

EL BOSQUE ESTATAL DEL NUEVO MILENIO ANTES Y DESPUÉS DEL HURACÁN GEORGES

Ariel E. Lugo¹, Elena Román Nunci², Maya Quiñones¹, Humfredo Marcano Vega³ e Iván Vicéns¹

¹Instituto Internacional de Dasonomía Tropical
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América
Calle Ceiba 1201, Jardín Botánico Sur, Río Piedras, Puerto Rico 00926-1119

²Departamento de Biología
Universidad de Puerto Rico
Río Piedras, Puerto Rico 00926

³Inventario Forestal y Análisis, Estación Experimental del Sur
Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América
Knoxville, Tennessee

ABSTRACT

We studied changes that occurred between 1997 and 2005 on a secondary wet subtropical urban forest in the University of Puerto Rico's Botanical Garden (Bosque Estatal del Nuevo Milenio). Hurricane Georges passed south of the forest on November 21, 1998 with 127 km/h winds. The study consisted of identifying species in 40 plots of 254 m² each, measuring the diameter at breast height (dbh) and height of the trees and estimating the structural indexes (basal area and tree density, species Importance Value [IV], growth and death rates of trees, and recruitment to the ≥ 4 cm dbh class). The analysis included the topographic position of the plot (draw, ridge, slope, and river valley) and the position of the canopy relative to the sun (dominant, co-dominant, intermediate, and suppressed). The forest had between 53 (2005) and 56 (1997) species per ha and the species with the highest IV in the forest, and in almost all the topographic positions, was *Spathodea campanulata*, an introduced species. This species recruited successfully after the hurricane, which suggests that the recurrence of disturbances will maintain this species in the forest. The rate of recruitment for young trees was similar to mortality in almost all of the topographic positions, suggesting that at 68 years, the forest is balanced with respect to its structural indices. In spite of little floristic variation with the topography, the species and tree density, hurricane effects, and growth rate exhibited significant change ($p \leq .05$) in different topographic positions. Stands in divergent topographic positions and slopes experienced greater mortality and more snapped trees than those in convergent positions and river valley. The largest trees and the most developed structure were observed in convergent positions and river valleys. Hurricane winds affected the larger trees with dominant and co-dominant canopies more in spite of the fact that mortality for suppressed trees was greater. However, this mortality occurred after the hurricane. The hurricane's main structural effect was reduction in the height of trees. Trees of every height class, with the exception of classes between 4 to 8 m, were of less height in 2005 than in 1997. The mortality rate was significantly higher in the divergent topographic position where it exceeded the rate of recruitment. The rates of diameter, basal area, and height growth were low, negative, or zero for most of the trees and topographic positions. However, a significant proportion of the trees grew at rates comparable with the higher rates observed in native forests and plantations in Puerto Rico.

ABSTRACTO

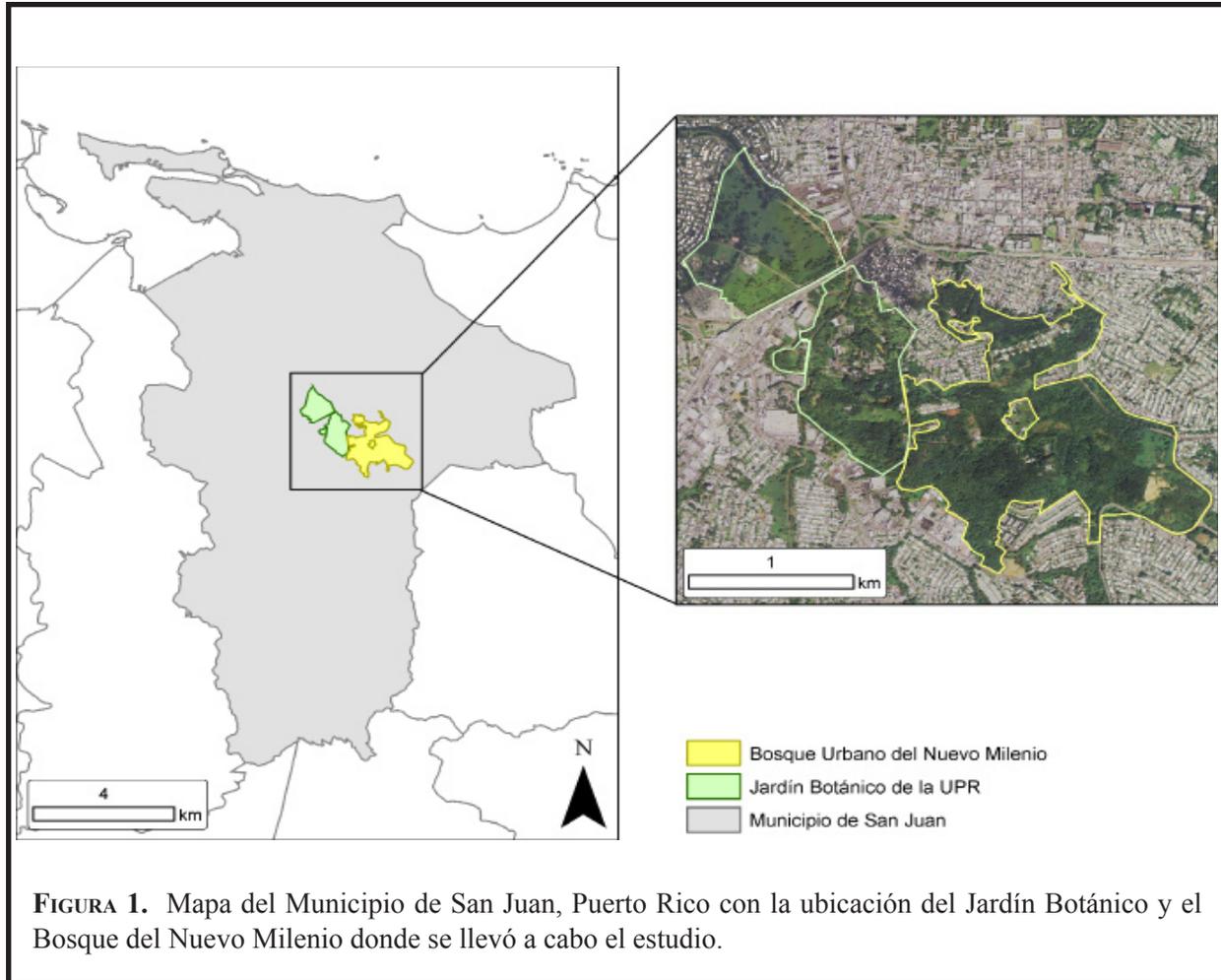
Estudiamos los cambios ocurridos entre el 1997 y el 2005 en un bosque secundario urbano subtropical húmedo en el Jardín Botánico de la Universidad de Puerto Rico (Bosque Estatal del Nuevo Milenio). El huracán Georges pasó al sur del bosque el 21 de noviembre de 1998 con vientos de 127 km/h. El estudio consistió en identificar las especies en 40 parcelas de 254m² cada una, medir los diámetros a la altura del pecho (dap) y altura de los árboles y estimar índices estructurales (área basal y densidad de árboles, Valor de Importancia [VI] de las especies y tasas de crecimiento y mortalidad de árboles y de reclutamiento a la clase ≥ 4 cm dap). El análisis incluyó la posición topográfica de la parcela (convergencia, divergencia, pendiente y valle ribereño) y la posición de la copa de árboles relativos a la luz solar (dominante, codominante, intermedia y suprimida). El bosque tenía entre 53 (2005) a 56 (1997) especies por ha y la especie con el VI más alto en el bosque y en casi todas las posiciones topográficas fue *Spathodea campanulata*, una especie introducida. Esta especie reclutó exitosamente después del huracán, lo cual sugiere que la recurrencia de disturbios la mantendrá en este bosque. La tasa de reclutamiento de árboles jóvenes fue similar a la de mortalidad en casi todas las posiciones topográficas, sugiriendo que a los 68 años el bosque está balanceado con respecto a sus índices estructurales. A pesar de poca variación florística con la posición topográfica, la densidad de árboles y especies, efectos de huracán y tasas de crecimiento exhibieron cambios significativos ($p \leq .05$) en distintas posiciones topográficas. Rodales en las posiciones topográficas de divergencia y pendientes experimentaron más mortalidad y más árboles partidos que aquellos en las posiciones de convergencia y valle ribereño. Los árboles más grandes y la estructura más desarrollada se observaron en las posiciones de convergencia y valle ribereño. Los vientos del huracán afectaron más a los árboles grandes con copas dominantes y codominantes a pesar de que la mortalidad de árboles suprimidos fue la más alta. Sin embargo, esa mortalidad ocurrió después del huracán. El efecto estructural principal del huracán fue la reducción en la altura de los árboles. Árboles en todas las clases de altura, con la excepción de las clases entre 4 a 8m, tenían menos altura en el 2005 que en 1997. La tasa de mortalidad fue significativamente más alta en la posición topográfica de divergencia donde excedió la tasa de reclutamiento. Las tasas de crecimiento en diámetro, área basal y altura fueron bajas, negativas o cero para la mayor parte de los árboles y posiciones topográficas. Sin embargo, una proporción significativa de los árboles crecieron a tasas comparables con las tasas más altas observadas en los bosques nativos y plantaciones en Puerto Rico.

