altura promedio (m) por especies	4.7	5.3	4.6	4.6
	(0.3; 18)	(0.2; 22)	(0.2; 22)	(0.1; 23)
Plántulas y Brinzales**				
Número de especies			25	
Densidad (plantas por ha)			773,800	
Diámetro promedio (m)			0.43 (0.02)	
Altura promedio (m)			0.47 (0.02)	
Número de especies promedio***			5.8 (0.3)	

*Este valor corresponde al área basal de los árboles medidos en el 1995. El área basal de todos los árboles del rodal fue de 16.7 m²/ha.

**Los datos son para el 1999; con la excepción de la densidad, son por cuadrante (n = 84).

***Área = 0.25m².

FIGURA 1. Densidad de especies de plántulas en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Cada punto representa un cuadrante y la línea es el promedio corrido de cinco valores.

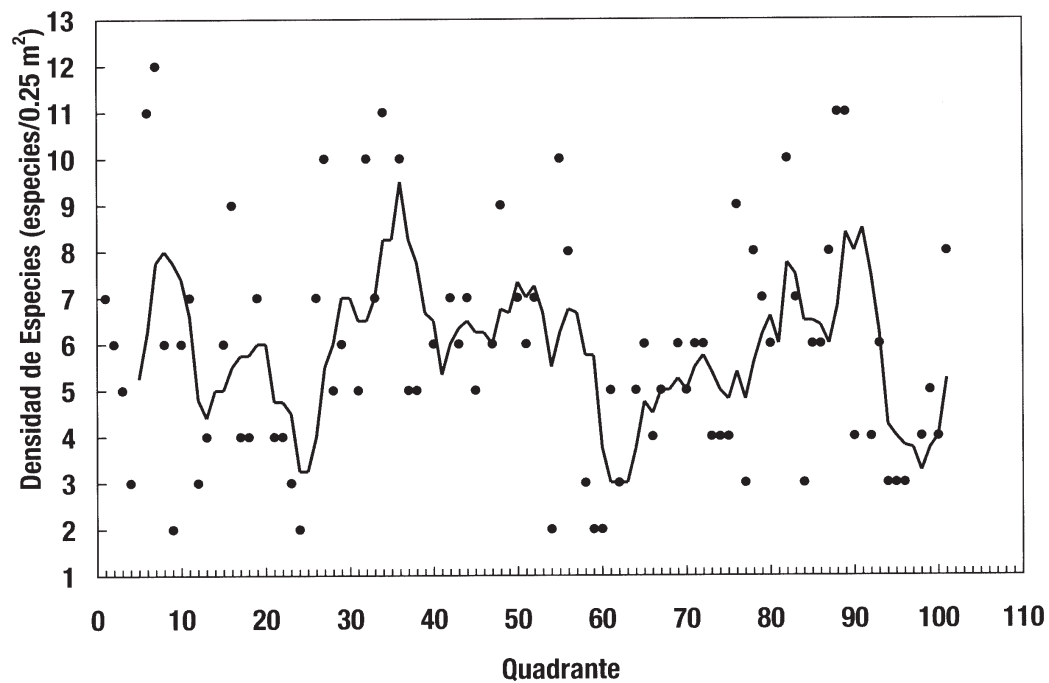
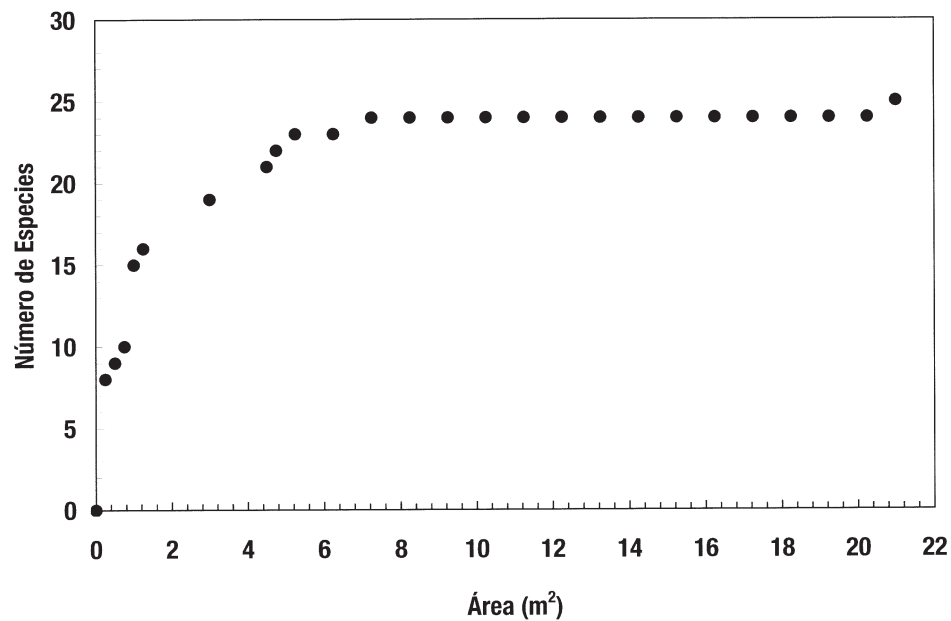


FIGURA 2. Relación especie/área en el estrato de plántulas y brinzales en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico.



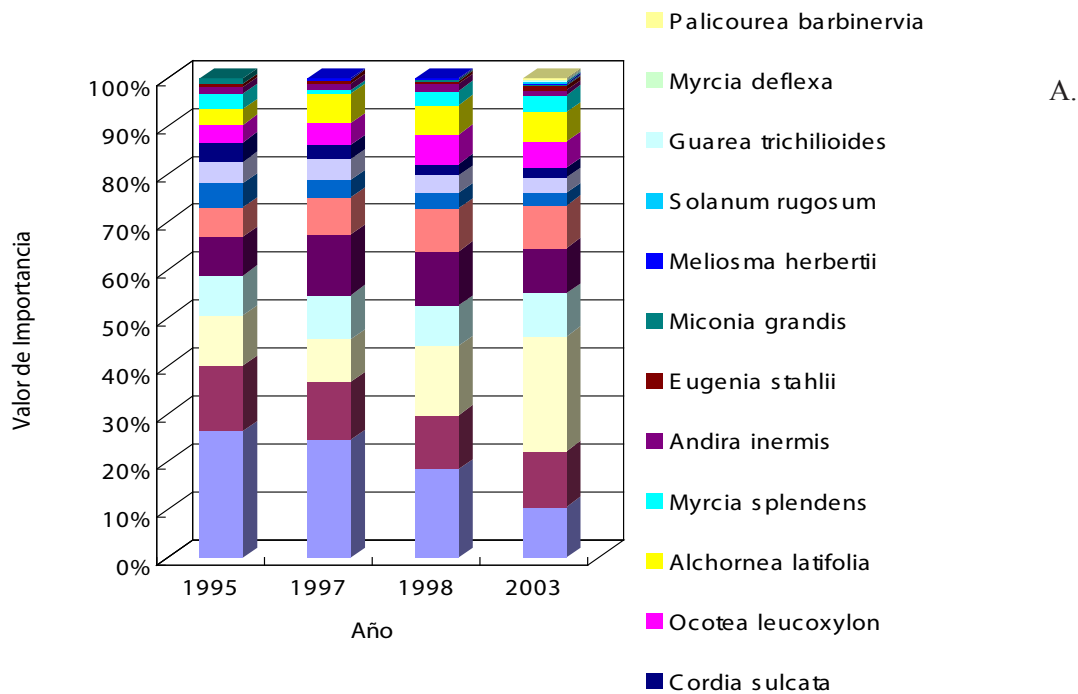


FIGURA 3. Valor de Importancia de las especies arbóreas del dosel (a) y sotobosque (b) a través del tiempo en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Las columnas del 1998 y 2003 contienen datos después del paso del huracán Georges. Ver el texto para la sinonimia de varias especies.

B.