INTRODUCCIÓN

El Bosque Estatal del Nuevo Milenio, ubicado parcialmente en el Jardín Botánico de la Universidad de Puerto Rico en Río Piedras (Fig. 1), es un ejemplo del desarrollo ecológico posible en un contexto urbano cuando el sistema natural tiene el espacio y tiempo para crecer y desarrollarse. Contrario al mogote del Bosque Estatal San Patricio (otro bosque urbano) que se mantuvo bajo cobertura arbórea durante el siglo 20 (Suárez *et al.* 2005), los terrenos que comprenden el Bosque Estatal del Nuevo Milenio se dedicaron a uso agrícola intensivo. Eventualmente los terrenos

agrícolas fueron abandonados y surgió el bosque secundario que nos ocupa en este estudio. Para el 1997, el bosque tenía 49 especies arbóreas por ha con diámetros a la altura del pecho (dap) de hasta 82cm y una alta complejidad estructural (Despiou Batista 1997).

Entre noviembre 21 al 23 del 1998, el huracán Georges pasó sobre el centro de Puerto Rico con extensas lluvias y vientos. Al pasar al sur de Río Piedras el 21, los vientos en San Juan (7 km al norte de Río Piedras) eran de 127 km/h (<http://weather.unisys.com/hurricane/atlantic/1998H/GEORGES/track.dat>). Ese evento nos dio la oportunidad de



expandir el análisis de Despiau Batista (1997) y estudiar el efecto residual del huracán siete años después de su paso por Puerto Rico. Más aún, al remedir las parcelas establecidas por Despiau Batista, podemos estimar las tasas de crecimiento de los árboles de este bosque urbano.

Este estudio pretende contribuir al conocimiento sobre la respuesta de bosques secundarios subtropicales húmedos a los huracanes. Específicamente, exploramos las siguientes preguntas: ¿Cómo varía la estructura del bosque y las tasas de crecimiento con la posición topográfica? ¿Tuvo la posición topográfica algún efecto significativo en la respuesta de la vegetación al huracán? ¿Qué efecto tuvo el huracán sobre las tasas de crecimiento de los árboles? ¿Cómo comparan los índices estructurales

y de crecimiento de este bosque con los de otros bosques secundarios de Puerto Rico?

HISTORIA DE USO DEL LUGAR DE ESTUDIO

Despiau Batista (1997) describe la historia de la actividad humana en el lugar donde se ubica el Bosque Estatal del Nuevo Milenio. A modo de resumen, las tierras donde ubica este bosque eran terrenos de la Estación Experimental Agrícola de la Universidad de Puerto Rico antes de la designación del lugar como Bosque Estatal en el 2003 (Ley Número 206). El uso agrícola de las tierras se remonta al siglo 19 con el cultivo de la caña de azúcar. La Estación Experimental Agrícola de la Universidad de Puerto Rico comenzó a funcionar

en el 1911 con un área de 97.7 ha. Allí, en adición a la caña de azúcar, se experimentó con pastoreo, granjas avícolas, vaquerías, producción de hortalizas y otras actividades agrícolas. En el 1938, se dedicaron 3.9 ha a ensayos forestales con una alta diversidad de especies y el esfuerzo se abandonó en el 1957. Sin embargo en el 1942, un inventario de árboles arrojó un total de 56 especies. El bosque secundario se estableció naturalmente en la región a medida que la actividad agrícola fue abandonada. Despiou Batista (1997) estimó la edad del bosque en 60 años, por lo que el bosque tenía 68 años en el 2005 cuando se estudió por segunda vez.

MÉTODOS

Durante los meses de junio y julio del 1997, Despiou Batista (1997) estableció y estudió 40 parcelas con un área de 254m² cada una. Las parcelas se ubicaron al azar en cuatro posiciones topográficas utilizando los contornos del mapa topográfico del USGS. Las posiciones topográficas fueron zona de divergencia o parte de aguas (*ridge*), zona de convergencia o unión de aguas (*draw*), pendiente (*slope*) y valle ribereño (*river valley*). La elevación sobre el nivel del mar de las parcela varió entre 15 y 65m.

Todos los árboles con un dap (medido a 1.37m) ≥ 4 cm se identificaron a especie, se numeraron, se les midió el dap y altura y se clasificó la copa de acuerdo a su posición. A cada árbol se le asignó un número y se marcaron con una etiqueta de aluminio. El dap se midió con una cinta diamétrica de tela y la altura se midió con un clinómetro. Las copas se clasificaron de acuerdo a los criterios de Dawkins (1956): dominante (toda la copa expuesta a la luz), codominante (el tope de la copa expuesta a la luz), intermedia (la copa bajo la sombra de los dominantes y codominantes, pero recibe luz directa en algún momento) y suprimida (la copa bajo sombra todo el tiempo). La nomenclatura de especies siguió el listado de Molina y Alemañy (1997). El bosque está ubicado en la zona de vida subtropical húmeda de acuerdo al sistema de Holdridge (1967). El sustrato es volcánico donde suelos de la serie Maricao-Los Guineos varían de bien a muy bien drenados (Despiou Batista 1997).

Nuestro estudio consistió en medir entre junio y septiembre del 2005 todos los árboles marcados

en el 1997 por Despiou Batista y cuyos datos originales teníamos disponibles. Aquellos árboles con $dap \geq 4$ cm sin etiqueta o récord en los datos del 1997 se consideraron nuevos reclutas al rodal (*ingrowth*). Los árboles desaparecidos del rodal se consideraron muertos. Además, examinamos la condición de cada árbol para determinar los efectos residuales del paso del huracán Georges. Contamos tallos partidos y árboles inclinados al igual que árboles muertos en pie.

Los datos se utilizaron para calcular los siguientes índices estructurales:

- Área basal de un árbol = πr^2 donde $r = dap/2$.
- Área basal de una parcela o rodal = suma de las áreas basales de todos los árboles de la parcela o rodal/área de la parcela o rodal.
- Área basal de una especie = suma de las áreas basales de todos los árboles de la especie/área muestreada.
- Área basal relativa = área basal de la especie/área basal del rodal o parcela, expresado en porcentaje.
- Densidad de árboles = número de árboles/área de muestreo.
- Densidad de árboles de una especie = número de árboles de la especie/área muestreada.
- Densidad relativa de una especie = densidad de árboles de la especie/densidad de árboles del rodal, expresado en porcentaje.
- Valor de Importancia (VI) de la especie = suma de área basal relativa y densidad relativa, expresado en porcentaje.

Estos índices se calcularon para todo el bosque, para cada especie, para parcelas en distintas posiciones topográficas y para árboles agrupados por tipo de copa. Los índices se calcularon para datos del 1997 y 2005, lo que permitió estimar los cambios que ocurrieron entre esas dos fechas. Además, se construyeron curvas de especies por área de la siguiente manera: se seleccionaron parcelas al azar y se contó el número de especies nuevas que aparecían a medida que se examinaban todas las parcelas. El número de especies acumulativas se relacionó al área cumulativa de las parcelas.

La tasa de mortalidad se estimó dividiendo el número de árboles muertos entre el 1997 y el 2005 por el área de muestreo y el intervalo de tiempo transcurrido. Este cálculo se hizo por parcela y los resultados se expresaron en árboles/ha.año. El porcentaje anual de mortalidad se estimó dividiendo esta tasa de mortalidad entre la densidad inicial de árboles. Las tasas de crecimiento de los árboles identificados en el 1997 y vueltos a medir en el 2005 se estimaron en base al cambio en diámetro, área basal y altura. Estas tasas se estimaron para todos los árboles, por especie, por la posición de la copa y por la posición topográfica. El intervalo de tiempo entre mediciones fue de ocho años.

El crecimiento en diámetro se estimó utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{crecimiento en cm/año} = (D_2 - D_1)/(t_2 - t_1)$$

donde D es el dap (cm) en dos fechas consecutivas (t_1 y t_2), expresando el intervalo entre mediciones en años.

El crecimiento en área basal se estimó 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. El crecimiento en área basal del bosque se estimó sumando las áreas basales de todos los árboles para las medidas del 1997 y 2005. El crecimiento es igual a la diferencia en área basal del bosque entre el 2005 y 1997 dividida por el intervalo de tiempo entre mediciones. El resultado se expresó en m²/ha.año.

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) expresando el intervalo entre mediciones en años.

Con el programa de Microsoft Excel para MacIntosh versión 11.3.3 se hicieron análisis estadísticos descriptivos y se compararon los promedios con la prueba ANOVA de un factor a $p \leq .05$. Cuando la prueba de ANOVA indica diferencias significativas se llevó a cabo la prueba

de t asumiendo varianzas no similares y utilizando $p \leq .05$ para indicar significancia.

RESULTADOS

Riqueza y Valor de Importancia de Especies

La curva de especie/área (Fig. 2) se estabilizó con un muestreo de 0.8 ha y refleja entre 53 y 56 especies por ha para el 2005 y 1997, respectivamente. En las posiciones de pendiente y divergencia encontramos más especies arbóreas por unidad de área muestreada que en las posiciones de valle ribereño y convergencia (Tabla 1). En el 2005, el número de especies por parcela (densidad de especies) aumentó, mientras que el número de especies por posición topográfica tendió a disminuir.

Los VI de las especies más importantes (Tabla 1) reflejan valores más altos en el valle ribereño donde la especie más importante fue *S. campanulata* con un VI de 44 por ciento en el 1997. En esa posición encontramos tres especies (*Hura crepitans*, *Terminalia catappa* y *Guarea guidonia*) con VI > 10 por ciento. La posición de convergencia también exhibe alto VI para la especie más importante. Los VI más altos en las posiciones de pendiente y divergencia son más bajos en comparación con los de las posiciones de convergencia y valle ribereño. *Spathodea campanulata* fue la especie más importante en casi todas las posiciones topográficas y en todo el bosque. Las dos excepciones fueron en el 1997 en la posición de divergencia y en el 2005 en la posición de pendiente. *Tabebuia heterophylla* e *Hymenaea courbaril* fueron las especies más importantes, respectivamente, pero *S. campanulata* fue segunda en ambos lugares. Los VI de las especies más importantes disminuyeron en todos los rodales entre el 1997 y 2005 excepto en la posición de convergencia donde se mantuvieron iguales. Para todo el bosque, *S. campanulata* fue la especie con el VI más alto con valores de 32.9 y 26.7 para los años 1997 y 2005 respectivamente. Esos valores bajan a 26.7 y 20.9, respectivamente, si se incluye la frecuencia relativa en el VI. Sin embargo, la posición de *S. campanulata* y el orden de las otras especies no cambian.

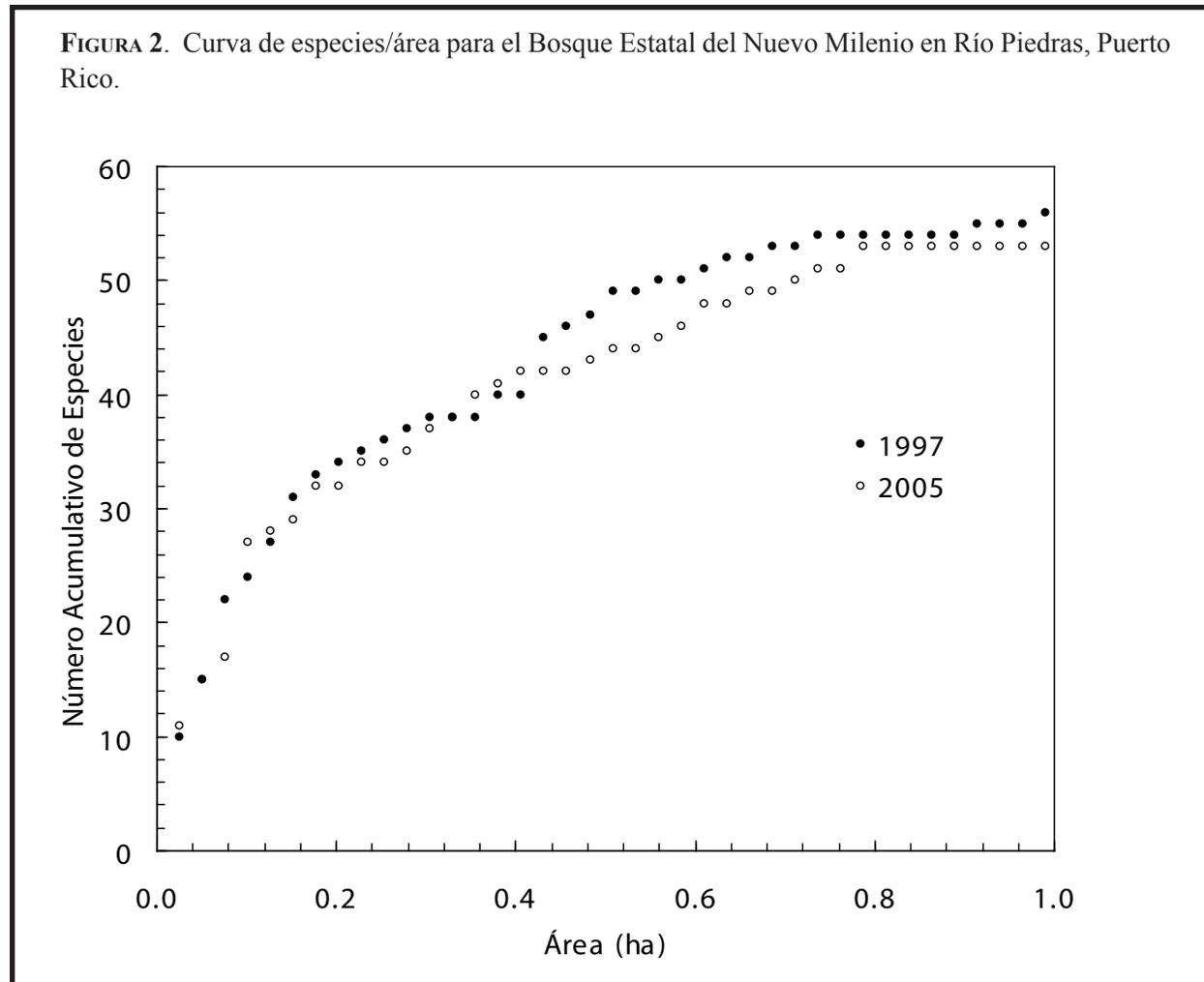


TABLA 1. Densidad de tallos, área basal, número de especies y Valor de Importancia de la especie dominante en dos fechas de muestreo en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Los datos corresponden a árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 4 cm. El área de muestreo expresada en ha fue 0.2545, 0.2290, 0.2545, 0.2799 y 1.0 para valle ribereño, pendiente, divergencia, convergencia y todo el bosque, respectivamente. Cada parcela tenía un área de 254m². El texto reporta resultados del análisis estadístico de esta tabla.

Posición Topográfica	Densidad (tallos/ha)		Área Basal (m ² /ha)		Especies por Parcela		Número de Especies		Valor de Importancia (%)	
	1997	2005	1997	2005	1997	2005	1997	2005	1997	2005
Valle Ribereño	1316	1246	38.1	38.1	6.8	7.1	26	26	44.4	38.3
Pendiente	2208	1819	33.4	26.8	10.6	10.9	34	28	28.6	14.2
Divergencia	2330	1961	25.8	26.8	8.5	9.3	32	33	25.9	21.8
Convergencia	1393	1362	27.4	25.1	7.8	7.4	29	25	37.2	38.9
Todo el bosque	1808	1562	30.8	28.6	-	-	56	53	32.9	26.7

Estructura del Bosque

La densidad de árboles más alta se midió en el 1997 en la posición topográfica de divergencia seguido por las posiciones de pendiente, convergencia y valle ribereño (Tabla 1). El valle ribereño exhibió el área basal más alta y la posición de divergencia y convergencia las más bajas en el 1997. En el 2005, hubo reducciones en densidad de tallos y área basal en todos los rodales, menos en el valle ribereño que mantuvo su área basal original. Los cambios no fueron significativos.