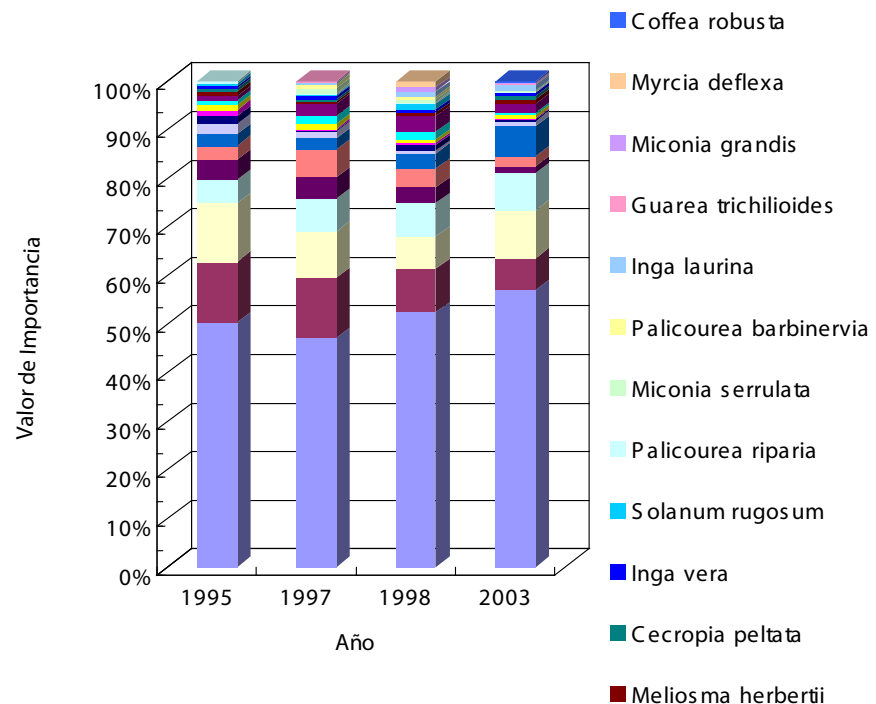


TABLA 2. La densidad de plántulas y brinzales (individuos/m²) en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Los datos son para el 1999 después del paso del huracán. Ver el texto para la sinonimia de varias especies.

Especie	Densidad
<i>Coffea arabica</i> ^{a,c}	21.43
<i>Eugenia jambos</i> ^{a,c}	12.19
<i>Palicourea riparia</i> ^b	10.43
<i>Inga laurina</i> ^b	9.48
<i>Miconia prasina</i> ^b	5.38
<i>Alchornea latifolia</i> ^b	2.10
<i>Guarea trichilioides</i> ^b	1.95
<i>Piper aduncum</i> ^b	1.95
<i>Myrcia splendens</i> ^b	1.90
<i>Cupania americana</i> ^b	1.81
<i>Calophyllum calaba</i> ^b	1.57
<i>Ocotea leucoxylon</i> ^b	1.43
<i>Byrsonima coriacea</i> ^b	1.14
<i>Andira inermis</i> ^b	1.00
<i>Eugenia stahlii</i> ^{b,d}	0.95
<i>Inga vera</i> ^b	0.90
<i>Didymopanax morototoni</i> ^b	0.48
<i>Clusea rosea</i> ^b	0.38
<i>Cecropia peltata</i> ^b	0.24
<i>Solanum rugosum</i> ^b	0.24
<i>Casearia arborea</i> ^b	0.19
<i>Pouteria multiflora</i> ^b	0.10
<i>Casearia guianensis</i> ^b	0.05
<i>Prestoea montana</i> ^b	0.05
<i>Dendropanax arboreum</i> ^b	0.05
Densidad Total	77.38

a = naturalizada; b = nativa; c = introducida; d = endémica

mismo momento *Eugenia jambos* (sinónimo con *Syzygium jambos*) tenía el Valor de Importancia más alto en el sotobosque. Antes del huracán, las especies dominantes en el dosel y sotobosque exhibían un patrón de descenso en sus Valores de Importancia. Sin embargo, *Casearia arborea*, *Inga laurina*, *Cecropia peltata* (sinónimo con *Cecropia schreberiana*) y *Ocotea leucoxylon* en

el dosel y *Ocotea leucoxylon* y *Myrcia splendens* en el sotobosque exhibieron aumentos en su Valor de Importancia antes del paso del huracán Georges. Después del huracán, *Eugenia jambos* aumentó en su Valor de Importancia en el dosel y el sotobosque. Además, *Coffea arabica*, *Ocotea leucoxylon*, *Didymopanax morototoni* y *Solanum rugosum* aumentaron en Valor de Importancia en el sotobosque. *Coffea arabica* también dominaba el estrato de plántulas y brinzales (Tabla 2). Otras especies continuaron descendiendo en su Valor de Importancia aún después del huracán (Fig. 3a y b). Por ejemplo, *Miconia prasina*, *Didymopanax morototoni* y *Byrsonima coriacea* disminuyeron en el dosel, y *Miconia prasina* y *Alchornea latifolia* disminuyeron en el sotobosque.

De las 20 especies con dap ≥ 4 cm (Tabla 3), 19 eran nativas - incluida una endémica - y la otra era una especie introducida y naturalizada. De las 25 especies en el sotobosque (Tabla 4), 22 eran nativas - incluida una endémica - y tres eran introducidas, incluidas dos naturalizadas. En el estrato de plántulas y brinzales (Tabla 2), de las 25 especies, 23 eran nativas - incluida una endémica y dos eran introducidas y naturalizadas.

Cambios Estructurales

Las tendencias observadas en los cambios de densidad de árboles antes del huracán cambiaron después del huracán (Tabla 1). Antes del huracán, la densidad de árboles disminuyó en el dosel, mientras que después del huracán aumentó. En el 2003, tanto la densidad de árboles como el área basal eran más altos que en el 1995. En el sotobosque, la tendencia antes del huracán era una de aumento en la densidad de árboles y el área basal. Ambos parámetros disminuyeron inmediatamente después del huracán y luego aumentaron rápidamente. Al igual que el dosel, el sotobosque tenía una densidad de árboles y área basal más altas en el 2003 que en el 1995. La altura de los árboles, que estaba en aumento antes del huracán, disminuyó después del huracán y luego aumentó (Tabla 1). Este patrón se observó en el dosel y sotobosque y en el 2003 la altura promedio de los árboles era similar a la altura promedio en el 1995.

Para los árboles del dosel, los promedios del dap, área basal y altura eran distintos si se

TABLA 3. Diámetro a la altura del pecho (dap), altura, densidad y área basal de árboles por especie entre el 1995 al 2003 en un bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Las especies están en orden descendiente de acuerdo a su Valor de Importancia. Los valores de diámetro y altura son promedios y están redondeados. Los espacios en blanco indican que la especie no se encontró ese año. Los datos son para árboles con diámetros ≥ 4 cm. Los datos del 1995 corresponden a medidas entre septiembre del 1995 a febrero del 1996, los del 1997 corresponden a medidas entre octubre del 1997 a marzo del 1998, los del 1998 a medidas entre diciembre del 1998 a enero del 1999; y los de 2003 a medidas durante abril del 2003. Los datos del 1995 y 1997 son pre-huracán y los del 1998 y 2003 son post-huracán. Ver el texto para la sinonimia de varias especies. La Tabla 1 contiene los promedios y totales para el rodal de los parámetros en la columna.

Especie	Diámetro (cm)			Altura (m)			Densidad de Árboles (tallos/ha)			Área Basal (m ² /ha)		
	1995	1997	1998	2003	1995	1997	1998	2003	1995	1997	1998	2003
<i>Miconia prasind</i> ^b	7.7	8.2	7.8	7.4	7.9	8.2	7.4	7.1	640	437	427	311
<i>Didymopanax morototoni</i> ^b	18.2	16.6	20.6	15.5	14.0	14.8	10.5	10.6	100	87	78	126
<i>Eugenia jambos</i> ^{a,c}	4.9	5.3	5.2	5.8	6.0	6.8	6.7	7.4	340	204	408	796
<i>Casarea arborea</i> ^b	7.5	8.1	8.7	11.1	7.2	8.6	8.6	10.3	200	165	175	184
<i>Inga laurina</i> ^b	16.2	19.4	20.9	21.3	11.3	13.3	12.5	13.9	100	87	87	87
<i>Cecropia peltata</i> ^b	18.7	19.5	24.0	26.4	14.7	17.5	12.5	15.6	60	58	58	58
<i>Byrsonima coriacea</i> ^b	12.9	11.3	11.8	15.9	14.3	15.5	10.8	12.3	60	39	39	29
<i>Inga vera</i> ^b	31.7	27.5	27.9	27.9	18.2	13.9	8.7	10.1	20	19	19	19
<i>Cordia sulcata</i> ^b	29.9	17.8	17.4	19.0	15.9	9.4	9.9	11.0	20	19	19	19
<i>Ocotea leucoxyton</i> ^b	4.8	6.2	6.5	7.5	6.5	8.5	7.2	8.3	120	97	155	155
<i>Alchornea latifolia</i> ^b	7.9	9.3	8.7	8.9	7.0	9.3	7.5	8.7	80	87	117	136
<i>Myrcia splendens</i> ^b	5.2	5.8	6.6	8.1	8.4	8.5	8.6	9.6	100	9	78	97
<i>Andira inermis</i> ^b	15.4	15.9	7.7	13.4	14.9	15.6	7.9	9.4	20	19	23	19
<i>Miconia racemosa</i> ^b	4.2		4.0		6.8		3.1		20		10	
<i>Eugenia stahlit</i> ^{b,d}	4.1	4.2	4.1	5.5	6.7	6.1	7.0	6.1	20	19	19	29
<i>Meliosma herberti</i> ^b		4.2	4.6	7		6.2	6.0	7		10	10	10
<i>Solanum rugosum</i> ^b				6.8				7.6				10
<i>Guarea trichilitoides</i> ^b				5.3				6.8				10
<i>Myrcia deflexa</i> ^b				4.6				6.6				10
<i>Palicourea barbinervia</i> ^b				4.1				6.6				10