La clase diamétrica de 5 a 10 cm dap era la clase más común en el bosque en el 1997 y 2005 (Fig. 3a). Con la excepción de la clase de 4 a 5cm, todas las clases diamétricas aumentaron en el 2005 en proporción a los valores en el 1997. En contraste, la distribución de áreas basales fue más uniforme en el bosque (Fig. 3b) con la clase de 30 a 60 cm² siendo la más común. Para el 2005, el área basal de los árboles pequeños disminuyó y la de los árboles más grandes aumentó.

Los árboles entre > 4 y 10 m de altura fueron los más comunes en el bosque (Fig. 3c). En el 2005 hubo reducciones significativas en las alturas de los árboles más grandes mientras que los árboles entre >2 y 6 m aumentaron en abundancia. Las tendencias en la distribución de diámetro, área basal y altura (Fig. 3) se reflejan en las estadísticas descriptivas para todos los árboles combinados (Tabla 2). La moda y la media reflejan la preponderancia de árboles de poco tamaño relativo al promedio del bosque y la alta amplitud en el tamaño de los árboles medidos. Esa amplitud de valores se refleja también cuando los árboles se clasifican de acuerdo a la ubicación de su copa (Fig. 4). Se observa una relación lineal negativa y significativa en el dap (Fig. 4a), área basal (Fig. 4b) y altura (Fig. 4c) de los árboles con la ubicación de la copa. Los árboles más grandes son los dominantes, seguidos en orden por los codominantes, intermedios y suprimidos. Aunque las diferencias entre los cuatro grupos de copa es significativa, las diferencias entre el 1997 y 2005 no lo fueron, excepto en los árboles suprimidos con dimensiones más pequeñas en el 2005. Los cambios entre el 1997 y 2005 en las dimensiones promedio, media y moda de todos los árboles combinados (Tabla 2) reflejaron pérdidas en

altura y poco (promedio y media) o ningún (moda) crecimiento en diámetro y área basal.

Mortalidad, Árboles Muertos en Pie y Reclutamiento de Árboles

La tasa de mortalidad varió entre 40 y 110 árboles/ha.año y fue mayor en la posición de divergencia (Fig. 5). Al expresar los datos de mortalidad en porciento de árboles vivos en el 1997, encontramos una mortalidad de 3.8 para todo el bosque y 3.7, 3.2, 4.6, 3.2 y 3.8 para las posiciones de valle ribereño, pendiente, divergencia y convergencia respectivamente. Si la mortalidad se expresa en porciento de área basal por año, el valor para todo el bosque fue de 3.6 y 3.9, 2.8, 3.4, y 4.1 para las posiciones de valle ribereño, pendiente, divergencia y convergencia respectivamente. Las tasas de reclutamiento fueron menores a la mortalidad en términos absolutos, pero sólo fueron significativamente distintas a la tasa de mortalidad en la posición de divergencia (Fig. 5).

Los árboles muertos en pie en el 2005 eran (en promedio) de 10.2cm de dap, 8.2m de altura y una densidad de 550 tallos/ha correspondiente a un área basal de 8.9 m²/ha (Tabla 3). La mayor parte de estos árboles eran árboles suprimidos, que a pesar de ser pequeños, tenían una alta densidad de tallos. Estos árboles suprimidos se encontraban principalmente en las posiciones de divergencia y pendiente. Los árboles muertos más grandes se encontraron en las posiciones de valle ribereño y convergencia. Identificamos 37 especies con individuos muertos en pie y de esas, 15 tenían más de 5 individuos muertos en pie (Tabla 3). Las especies con mayor número de árboles muertos en pie fueron *S. campanulata* y *T. heterophylla*, aunque los árboles más grandes correspondieron a *T. catappa*.

Los árboles que ingresaron a la clase diamétrica ≥ 4 cm entre el 1997 y 2005 tenían en promedio un dap de 6.5 cm, altura de 6 m y una densidad de 398 tallos/ha correspondiente a un área basal de 1.6 m²/ha (Tabla 4). La mayor parte de estos árboles aún no habían llegado al dosel del bosque y sus copas estaban suprimidas. Predominan en las posiciones de pendiente y divergencia. Encontramos 34 especies con individuos que ingresaron al rodal

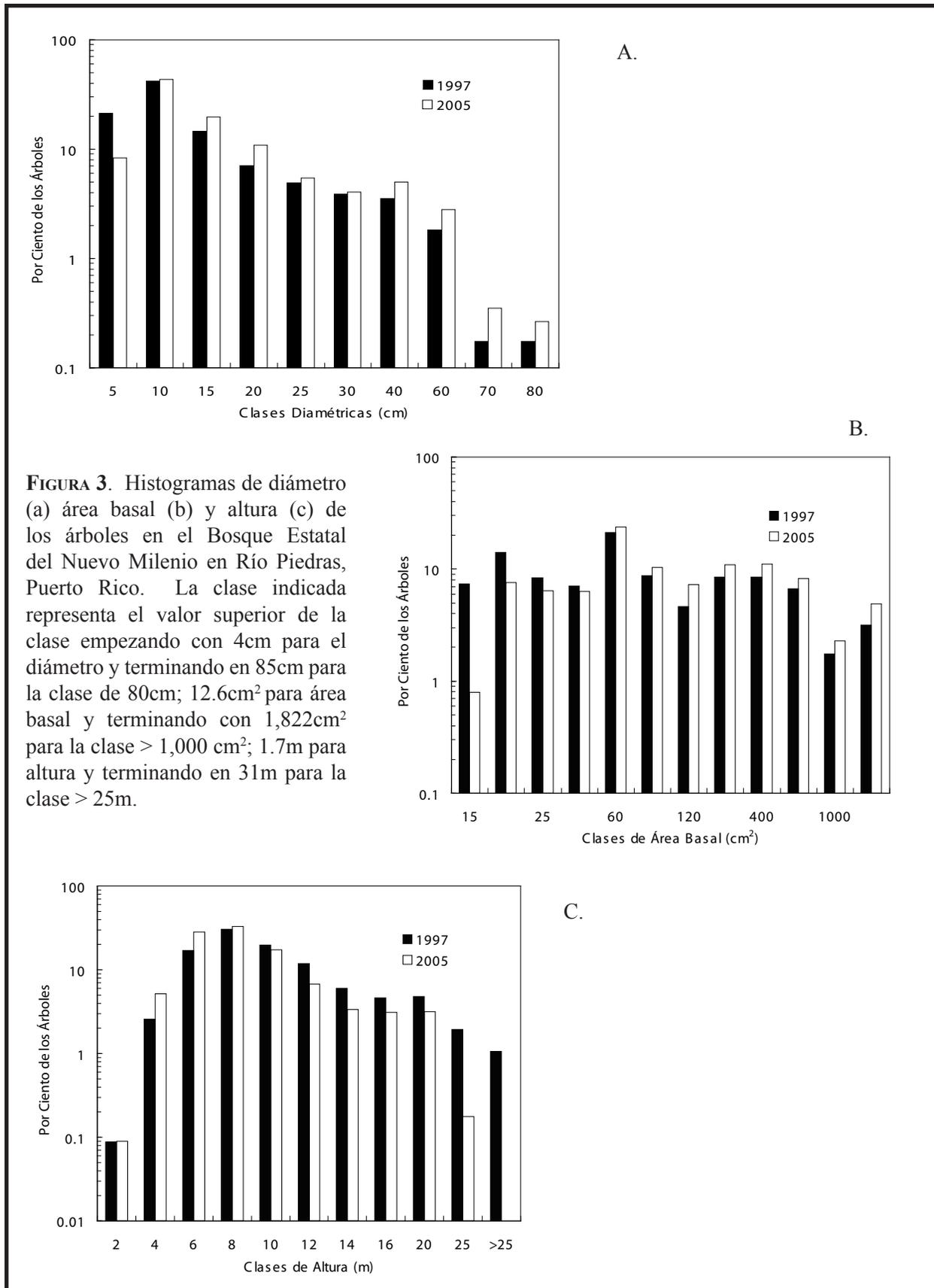


FIGURA 3. Histogramas de diámetro (a) área basal (b) y altura (c) de los árboles en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. La clase indicada representa el valor superior de la clase empezando con 4cm para el diámetro y terminando en 85cm para la clase de 80cm; 12.6cm² para área basal y terminando con 1,822cm² para la clase > 1,000 cm²; 1.7m para altura y terminando en 31m para la clase > 25m.