a = naturalizada; b = nativa; c = introducida; d = endémica

estimaban utilizando todos los árboles medidos o si se utilizaban los promedios por especie (Tabla 1). Esto se debió en parte a la influencia de especies con árboles grandes, pero con baja densidad (ver próximo párrafo). En el sotobosque no se observó esta diferencia porque en la muestra del dosel había una representación más amplia de diámetros y alturas. En el sotobosque la diferencia en los promedios se observa más marcada en la variación de los datos, i.e., los errores estándar más bajos cuando se promedian todos los árboles en comparación al promedio de las especies.

El tamaño y densidad de árboles grandes asociados a algunas especies, influenciaron la diferencia en el promedio de parámetros estimados por especie vs. promedios estimados por todos los árboles del rodal (Tabla 3). Por ejemplo, *Didymopanax morototoni*, *Inga laurina*, *Cecropia peltata*, *Inga vera*, *Cordia sulcata* y *Andira inermis*, todas tenían árboles con daps > 15 cm y alturas > 13 m en el 1995. Estas especies ejercieron su influencia en la comunidad por medio de su área basal y despliegue vertical, ya que sus densidades eran bajas relativo a la especie con el Valor de Importancia más alto (*Miconia prasina*). Inmediatamente después del huracán estas especies con mayor altura todas perdieron altura y para el 2003 habían recobrado parte de su altura pre-huracán. La excepción fue *Didymopanax morototoni* que para el 2003 no había recuperado su altura original y *Cordia sulcata* que perdió su altura antes del huracán, pero se recobró parcialmente para el 2003. Otras especies en el rodal, particularmente *Miconia prasina* y *Eugenia jambos*, están representadas por árboles más pequeños, pero ejercen su influencia por medio de sus altas densidades de individuos.

Los parámetros estructurales expresados por especie en el sotobosque se mantuvieron más estables después del huracán (Tabla 4). Sin embargo, aquellas especies que tenían las alturas mayores en el sotobosque (*Cordia sulcata*, *Casearia arborea* e *Inga vera*) perdieron altura debido al paso del huracán. De éstas, solo *Cordia sulcata* recobró parte de su altura para el 2003. A pesar de la riqueza de especies del sotobosque, casi todas las especies tenían baja densidad. Algunas exhibieron altos incrementos en densidad después del huracán (*Eugenia jambos*, *Ocotea leucoxylon* y *Eugenia*

stahlui). Los cambios en densidad de árboles en el sotobosque son los causantes de los incrementos en el área basal por especies después del huracán, ya que el promedio de los diámetros varió poco.

La clase de 6 a 8 cm dap es la más común en el bosque (Fig. 4a). A través del tiempo muchas de las clases diamétricas disminuyeron a consecuencia del paso del huracán. Sin embargo, se observó un aumento en el porcentaje de árboles en las clases de 6 a 10 cm y 40 a 45 cm. La clase diamétrica más grande disminuyó a través de todo el tiempo del estudio. En cuanto a las clases de altura (Fig. 4b), las más comunes fueron de 6 a 9 m. Todas las clases de altura disminuyeron a consecuencia del huracán, excepto la clase de 7 a 8 m que aumentó.

La densidad de plántulas y brinzales promedió 77 plantas/m² con una amplitud de variación considerable (rango entre 10 y casi 300 plantas/m²), Fig. 5a. Estas plántulas y brinzales promediaban 0.4 cm y 0.5 m de diámetro y altura, respectivamente (Tabla 1). Ambos parámetros exhibieron variaciones amplias (Fig. 5 b y c). Los brinzales llegaron a 1 cm de diámetro basal y 1 m de altura.

Mortalidad, Regeneración y Efecto del Huracán

La tasa de árboles muertos por unidad de área antes del huracán fue dos veces más alta en el sotobosque que en el dosel (Tabla 5). Estas tasas pre-huracán, tanto del dosel como en el sotobosque, se duplicaron con el paso del huracán Georges. Para el 2003, la tasa de árboles muertos por unidad de área continuaba elevada relativo a valores pre-huracán en el dosel, pero había disminuído en el sotobosque a valores más bajos que los valores pre-huracán. Once especies arbóreas sufrieron alguna mortalidad antes o después del huracán. *Miconia prasina* sufrió tasas de mortalidad superiores a las sufridas por otras especies. El valor máximo ocurrió en los árboles de *Miconia prasina* del sotobosque.

El ingreso de árboles por unidad de área a la clase diamétrica ≥ 4 cm (regeneración) fue más alto inmediatamente después del huracán que en el 2003 (Tabla 6). Antes del huracán no habíamos detectado ingresos a la clase diamétrica ≥ 4 cm. Los datos de regeneración los dominó *Eugenia jambos*, aunque observamos 14 especies que entraron a las especies

TABLA 4. Diámetro a la altura del pecho (dap), altura, densidad y área basal de árboles por especie entre el 1995 al 2003 en un bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Las especies están en orden descendiente de acuerdo a su Valor de Importancia. Los valores de diámetro y altura son promedios y están redondeados. Los espacios en blanco indican que la especie no se encontró ese año. Los datos son para árboles con diámetros ≥ 2 y < 3.99 cm. Los datos del 1995 corresponden a medidas entre septiembre del 1995 a febrero del 1996, los del 1997 corresponden a medidas entre octubre del 1997 a marzo del 1998; los del 1998 a medidas entre diciembre del 1998 a enero del 1999; y los de 2003 a medidas durante abril del 2003. Los datos del 1995 y 1997 son pre-huracán y los del 1998 y 2003 son post-huracán. Ver el texto para la sinonimia de varias especies. La Tabla 1 contiene los promedios y totales para el rodal de los parámetros en la columnas.