FIGURA 4. Diámetro a la altura del pecho (a), área basal (b) y altura (c) de árboles dominantes (D), codominantes (CD), intermedios (I) y suprimidos (S) en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Se presenta el promedio y el correspondiente nivel de confianza (95 por ciento). El diámetro mínimo de medición fue de 4 cm.

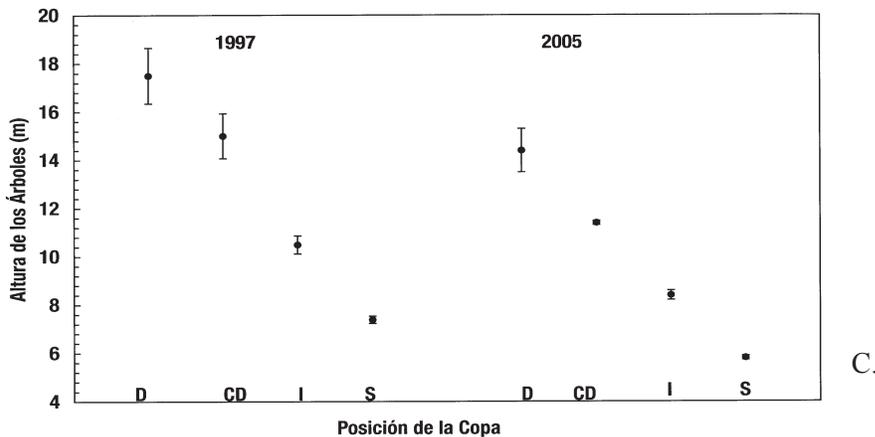
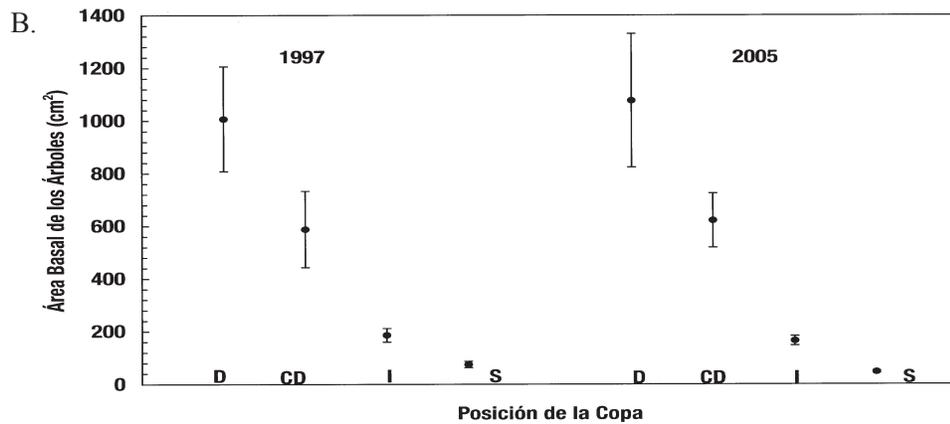
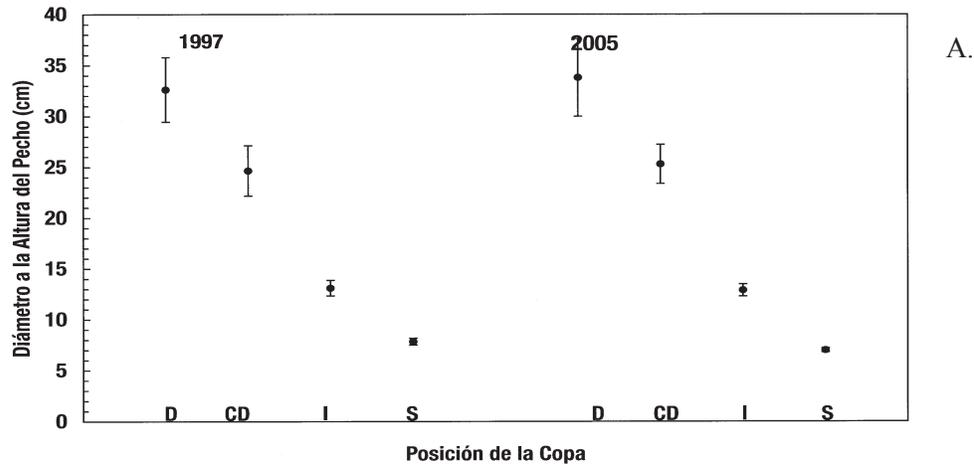
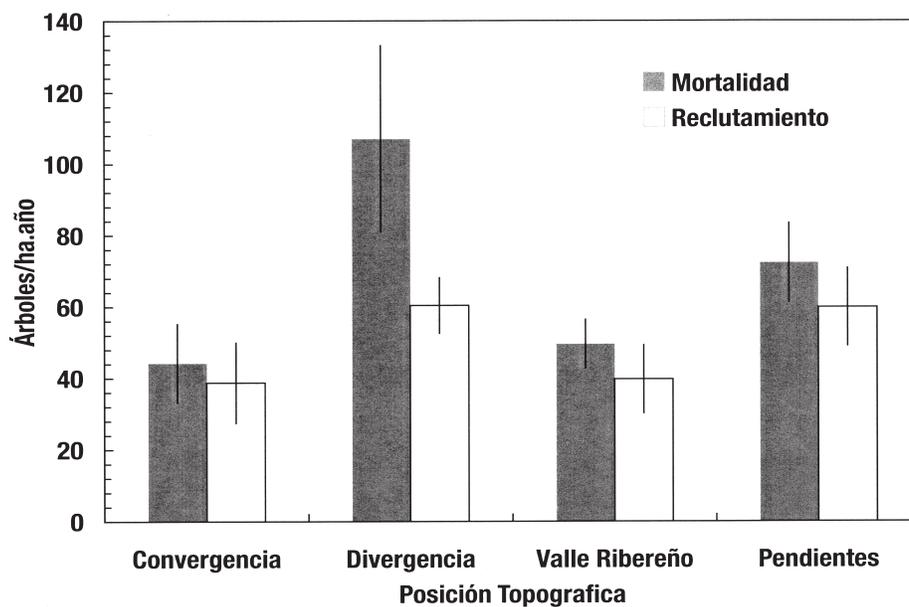


TABLA 2. Promedio, media y moda del diámetro a la altura del pecho (dap), área basal (AB), altura y sus respectivas tasas de crecimiento anual e indicadores estadísticos para los árboles vivos en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Algunos valores fueron redondeados.

Parámetro estadístico	Dimensiones de los Árboles						Crecimiento		
	Dap (cm)		AB (cm ²)		Altura (m)		Dap (cm)	AB (cm ²)	Altura (m)
	1997	2005	1997	2005	1997	2005			
Promedio	11.4	13.6	176.5	234.8	9.2	8.1	0.27	7.3	-0.15
Error estándar	0.3	0.3	11.4	13.8	0.1	0.1	0.01	0.7	0.01
Media	7.7	9.7	46.5	73.9	8	7	0.14	1.8	-0.12
Moda	4.9	6.3	13.8	31.2	7	7	0	0	-0.13
Amplitud de los valores	78	81	5305	5659	29	20	8.2	590	4
Tamaño de la muestra (n)	1139	1139	1139	1139	1131	1130	1139	1139	1125
Valor más alto	82.3	85	5317	5672	30.7	22	6.6	527	2.5
Valor más bajo	4	4	12.6	12.6	1.7	2	-1.6	-63.0	-1.9
Coefficiente de Variación (%)	84	79	218	198	47	40	165	306	257
Nivel de confianza (95.0%)	0.56	0.62	22.3	27.0	0.3	0.19	0.03	1.3	0.02

FIGURA 5. Tasas promedio de mortalidad y reclutamiento de acuerdo a la posición topográfica en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Las líneas verticales representan el error estándar y el tamaño de la muestra fue: 9 para la topografía de convergencia y 10 para las otras tres.



entre el 1997 y el 2005. De esos, 16 tenían más de 5 individuos (Tabla 4). *Hura crepitans* e *H. courbaril* fueron las especies con los árboles más grandes con copas intermedias, mientras que *S. campanulata* y *Guarea guidonia* tenían las densidades mayores.

Efectos del Huracán

No encontramos árboles partidos o inclinados o con otro efecto del huracán en 21 de las 40 parcelas que se muestrearon. Para las parcelas donde se observaron efectos del huracán, la mayoría de los árboles impactados estaban partidos (Tabla 5). Los árboles afectados por el huracán eran árboles grandes en término del dap y la altura (Tabla 6).

Crecimiento de Árboles

Las tasas de crecimiento promedio en diámetro y área basal (Tabla 7) fueron más altas en los árboles dominantes, seguido por los codominantes. Los árboles en el valle ribereño crecieron más rápido que los árboles en todas las otras posiciones topográficas. Las tasas de crecimiento en diámetro y área basal más frecuentes fueron los árboles que no crecieron o crecieron muy poco (Fig. 6 a y b). Sin embargo, alrededor del 15 por ciento de los árboles exhibieron tasas de crecimiento altas (0.5 a 6.6cm/año y 10 a 527 cm²/año).

No importa cómo se estimara el promedio de crecimiento, la mayoría de los estimados para el cambio en altura fueron negativos con los valores más negativos en el valle ribereño y los árboles con copas dominantes (Tabla 7). Cincuenta y tres por ciento de los árboles perdieron altura, 15.5 por ciento no cambiaron en altura y el resto exhibió un aumento en altura entre el 1997 y 2005 (Fig. 6c). Una minoría de los árboles (8.4 por ciento) crecieron a una tasa de sobre 0.5 m/año.

El crecimiento en diámetro y área basal por especie reflejó una variación de hasta tres órdenes de magnitud (Fig. 6 a y b) con *Albizia procera* y *T. catappa* exhibiendo las tasas de crecimiento más altas. Sin embargo, el crecimiento en altura por especie tuvo menos variación, con la mayoría de las especies perdiendo altura o quedando igual (Fig. 7 c). Entre las cuatro especies más importantes del bosque, se observó más variación de crecimiento

en diámetro y área basal en los árboles con copas dominantes y codominantes comparado con los árboles con copas intermedias y suprimidas (Fig. 8). *Guarea guidonia* y *S. campanulata* exhibieron las tasas de crecimiento más altas entre las copas dominantes y codominantes tanto en términos de crecimiento en diámetro como en área basal (Fig. 8 a y b). *Tabebuia heterophylla* creció a tasas más bajas en todas las posiciones de copa, mientras que *Casearia guianensis* exhibió tasas de crecimiento intermedias entre las cuatro especies. La pérdida de altura en las especies con copas dominantes y codominantes exhibió una alta variabilidad, mientras que las copas suprimidas exhibieron la variabilidad menor en la pérdida de altura (Fig. 8 c). *Casearia guianensis* tuvo un leve aumento en altura y poca variabilidad en sus árboles dominantes.

DISCUSIÓN

En su estudio del Bosque Estatal del Nuevo Milenio Despiau Batista (1997) concluyó que la distribución de especies en el bosque no estaba influenciada por la posición topográfica. El basó su conclusión en los altos índices de similitud de Sørensen. Por ejemplo, entre pendiente y divergencia la similitud fue de 75 por ciento, entre pendiente y convergencia 70 por ciento, entre convergencia y valle ribereño 67 por ciento, entre convergencia y divergencia 64 por ciento y entre valle ribereño y divergencia 53 por ciento. Un análisis de varianza (ANOVA) indicó que el índice de diversidad de Shannon-Weiner tampoco reflejaba diferencias entre distintas posiciones topográficas en el bosque, aunque el índice de Morisita reflejó que las especies estaban agrupadas por posición topográfica con índices altos para especies en la posición de pendiente. A pesar de variaciones en el número de especies por posición topográfica, Despiau Batista sugirió que el historial de uso agrícola de terrenos es responsable por los altos índices de similitud florística ya que el bosque aún se encontraba en sucesión activa luego del abandono en los usos agrícolas. Eso explica por ejemplo, el alto VI de *S. campanulata*.

A nuestro juicio, la conclusión de Despiau Batista no aplica a la diferenciación florística entre rodales en valle ribereño y pendiente, donde el

TABLA 3. Características de los árboles muertos en pie en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras Puerto Rico. Los datos corresponden al 2005 para árboles con diámetro a la altura al nivel del pecho (dap) \geq 4cm. El error estándar del promedio está en paréntesis y n es el tamaño de la muestra. El área basal es AB. Valores no suman al total del bosque debido al redondeo, porque las copas de cinco árboles no fueron clasificadas, porque sólo se reportan especies con 5 o más árboles muertos o porque los datos de posición topográfica se basan en el área de la posición topográfica particular y el resto en el área total de muestreo. Los datos de las especies se presentan en orden descendiente del diámetro de los árboles.

Categoría	Por Árbol				Por Área	
	Dap (cm)	AB (cm ²)	Altura (m)	n	Densidad (tallos/ha)	AB (m ² /ha)
Todo el bosque	10.2 (0.4)	161 (20)	8.2 (0.2)	560	550	8.9
	Posición de la Copa					
Dominante	30.0 (3.0)	840 (150)	16.7 (1.1)	20	20	1.7
Codominante	29.3 (4.3)	935 (300)	16.4 (1.1)	19	19	1.7
Intermedio	11.7 (0.8)	166 (34)	10.0 (0.4)	105	103	1.7
Suprimido	7.6 (0.3)	76 (14)	6.9 (0.1)	411	403	3.1
	Posición Topográfica					
Valle ribereño	13.7 (1.4)	300 (72)	9.1 (0.5)	100	393	11.8
Pendiente	9.6 (0.7)	135 (29)	7.7 (0.3)	159	568	7.6
Divergencia	8.4 (0.4)	83 (11)	7.7 (0.2)	219	860	7.1
Convergencia	11.8 (1.5)	253 (77)	9.1 (0.6)	82	358	9.0
	Especies					
<i>Terminalia catappa</i> *	23.5 (8.3)	708 (476)	15.4 (3.3)	6	6	0.4
<i>Spathodea campanulata</i> *	16.1 (1.2)	334 (48)	10.5 (0.5)	120	119	3.9
<i>Hura crepitans</i>	15.4 (4.7)	449 (323)	8.3 (0.9)	16	16	0.7
<i>Schefflera morototoni</i>	13.5 (1.5)	191 (42)	12.1 (0.8)	30	29	0.6
<i>Swietenia macrophylla</i> *	11.5 (3.4)	160 (95)	10.4 (2.6)	7	7	0.1
<i>Albizia procera</i> *	11.3 (3.4)	155 (98)	10.5 (1.0)	7	7	0.1
<i>Ocotea leucoxydon</i>	10.8 (5.0)	363 (333)	6.3 (0.5)	15	15	0.5
<i>Eugenia jambos</i> *	8.5 (1.2)	83 (29)	5.9 (0.4)	23	23	0.2
<i>Tabebuia heterophylla</i>	7.9 (0.5)	74 (22)	7.7 (0.2)	140	138	1.0
<i>Inga laurina</i>	7.3 (1.1)	48 (15)	6.7 (0.8)	7	7	0.0
<i>Guarea guidonia</i>	7.1 (1.0)	61 (27)	5.9 (0.4)	26	26	0.2
<i>Foramea occidentalis</i>	5.7 (0.4)	26 (3)	7.0 (0.6)	6	6	0.0
<i>Casearia sylvestris</i>	5.6 (0.2)	26 (2)	6.1 (0.2)	62	61	0.2
<i>Casearia guianensis</i>	5.6 (0.2)	26 (2)	6.7 (0.3)	47	46	0.1
<i>Casearia decandra</i>	4.6 (0.4)	17 (3)	6.5 (0.9)	5	5	0.0

*Especie introducida

TABLA 4. Características de los árboles que para el 2005 ingresaron a la clase diamétrica a la altura del pecho (dap) \geq 4cm en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. El error estándar del promedio está en paréntesis y n es el tamaño de la muestra. El área basal es AB. Valores no suman al total del bosque debido al redondeo, porque las copas de cinco árboles no fueron clasificadas, porque sólo se reportan especies con 5 o más árboles nuevos o porque los datos de posición topográfica se basan en el área de la posición topográfica particular y el resto en el área total de muestreo.