Especie	Diámetro (cm)			Altura (m)			Densidad de Árboles (tallos/ha)			Área Basal (m ² /ha)		
	1995	1997	1998	2003	1995	1997	1998	2003	1995	1997	1998	2003
<i>Eugenia jambos</i> ^{a,c}	2.7	2.9	3.0	2.6	4.5	5.1	5.1	4.6	870	1272	1078	1854
<i>Miconia prasina</i> ^b	2.7	3.0	3.0	2.7	4.3	5.1	4.5	4.5	210	350	194	204
<i>Coffea arabica</i> ^{a,c}	2.3	2.4	2.4	2.4	4.0	4.3	3.9	4.1	240	301	272	369
<i>Ocotea leucoxylon</i> ^b	2.5	2.8	2.8	2.7	3.9	4.8	3.9	4.1	90	175	136	252
<i>Myrcia splendens</i> ^b	2.7	3.1	3.0	3.3	5.3	6.2	5.1	6.1	70	97	58	49
<i>Alchornea latifolia</i> ^b	2.7	2.9	3.0	2.6	4.1	4.7	4.6	3.9	50	146	78	68
<i>Eugenia stahlii</i> ^{b,d}	2.4	2.8	2.9	2.7	4.2	4.6	4.0	4.8	30	68	68	214
<i>Andira inermis</i> ^b	3.2	3.0	2.2	3.0	4.8	4.1	3.9	5.0	30	39	19	29
<i>Cordia sulcata</i> ^b	3.4	3.0	3.1	3.2	4.1	7.9	4.3	5.1	20	10	10	10
<i>Byrsonima coriacea</i> ^b	3.0	2.5	2.5	3.0	3.6	3.9	4.6	5.6	20	10	10	10
<i>Casearea guianensis</i> ^b	2.4	2.7	2.7	2.6	4.7	5.3	4.8	4.1	20	29	19	19
<i>Casearea arborea</i> ^b	2.1	2.7	2.8	2.7	5.7	6.6	5.5	4.2	20	49	29	19
<i>Didymopanax morototoni</i> ^b	2.1	2.7	2.9	2.6	4.9	5.0	5.1	4.6	20	68	68	58
<i>Meliosma herbertii</i> ^b	3.9	2.3	2.5	3.2	5.8	5.9	5.3	5.4	10	19	19	29
<i>Cecropia peltata</i> ^b	3.0	3.6		2.7	4.7	6.1		4.2	10	10		29
<i>Inga vera</i> ^b	2.8	3.0	3.2	3.2	8.1	7.0	5.9	5.3	10	19	19	19
<i>Solanum rugosum</i> ^b	2.3	2.6	4.3		4.7	5.4	5.8		10	10	19	
<i>Palicourea riparia</i> ^b	2.1	2.4	2.6	2.0	2.9	3.5	3.2	3.1	10	10	10	10
<i>Miconia serrulata</i> ^b	3.1	2.4	2.6		5.7	3.9	5.0			19	10	10
<i>Palicourea barbinervia</i> ^b	3.3	3.9			6.5	4.7				19	10	
<i>Inga laurina</i> ^b	2.1	2.4		2.4	4.3	3.2	4.9			10	19	39
<i>Guarea trichilioides</i> ^b	3.1	3.1	2.6		4.3	3.8	3.4			10	10	10
<i>Miconia racemosa</i> ^b		3.2	3.0			5.4	5.3				19	10
<i>Myrcia deflexa</i> ^b		2.2				4.5	4.5					49
<i>Coffea dewevre</i> ^c		2.3				4.0	4.0					10

a = naturalizada; b = nativa; c = introducida; d = endémica

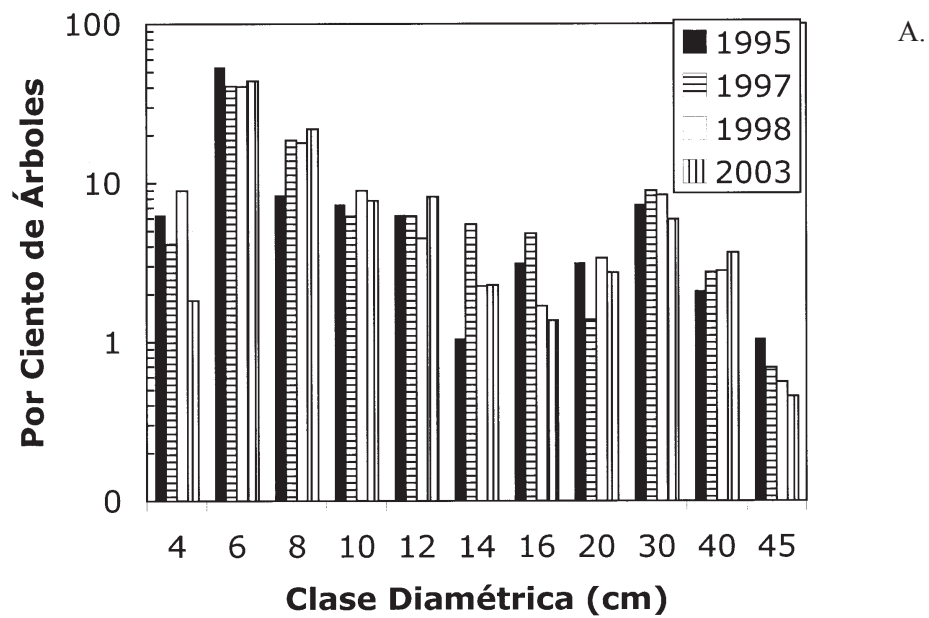
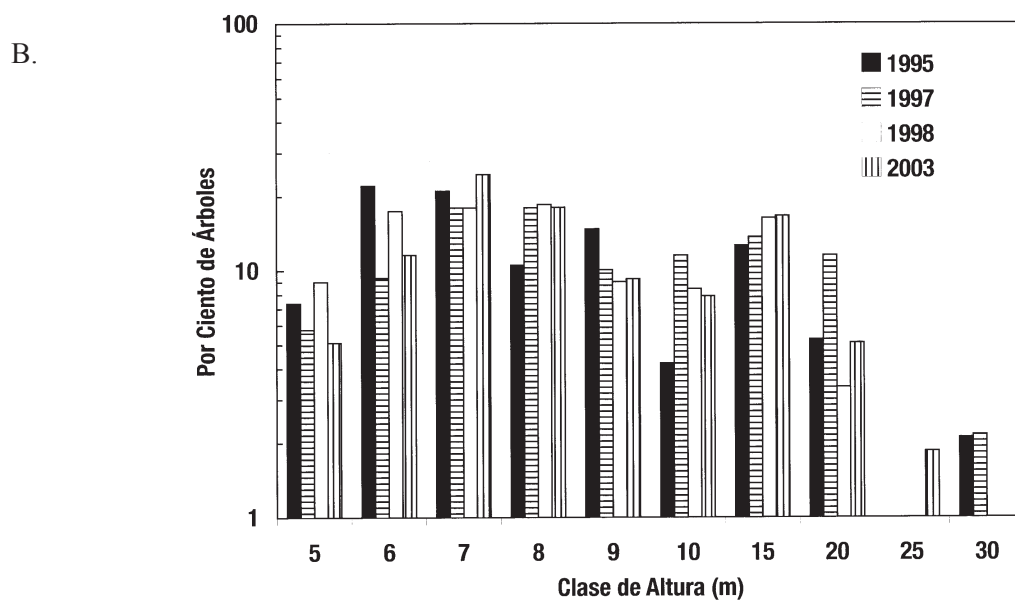
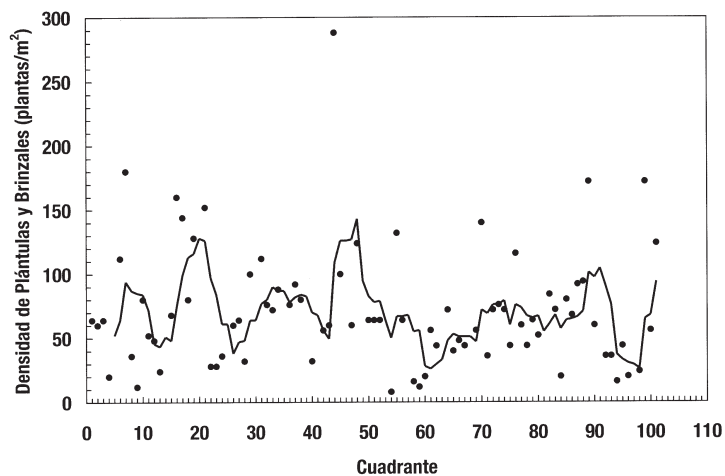


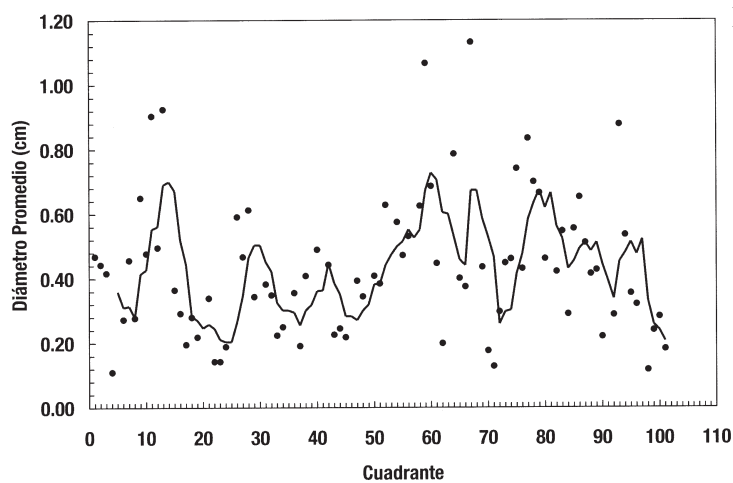
FIGURA 4. Distribución de diámetros (a) y alturas (b) de árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 4 cm en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Los datos del 1998 y 2003 corresponden al tiempo después del paso del huracán Georges.



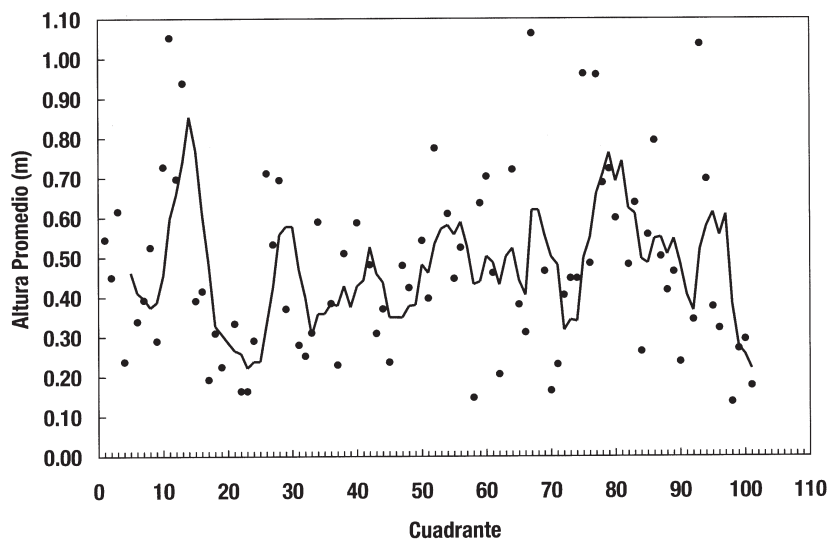


A.

FIGURA 5. Densidad de plántulas y brinzales (a), su diámetro (b) y altura (c) promedio en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Cada punto representa el promedio de un cuadrante y la línea es el promedio corrido de cinco valores.



B.



C.

TABLA 5. Mortalidad de árboles (árboles/ha.año) de acuerdo a su diámetro a la altura del pecho (dap) en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Los datos del 1997 corresponden al intervalo entre octubre del 1997 a marzo del 1998; los del 1998 al intervalo entre diciembre del 1998 a enero del 1999; y los de 2003 al intervalo entre enero del 1999 a abril del 2003. Espacios en blanco indican que no se registró mortalidad. Los datos del 1997 son pre-huracán y los otros son post-huracán. El total está redondeado. Ver el texto para la sinonimia de varias especies.

Especie	Árboles ≥ 4 cm dap			Árboles 2-3.99 cm dap		
	1997	1998	2003	1997	1998	2003
<i>Miconia prasina</i> ^b	17.9	46.6	26.1	26.8	54.4	9.2
<i>Alchornea latifolia</i> ^b	4.5	7.8			15.5	1.5
<i>Casearea arborea</i> ^b	4.5		1.5			
<i>Didymopanax morototoni</i> ^b		7.8			7.8	
<i>Myrcia splendens</i> ^b		7.8				
<i>Ocotea leucoxylon</i> ^b			1.5	13.4	7.8	1.5
<i>Eugenia jambos</i> ^{a,c}			3.1	9.0	23.3	3.1
<i>Cecropia peltata</i> ^b			1.5			
<i>Coffea arabica</i> ^{a,c}				13.4	23.3	4.6
<i>Palicourea riparia</i> ^b						1.5
<i>Miconia recemosa</i> ^b						1.5
Total	26.8	69.9	33.7	62.6	132.0	23.0

a = naturalizada; b = nativa; c = introducida

del dosel. Las características de los árboles que entraron a la clase diamétrica ≥ 4 cm incluye un árbol de *Cecropia peltata*, que entre la fecha del huracán y el 2003, llegó a un diámetro de 37.7 cm y una altura de 22.2 m (Tabla 7). Sin embargo, el árbol promedio entró en el 2003 con un dap de 6cm y altura de 8.4m (medias de 4.7 cm y 7.4m, respectivamente). Inmediatamente después del huracán los valores promedios correspondientes para los árboles ingresando a la clase diamétrica ≥ 4 cm fueron de 4.8 cm y 6.5 m. En este momento, la clase entrante era más homogénea según indica la similitud entre el promedio y la media para estos parámetros.

Observaciones sobre el efecto físico del huracán sobre los árboles del sotobosque indican que después del huracán el número de árboles reclinados (vivos y muertos) aumentó, al igual que los árboles partidos o con algunos efectos del embate del viento (Tabla 8). Para el 2003, el número de árboles

mueritos en pie había disminuído, pero el número de árboles reclinados vivos continuó aumentando. También, para el 2003 se observó un aumento en el número de árboles con frutas, rebrotes y crecimiento de colonias de termitas.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio reflejan un alto dinamismo en la composición de especies y la estructura en el bosque secundario en Caguana. Durante ocho años de estudio (1995 al 2003) observamos cambios netos en la composición de especies debido a la entrada y salida de especies del rodal bajo estudio (Tablas 1, 3, 4), cambios en el Valor de Importancia de las especies dominantes y de especies con Valor de Importancia bajos (Fig. 3) y cambios dramáticos en el área basal, densidad de tallos y altura del rodal y de las especies arbóreas (Tablas 1, 3, 4). Gran parte de estos cambios ocurrieron después del paso del huracán Georges

TABLA 6. Ingreso de árboles (árboles/ha.año) a la clase diamétrica a la altura del pecho ≥ 4.0 cm en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. El intervalo 1998 a 1999 corresponde a diciembre 1998 a enero 1999 y el intervalo 1999 a 2003 corresponde a enero del 1999 a abril del 2003. El total está redondeado. Todos los datos son post-huracán. Ver el texto para la sinonimia de varias especies.

Especie	1998-1999	1999-2003
<i>Alchornea latifolia</i> ^b	32	5
<i>Andira inermis</i> ^b	8	0
<i>Casearia arborea</i> ^b	16	3
<i>Cecropia peltata</i> ^b	0	2
<i>Didymopanax morototoni</i> ^b	0	6
<i>Eugenia jambos</i> ^{a,c}	168	65
<i>Eugenia stahlii</i> ^{b,d}	0	2
<i>Guarea trichilioides</i> ^b	0	2
<i>Miconia prasina</i> ^b	56	9
<i>Myrcia deflexa</i> ^b	0	2
<i>Myrcia splendens</i> ^b	24	6
<i>Ocotea leucoxylon</i> ^b	48	2
<i>Palicourea barbinervia</i> ^b	0	2
<i>Solanum rugosum</i> ^b	0	2
Total	352	106

a = naturalizada; b = nativa; c = introducida; d = endémica

TABLA 7. Características de los árboles que ingresaron a la clase diamétrica a la altura del pecho (dap) de ≥ 4 cm en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. El intervalo 1997 a 1999 corresponde a marzo del 1998 a enero 1999 y el intervalo 1999 a 2003 corresponde a enero del 1999 a abril del 2003. Todos los datos son post-huracán.

Medida	1997-1999		1999-2003	
	Dap (cm)	Altura (m)	Dap (cm)	Altura (m)
Promedio	4.8	6.5	6.0	8.4
Error estándar	0.2	0.2	0.6	0.5
Número de árboles	44	44	67	56
Media	4.4	6.2	4.7	7.4
Valor más alto	7.3	10.2	37.7	22.2
Valor más bajo	4.0	1.4	4.0	3.5

TABLA 8. Observaciones sobre el efecto del huracán Georges a los árboles del sotobosque en el bosque secundario en Caguana en Utuado, Puerto Rico. Ver el texto para la sinonimia de varias especies.