Categoría	Por Árbol			Por Área		
	Dap (cm)	AB (cm ²)	Altura (m)	n	Densidad (tallos/ha)	AB (m ² /ha)
Todo el bosque	6.5 (0.2)	41 (3)	6.0 (0.1)	405	398	1.6
	Posición Topográfica					
Valle ribereño	7.0 (0.3)	44 (5)	5.8 (0.2)	81	318	1.4
Pendiente	6.5 (0.4)	48 (9)	6.0 (0.1)	129	461	2.2
Divergencia	6.2 (0.2)		5.8 (0.1)	124	487	1.7
Convergencia	6.6 (0.3)		6.3 (0.2)	71	310	1.2
	Especies					
<i>Hura crepitans</i>	10.6 (1.9)	119 (40)	6.5 (0.6)	12	12	0.1
<i>Hymenaea courbaril</i>	8.8 (3.2)	118 (92)	7.2 (0.5)	8	8	0.1
<i>Spathodea campanulata*</i>	7.6 (0.5)	56 (10)	6.0 (0.2)	69	68	0.4
<i>Phoebe elongata</i>	7.4 (1.1)	47 (14)	6.9 (0.7)	5	5	0.0
<i>Schefflera morototoni</i>	7.3 (0.7)	46 (9)	6.7 (0.4)	12	12	0.1
<i>Guarea guidonia</i>	6.8 (0.4)	42 (6)	6.1 (0.2)	54	53	0.2
<i>Inga fagifolia</i>	6.7 (0.9)	43 (15)	5.8 (0.4)	15	15	0.1
<i>Myrcia splendens</i>	6.3 (0.9)	34 (9)	5.9 (0.2)	5	5	0.0
<i>Eugenia jambos*</i>	6.2 (0.5)	36 (6)	5.9 (0.2)	31	30	0.1
<i>Swietenia macrophylla*</i>	5.8 (0.7)	30 (10)	5.5 (0.1)	10	10	0.0
<i>Chrysalidocarpus lutescens</i>	5.7 (0.2)	26 (2)	4.8 (0.2)	13	13	0.0
<i>Ocotea leucoxyton</i>	5.4 (0.1)	23 (1)	5.5 (0.1)	50	49	0.1
<i>Casearia sylvestris</i>	5.2 (0.4)	21 (4)	5.0 (0.5)	6	6	0.0
<i>Casearia guianensis</i>	5.2 (0.1)	22 (1)	5.8 (0.1)	50	49	0.1
<i>Faramea occidentalis</i>	5.1 (0.1)	21 (1)	5.8 (0.5)	25	25	0.1
<i>Chrysophyllum argenteum</i>	4.9 (0.2)	19 (1)	6.1 (0.4)	7	7	0.0

*Los datos de las especies se presentan en orden descendiente del diámetro de los árboles.

TABLA 5. Densidad promedio (árboles/ha) y sus indicadores estadísticos de variación para árboles con efectos visibles del huracán Georges en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Los datos están basados en 19 de 40 parcelas en el bosque, se coleccionaron en el 2005 e incluyen árboles con diámetro a la altura del pecho \geq 4cm.

	Partidos	Inclinados	Algún Otro Daño	Total Afectados
Promedio	108	33	4	145
Error estándar	18	11	3	21
Media	79	0	0	118
Moda	39	0	0	79
Amplitud de los valores	315	157	39	276
Valor más bajo	0	0	0	39
Valor más alto	315	157	39	315
Nivel de confianza (95.0%)	38	23	6	44

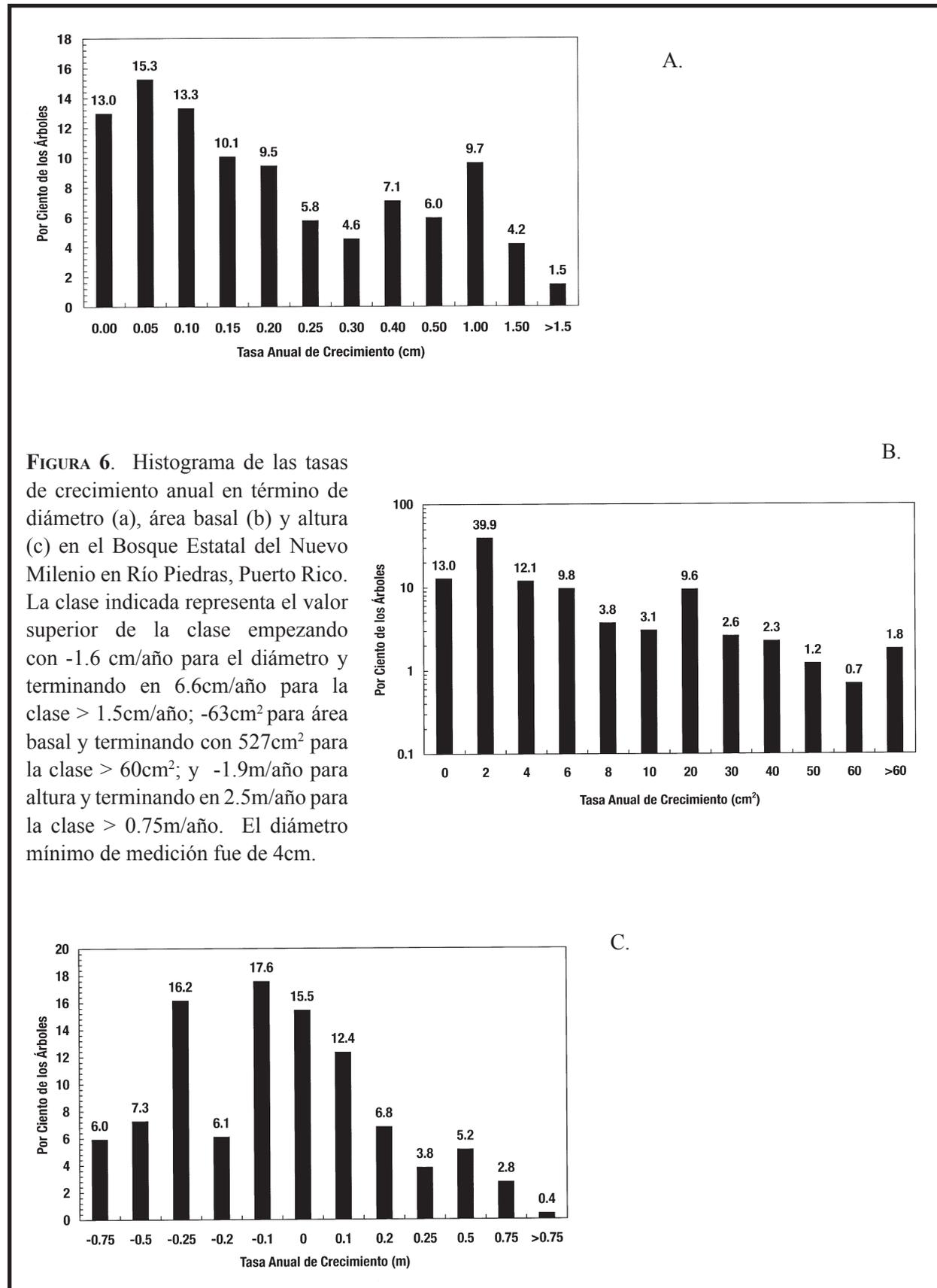


FIGURA 6. Histograma de las tasas de crecimiento anual en término de diámetro (a), área basal (b) y altura (c) en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. La clase indicada representa el valor superior de la clase empezando con -1.6 cm/año para el diámetro y terminando en 6.6cm/año para la clase > 1.5cm/año; -63cm² para área basal y terminando con 527cm² para la clase > 60cm²; y -1.9m/año para altura y terminando en 2.5m/año para la clase > 0.75m/año. El diámetro mínimo de medición fue de 4cm.

TABLA 6. Características de los árboles afectados por el huracán Georges en el Bosque Estatal Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Los datos están basados en el número de parcelas (n) donde se observaron los efectos.

	Partidos	Inclinados	Algún Otro Daño
	Diámetro a la Altura del Pecho (cm)		
Promedio	16.4	17.5	20.5
Error estándar	2.2	3.1	9.5
Media	17.5	19.7	20.5
Amplitud de los valores	35.6	27.1	18.9
Valor más bajo	6.1	6.4	11
Valor más alto	41.7	33.5	29.9
Tamaño de la muestra (n)	17	9	2
Nivel de confianza (95.0%)	4.6	7.2	120.0
	Altura (m)		
Promedio	7.2	9.4	8.5
Error estándar	0.5	2.1	1.5
Media	7.1	8	8.5
Amplitud de los valores	6.5	20.5	3
Valor más bajo	4.5	5.5	7
Valor más alto	11	26	10
Tamaño de la muestra (n)	17	9	2
Nivel de confianza (95.0%)	1.1	4.9	19.1

TABLA 7. Tasas de crecimiento de los árboles en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Los resultados se presentan de acuerdo a distintos criterios de análisis. El error estándar, seguido por el número de observaciones, está en paréntesis.