Observación	Número	Especies
Pre-huracán (1977- 1998)		
Muertos en pie	9	<i>Coffea arabica</i> , <i>Miconia prasina</i> , <i>Eugenia jambos</i> , <i>Ocotea leucoxylum</i>
Muertos inclinados	5	<i>Eugenia jambos</i> , <i>Miconia prasina</i> , <i>Ocotea leucoxylum</i> , <i>Coffea arabica</i>
Vivos inclinados	1	<i>Eugenia jambos</i>
Post-huracán (1988-1999)		
Muertos en pie	7	<i>Alchornea latifolia</i> , <i>Coffea arabica</i> , <i>Didymopanax morototoni</i> , <i>Miconia prasina</i>
Muertos inclinados	10	<i>Ocotea leucoxylum</i> , <i>Miconia prasina</i> , <i>Eugenia jambos</i> , <i>Coffea arabica</i> , <i>Alchornea latifolia</i>
Vivos inclinados	25	<i>Coffea arabica</i> , <i>Eugenia jambos</i> , <i>Inga vera</i> , <i>Miconia prasina</i> , <i>Ocotea leucoxylum</i> , <i>Solanum rugosum</i>
Sin corteza	1	<i>Miconia prasina</i>
Partidos	1	<i>Miconia prasina</i>
Estresado	1	<i>Eugenia jambos</i>
Con rebrotes	1	<i>Ocotea leucoxylum</i>
Post-huracán (2003)		
Muertos en pie	5	<i>Coffea arabica</i> , <i>Eugenia jambos</i> , <i>Miconia racemosa</i> , <i>Miconia prasina</i>
Muertos inclinados	9	<i>Eugenia jambos</i> , <i>Miconia prasina</i> , <i>Ocotea leucoxylum</i> , <i>Palicourea riparia</i>
Vivos inclinados	56	<i>Casearia guianensis</i> , <i>Coffea arabica</i> , <i>Didymopanax morototoni</i> , <i>Eugenia stahlii</i>
Partidos	3	<i>Eugenia jambos</i> , <i>Alchornea latifolia</i> , <i>Miconia prasina</i>
Tope y tronco muerto	4	<i>Inga vera</i> , <i>Miconia prasina</i> , <i>Coffea arabica</i> , <i>Ocotea leucoxylum</i>
Con rebrotes	1	<i>Ocotea leucoxylum</i>
Con frutas	3	<i>Coffea arabica</i>
Con termitas	6	<i>Eugenia jambos</i> , <i>Alchornea latifolia</i>

sobre el área de estudio (Tablas 5-8). Sin embargo, el rodal también había experimentado cambios en los parámetros estructurales y composición de especies a causa de su sucesión normal, ya que éste era un bosque secundario relativamente joven al momento de comenzar el estudio (Popper *et al.* 1999).

Los cambios observados en este rodal los evaluaremos desde tres puntos de vista: si el bosque es o no un bosque nuevo, el grado de resistencia y resiliencia ante el huracán y cómo compara la respuesta a perturbaciones de este bosque con la de otros bosques de Puerto Rico. Es necesario reconocer que debido a la falta de replicación del

rodal, los datos de este estudio sólo aplican al área muestreada y no deben generalizarse. Además, la dinámica en la entrada y salida de especies se debe en gran parte al tamaño reducido del área de muestreo (0.1 ha) relativo a la baja densidad de la mayoría de las especies (Tablas 3, 4).

¿Es el Bosque Secundario en Caguana un Bosque Nuevo?

Este estudio encontró 7 especies no reportadas por Popper *et al.* (1999) para el bosque Caguana. La mayor parte de estas especies están en el estrato de plántulas y brinzales y todas eran especies nativas. De hecho, la mayoría de las especies arbóreas en este bosque son especies nativas, inclusive una especie endémica (*Eugenia stahlii*). Sólo encontramos tres especies introducidas, dos de las cuales están naturalizadas y son abundantes en el rodal (*Coffea arabica* y *Eugenia jambos*). Ambas fueron favorecidas por el huracán (Fig. 3a, Tabla 4).

De acuerdo a Lugo y Helmer (2004) y Hobbs *et al.* (2006), los bosques nuevos contienen combinaciones de especies que no han ocurrido antes en los sitios bajo consideración. En el bosque en Caguana, la presencia y alto Valor de Importancia de *Eugenia jambos* y *Coffea arabica*, ambas especies introducidas y naturalizadas en Puerto Rico, en combinación con especies nativas y endémicas, ejemplifica el concepto de un bosque nuevo. En Puerto Rico no ocurrían bosques con estratos dominados por *Eugenia jambos* y *Coffea arabica* hasta que dichas especies fueron introducidas y propagadas en la Isla. En el caso de *Coffea arabica*, ésta fue cultivada en la región cafetalera y luego se naturalizó al abandonarse las fincas de café. La presencia de *Eugenia jambos* refleja disturbios antropogénicos (Brown *et al.* 2006) y ahora nuestro estudio demuestra que disturbios por huracanes también favorecen el crecimiento y regeneración de esta especie.

Establecido el hecho de que el bosque en Caguana es un bosque nuevo, entonces podemos analizar las características y funcionamiento de este bosque para aportar información que ayude a definir el valor de los bosques nuevos para la conservación. Podemos sugerir en base a la regeneración de

especies nativas en el estrato de plántulas y brinzales y el sotobosque, que la presencia de *Eugenia jambos* y *Coffea arabica* no aparenta interferir con la recuperación de especies nativas en los cafetales abandonados de Puerto Rico. Wadsworth y Birdsey (1983) y Lugo y Brandeis (2005) demostraron este principio a nivel de todo Puerto Rico con una base de datos más amplia.

¿Cuán Resistente y Cuánta Resiliencia Tuvo la Estructura del Bosque Ante el Embate del Huracán Georges?

El huracán Georges pasó sobre Puerto Rico a una velocidad de 24 km/h entre el 21 y 22 de septiembre del 1998 (Bennett y Mojica 2005). Su centro tenía un diámetro entre 40 y 48 km. Sus vientos máximos sostenidos fueron de 184 km/h con ráfagas de 240 km/h. Este huracán tenía vientos comparables o mayores a los vientos del huracán Hugo cuando pasó por el noreste de Puerto Rico en la vecindad del Bosque Experimental de Luquillo. El huracán Hugo tenía vientos máximos sostenibles de 166 km/h con ráfagas de 194 km/h (Scatena y Larsen 1991). Sin embargo, debido a la pérdida de instrumentos durante el huracán, es posible que los vientos del huracán Hugo fuesen mayores a los reportados y se estima que pudieron llegar a 227 km/h. A pesar de lo anterior, los vientos del huracán Georges sobre Utuado se encuentran entre los más altos registrados en Puerto Rico, superados sólo por los huracanes San Felipe y San Ciprián en el 1928 y 1932, respectivamente (Scatena y Larsen 1991).

Para evaluar la resistencia del bosque en Caguana ante el huracán Georges, utilizamos como indicadores la mortalidad de árboles, los cambios en los parámetros estructurales y los impactos físicos a la estructura del bosque inmediatamente después del huracán. Similarmente, la regeneración y la velocidad del desarrollo estructural después del huracán sirven de indicadores de la resiliencia del bosque a este disturbio.

El bosque en Caguana perdió las hojas a causa del viento, pero la defoliación no fue total. Las hojas del sotobosque se perdieron parcialmente y los estratos más bajos mantuvieron sus hojas a pesar de la fuerza de los vientos. El mayor impacto físico de la fuerza del huracán sobre la estructura del bosque

fue sobre la altura de los árboles y en particular los árboles grandes. Todas las clases de altura sufrieron una disminución en sus proporciones después del paso del huracán excepto la de 7 a 8 m (Fig. 4b). Los árboles grandes también tenían los diámetros más altos los cuales también disminuyeron en frecuencia después del huracán (Fig. 4a). Los árboles más altos perdieron más altura que los árboles del sotobosque (Tablas 3 y 4). Estos datos sugieren que el viento impactó los árboles más expuestos que son los de mayor tamaño. Al éstos perder ramas y troncos, impactaron los árboles del sotobosque. El impacto principal sobre el sotobosque fue el doblamiento de los árboles, muchos de los cuales murieron, pero la mayoría continuó con vida a pesar de estar doblados o inclinados (Tabla 8). El resultado neto de estos impactos fue la convergencia en el tamaño de los árboles sobrevivientes en las clases de alturas 6 a 9 m de altura y 6 a 8 cm de diámetro (Fig. 4). Debido a los cambios en el dosel, el suelo del bosque recibió más luz y aumentó la variabilidad del régimen de luz dentro del bosque, aumentó su temperatura y bajó la humedad relativa del aire según se infirió en el Bosque Experimental de Luquillo (Tanner *et al.* 1991).

De acuerdo a Lugo y Scatena (1996), los bosques normalmente experimentan tasas de mortalidad menores al 4 por ciento anual y generalmente alrededor de 1.6 por ciento anual. Ellos denominaron esa tasa de mortalidad como mortalidad normal o mortalidad de base y observaron que ante disturbios fuertes, las tasas de mortalidad aumentan a sobre el 5 por ciento anual, promediando 41 por ciento anual para nueve estudios que ellos examinaron. En el caso de un huracán, esa tasa mayor al 5 por ciento es instantánea, y es seguida por tasas relativamente altas de mortalidad residual en los años posteriores (Frangi y Lugo 1998).

Los datos de mortalidad anual de árboles que medimos para los árboles con $dap \geq 4$ cm (Tabla 5) representan 1.4 por ciento de los tallos vivos antes del huracán. Esa tasa inicial aumentó a 5.1 por ciento anual inmediatamente después del huracán y bajó a 2.0 por ciento anual para el 2003. Para árboles con dap entre 2 y 3.99 cm, los valores correspondientes fueron 3.6 por ciento anual antes del huracán, 4.8 por ciento anual inmediatamente después y 1.1 por ciento anual en el 2003. Aunque

el paso del huracán causó un alza en la mortalidad de árboles, particularmente en los árboles del dosel, las tasas medidas en nuestro estudio están muy por debajo a las reportadas por Lugo y Scatena (1996) para disturbios similares, a pesar de la alta intensidad de los vientos del huracán Georges. Los datos también sugieren que las tasas de mortalidad normal son bajas en el bosque en Caguana, quizás debido a que los árboles en este bosque son jóvenes. Más aún, la mortalidad residual al huracán fue muy baja en los árboles del dosel y casi ninguna en los árboles del sotobosque (Tabla 5).

El paso del huracán Georges sobre el rodal en Caguana impactó mínimamente la densidad de árboles y el área basal (Tabla 1). De hecho, para árboles con $dap \geq 4$ cm no se observó reducción alguna en la densidad y área basal como se ha observado en los bosques en Luquillo (Fu *et al.* 1996). Sin embargo, para los árboles del sotobosque, la densidad se redujo 21 por ciento y el área basal en un 22 por ciento como consecuencia del paso del huracán (Tabla 1). Aparentemente, la respuesta de regeneración (próximo párrafo) neutralizó el efecto de la mortalidad de árboles del dosel. Tal fenómeno no ocurrió en el sotobosque. Allí los árboles fueron impactados por la caída de troncos y ramas del dosel, que junto a la mortalidad observadas, causaron la reducción temporal en la densidad y área basal.

Los datos post-huracán más sobresalientes del estudio son los datos de regeneración (Tabla 6), aumento en la densidad de árboles, plantas y brinzales (Tabla 1), recuperación de la altura de los árboles (Tabla 2, Fig. 4b) y el aumento en área basal (Tabla 1). La incorporación de árboles a la clase diamétrica ≥ 4 cm fue 5 veces mayor a la mortalidad inmediatamente después del huracán y se mantenía 3.2 veces mayor a la mortalidad en el 2003. Eso, en combinación con una densidad de 773,800 plantas/ha en el estrato de plántulas y brinzales (Tabla 1), resultó en altos incrementos en la densidad y área basal de árboles en el dosel y sotobosque. Por ejemplo, comparado datos del 2003 con datos antes del huracán, la densidad aumentó 56 por ciento tanto en el dosel como en el sotobosque y el área basal aumentó 40 y 48 por ciento en el dosel y sotobosque respectivamente. Estos datos apuntan a mecanismos de resiliencia muy fuertes ya

que cuatro años después del huracán el bosque se encontraba en una etapa de crecimiento y desarrollo estructural más avanzado del que estaba antes del huracán. Más aún, los mecanismos de recuperación fueron más efectivos a través de la regeneración y crecimiento de árboles que por los rebrotes de árboles partidos por el viento (Tablas 1 y 8). Parte de esto se debe a que pocos árboles fueron partidos por el viento.

En resumen, la baja tasa de mortalidad y el poco impacto físico del viento a los árboles sugieren alta resistencia al huracán que se transformó en una alta resiliencia por medio de la regeneración de árboles. Como resultado, el huracán renovó el bosque, aumentó su área basal y densidad de árboles, enriqueció su complemento de especies (particularmente las nativas), a la vez que favoreció la expansión de dos especies naturalizadas.

La explicación para la alta resistencia a los vientos quizás se deba a que el desarrollo estructural de este bosque no había avanzado lo suficiente como para presentar un volumen estructural significativo ante el embate del viento. Después del huracán David en Dominica, se encontró que el impacto de ese huracán fue proporcional a la estructura de los bosques impactados (Lugo *et al.* 1983). Mientras más estructuralmente desarrollados los bosques, más impacto sufrieron a causa del huracán. Lo mismo reportaron Ostertag *et al.* (2005) en el bosque húmedo de La Condesa en Puerto Rico. Los árboles más grandes fueron más impactados por el viento que los pequeños. En Caguana, los árboles que medían sobre 10 m de altura sufrieron más efectos que los árboles más pequeños del rodal. El huracán causó más impacto al dosel que al sotobosque y permitió la entrada de luz a los estratos más bajos donde la regeneración de plántulas y brinzales aumentó considerablemente resultando en la entrada de nuevas especies nativas, el crecimiento rápido de especies introducidas y naturalizadas (*Eugenia jambos* y *Coffea arabica*) y el aumento significativo en el área basal y densidad de árboles. Por su acción, el huracán aceleró la sustitución de los viejos árboles de sombra que prevalecían en el bosque en Caguana dándole espacio al desarrollo y crecimiento de las especies nativas y naturalizadas que se habían establecido en el sotobosque.

¿Cómo Compara el Bosque en Caguana con Otros en Puerto Rico?

Popper *et al.* (1999) ya habían comparado el bosque en Caguana a otros bosques de Puerto Rico. Concluyeron que por ser un bosque joven que crece en una finca de café recientemente abandonada, el bosque en Caguana se caracterizaba por tener un dosel maduro (los árboles de sombra del café) con un sotobosque joven. Las medidas estructurales ubicaban a este bosque entre otros bosques en Puerto Rico en el rango bajo para área basal y relativamente alto para densidad de árboles. Después del huracán Georges, el bosque adelantó en área basal y continuó en el rango alto de densidad de árboles. En otras palabras, el bosque continúa evidenciando su poca edad y temprana etapa de sucesión. Sin embargo, el huracán impactó de manera diferente a los árboles grandes y algunas de las especies. Con la disminución en la altura y el Valor de Importancia, las especies de sombra residuales de la actividad cafetalera que antes dominaban el dosel perdieron parte de su dominio y otras especies ahora tienen la oportunidad de ocupar espacio en el dosel del bosque. El aumento en Valor de Importancia de *Eugenia jambos* y *Coffea arabica*, aseguran la presencia de estas especies en el bosque futuro. Con el tiempo, el rodal debe disminuir la densidad arbórea a medida que los árboles jóvenes aumentan en tamaño y ocupan más espacio.

Nuestro estudio contribuye a un nuevo aspecto de la comparación en Caguana con otros bosques en Puerto Rico. Presentamos datos sobre la dinámica estructural de este bosque secundario, particularmente la dinámica después de un huracán, lo que permite comparar al bosque en Caguana con otros bosques en Puerto Rico donde se ha documentado el efecto de, y respuesta a huracanes (Tabla 9). Tal comparación conlleva muchas dificultades porque no tenemos información precisa sobre la intensidad de los eventos de disturbio en relación a las mediciones de sus impactos. Sin embargo, con la información disponible podemos explorar posibles diferencias y semejanzas entre distintos ecosistemas, que sirven de hipótesis para estudios futuros.

Los datos de mortalidad instantánea en la Tabla 9 son todos relativamente bajos por dos

razones principales: los bosques recibieron menos impacto del huracán (como los datos del palmar) o la mortalidad se midió años después del huracán. En el caso del bosque secundario II en El Verde, el muestreo cubrió un área muy superior (16 ha) a la de los otros estudios y además el sector recibió menos impacto del huracán Hugo. A pesar de eso, la plantación sufrió la mortalidad más alta entre los bosques reportados en la Tabla 9.

Donde el bosque en Caguana refleja una resistencia mayor a la de los otros bosques en la Tabla 9, es en la reducción del área basal y densidad de árboles que sufrieron los árboles con $\text{dap} \geq 4$ cm. Si excluimos el palmar, que recibió poco impacto por estar en un valle protegido (Frangi y Lugo 1991), en el bosque Caguana no se redujo ni la densidad o el área basal de los árboles con $\text{dap} \geq 4$ cm. Sin embargo, la plantación, el bosque secundario I y el bosque maduro experimentaron reducciones significativas en esos parámetros. En un estudio en Guadalupe después del paso del huracán Hugo con vientos sostenidos de 230 km/h y ráfagas de 260 km/hr, se observaron las reducciones (%/año) en el área basal y densidad de tres tipos de bosque al final de la página (Imbert *et al.* 1996):

Los valores más altos en Guadalupe son superiores a los observados en Puerto Rico, pero se deben en parte a la mayor intensidad del huracán a su paso sobre Guadalupe. Los datos de Puerto Rico, salvo Caguana y el palmar, están dentro del rango de variación en Guadalupe.

En cuanto al aumento en el área basal y la densidad después del huracán (i.e., la resiliencia), el bosque en Caguana exhibe la respuesta más rápida, con la excepción de la respuesta de la plantación relativo a su densidad (Tabla 9). Aunque hay pocos estudios publicados del crecimiento después del

huracán, es obvio que en los casos disponibles la regeneración ha sido por el crecimiento rápido e ingreso al dosel de plántulas, brinzales y árboles suprimidos sobrevivientes del huracán. En el bosque maduro, el mecanismo de respuesta principal fue el rebrote. Zimmerman *et al.* (1994) reportaron que 65 por ciento de los árboles sobrevivientes exhibieron rebrotes después del huracán Hugo. Los rebrotes en Caguana fueron mínimos (Tabla 8).

En resumen, el bosque en Caguana se distingue por su resistencia al huracán Georges y su rápida respuesta (alta resiliencia) después del huracán en términos del crecimiento rápido, aumento en área basal y densidad de árboles y la entrada de 14 especies nativas al bosque. Por otro lado, dos especies introducidas y naturalizadas a Puerto Rico también respondieron rápidamente al huracán y aumentaron su Valor de Importancia. Estos resultados sugieren que el bosque en Caguana continuará su desarrollo hacia su madurez con una composición de especies novel a Puerto Rico, pero que tal combinación de especies no impide que las especies nativas crezcan y prosperen a través del tiempo.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se llevó a cabo en colaboración con la Universidad de Puerto Rico y 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. 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, Merilyn Maldonado Afanador, José Matos Cuevas, Katherine Quiñones González, Mabel Ramírez Vélez, Myrnaly Rodríguez Correa, Valerie Rodríguez Cortés, Edison Rosario, Marisol

Tipo de Bosque (rodales estudiados)	Reducción en Densidad	Reducción en Área Basal
Bosques puviales (5)	15-59	12-46
Bosques semi siempreverdes (6)	6-16	4-18
Manglares (4)	2-39	2-36

TABLA 9. Resistencia y resiliencia en 6 bosques en Puerto Rico. El bosque de este estudio está en Caguana. Los otros bosques están ubicados en el Bosque Experimental de Luquillo bajo condiciones de lluvia en exceso a 3,000mm. El palmar de *Prestoea montana* está ubicado a 750 m de elevación (Frangi y Lugo 1991, 1998). La plantación de *Swietenia macrophylla* es de 64 años en el sector El Verde (Fu *et al.* 1996). El bosque secundario I es de similar edad a la plantación y ubicado cerca de ésta (Fu *et al.* 1996) y el bosque secundario II es el bosque plantado en el sector La Condesa (Ostertag *et al.* 2005). El bosque maduro está ubicado en el sector El Verde (Zimmerman *et al.* 1994). El diámetro a la altura del pecho (dap). Los datos aplican a árboles con dap ≥ 4 cm. Celdas sin datos indican que no hay información.

Parámetro	Caguana	Palmar	Plantación	Bosque Secundario I	Bosque Secundario II	Bosque Maduro
Mortalidad base (%/año)	1	1	4.5	2	1	
Mortalidad instantánea (%/año)	5	1	31	7	8	9
Mortalidad residual (%/año)	2	1	0	0	5	
Reducción área basal (%/año)	0	0	26*	8*		
Reducción densidad (%/año)	0	3	34*	22*		19**
Ingreso a dap ≥ 4 cm (%/año)	26	24	17	1		
Aumento en área basal (%/año)	20	0.4	16	5		
Aumento en densidad (%/año)	23	7	53	8		
Nuevas especies	7	13	6	2		
Densidad de plántulas y brinzales (no/ha)	710,000				20,000 – 50,000***	

*Basado en 0.25 años; **basado en árboles muertos, socavados y partidos; ***Lugo y Zimmerman (2002).

Santiago, Jessenia Soto Pérez, Luis Soto Toledo y Jorge Vera. Agradecemos a los siguientes colegas la revisión del manuscrito: Frank. H. Wadsworth, Julie Hernández y Mildred Alayón.

Brown, K.A., F.N. Scatena y J. Gurevitch. 2006. Effects of an invasive tree on community structure and diversity in a tropical forest in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 226:145-152.

LITERATURA CITADA

Bennett, S.P. y R. Mojica. 2005. Hurricane Georges preliminary storm report: from the tropical Atlantic of the United States Virgin Islands and Puerto Rico. En http://www.srh.noaa.gov/sju/public_report.html. National Weather Service, Weather Forecast Office, NOAA. 15 p.

Brown, S. y A.E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-32.

Frangi, J.L. y A.E. Lugo. 1991. Hurricane damage to a flood plain forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Biotropica* 23:324-335.

- 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.
- Fu, S., C. Rodríguez Pedraza y A.E. Lugo. 1996. A twelve-year comparison of stand changes in a mahogany plantation and a paired natural forest of similar age. *Biotropica* 28:515-524.
- Hobbs, R.J., S. Arico, J. Aronson, J.S. Baron, P. Bridgewater, V.A. Cramer, P.R. Epstein, J.J. Ewel, C.A. Klink, A.E. Lugo, D. Norton, D. Ojima, D.M. Richardson, E.W. Sanderson, F. Valladares, M. Vilà, R. Zamora y M. Zobel. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15:1-7.
- Imbert, D., P. Labbé y A. Rousteau. 1996. Hurricane damage and forest structure in Guadeloupe, French West Indies. *Journal of Tropical Ecology* 12:663-680.
- Lugo, A.E. 2004. The outcome of alien tree invasions in Puerto Rico. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:265-273.
- Lugo, A.E., C. Domínguez Cristóbal y Noemí Méndez Irizarry. 2005. Efectos del Huracán Georges en el crecimiento de árboles en un bosque secundario en el interior de Puerto Rico. *Acta Científica* 19(1-3):23-40.
- 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 F.N. Scatena. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. *Biotropica* 28:585-599.
- Lugo, A.E. y J.K. Zimmerman. 2002. Ecological life histories. Páginas 191-213 en J. A. Vozzo, editor. *Tropical tree seed manual*. Agriculture Handbook 721. USDA Forest Service, Washington, DC., USA.
- Lugo, A.E., M. Applefield, D.J. Pool y R.B. McDonald. 1983. The impact of hurricane David on the forests of Dominica. *Canadian Journal of Forest Research* 13:201-211.
- Lugo, A.E. y T.J. Brandeis. 2005. A new mix of alien and native species coexist in Puerto Rico's landscapes. Páginas 484-509 en D.F.R.P. Burslem, M.A. Pinard y S.E. Hartley, editors. *Biotic interactions in the tropics: Their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- 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.
- Ostertag, R., W.L. Silver, y A.E. Lugo. 2005. Factors affecting mortality and resistance to damage following hurricanes in a rehabilitated subtropical moist forest. *Biotropica* 37:16-24.
- 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.
- Scatena, F.N. y M.C. Larsen. 1991. Physical aspects of Hurricane Hugo in Puerto Rico. *Biotropica* 23:317-323.
- Tanner, E.V.J., V. Kapos y J.R. Healey. 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica* 23:513-521.
- Wadsworth, F.H. y R.A. Birdsey. 1983. Un nuevo enfoque de los bosques de Puerto Rico. Páginas 2-27 en Puerto Rico Department of Natural Resources ninth symposium on natural resources. Puerto Rico Department of Natural Resources, San Juan, PR.
- Zimmerman, J.K., E.M. Everham-III, R.B. Waide, D.J. Lodge, C.M. Taylor y N.V.L. Brokaw. 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *Journal of Ecology* 82:911-922.