Criterio de Análisis	Diámetro (cm)	Crecimiento Anual Área Basal (cm²)	Altura (m)
	Posición topográfica		
Valle ribereño	0.41 (0.04, 232)	14.3 (2.8, 232)	-0.26 (0.03, 230)
Pendiente	0.20 (0.02, 318)	5.0 (0.8, 318)	-0.05 (0.02, 308)
Divergencia	0.24 (0.02, 352)	5.4 (0.6, 352)	-0.12 (0.02, 351)
Convergencia	0.25 (0.02, 237)	6.3 (0.8, 237)	-0.21 (0.03, 236)
	Posición de la Copa		
Dominante	0.48 (0.12, 60)	29.0 (9.1, 60)	-0.43 (0.08, 58)
Codominante	0.36 (0.05, 292)	16.5 (2.9, 67)	-0.35 (0.08, 64)
Intermedia	0.30 (0.02, 712)	8.3 (1.0, 292)	-0.21 (0.03, 289)
Suprimida	0.22 (0.01, 712)	3.9 (0.4, 712)	-0.08 (0.01, 712)
	Por Parcela		
Parcelas	0.30 (0.02, 39)	8.4 (1.0, 39)	-0.15 (0.03, 39)
	Todos los Árboles		
Todos los árboles	0.27 (0.01, 1139)	7.3 (0.7, 1139)	-0.15 (0.01, 1125)

FIGURA 7. Crecimiento anual en diámetro (a), área basal (b) y altura (c) para especies arbóreas en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Las líneas verticales corresponden al error estándar del promedio y el número de individuos esta en paréntesis después del nombre de la especie. El diámetro mínimo de medición fue de 4cm. La caoba híbrida es *Swietenia macrophylla* x *S. mahagoni*.

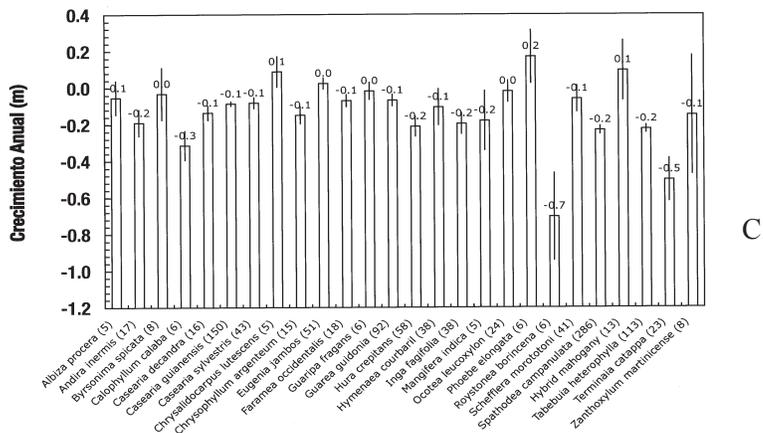
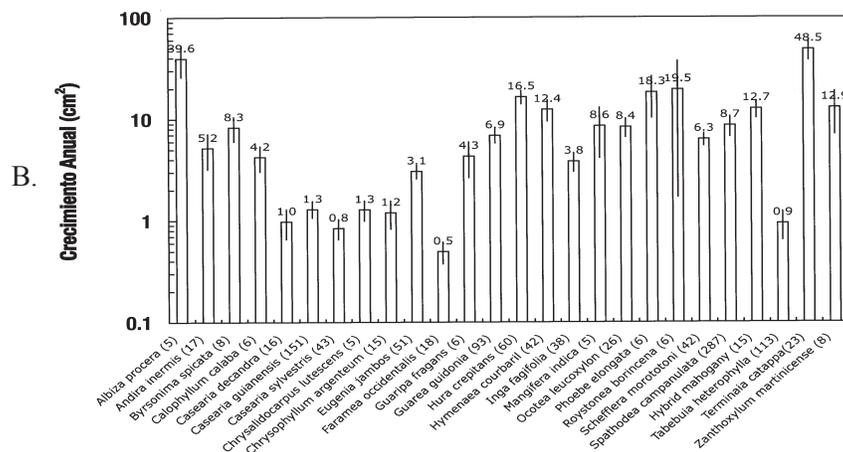
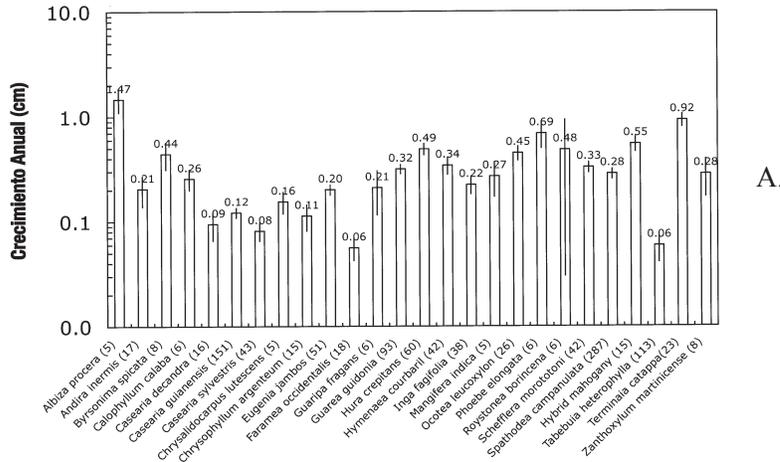
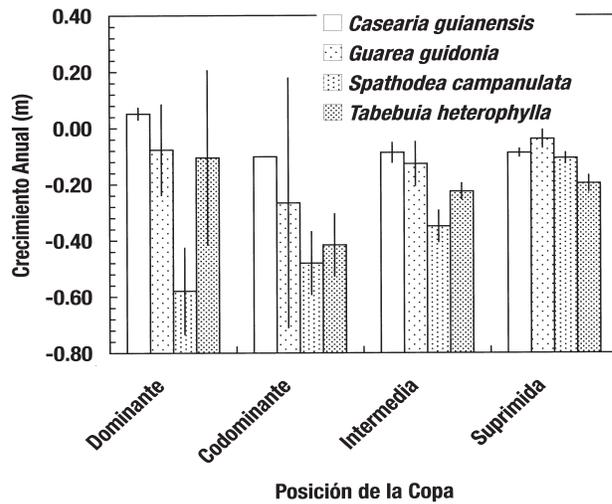
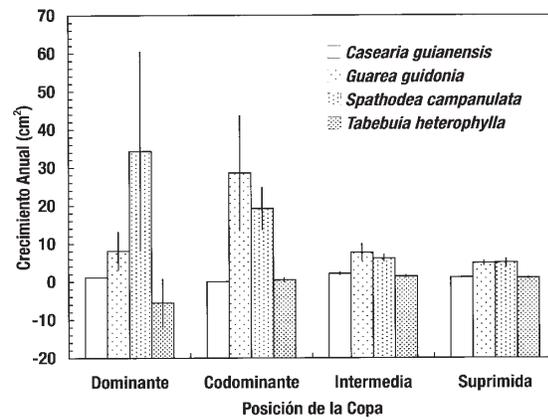
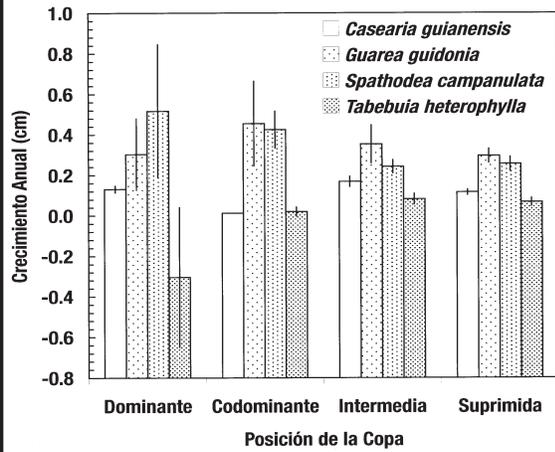


FIGURA 8. Crecimiento anual en diámetro (a), área basal (b) y altura (c) para cuatro especies arbóreas de acuerdo a la posición de sus copas en el Bosque Estatal del Nuevo Milenio en Río Piedras, Puerto Rico. Las líneas verticales corresponden al error estándar del promedio. El número de observaciones en el orden dominante, codominante, intermedia y suprimida es: *Casearia guianensis*: 2, 5, 19, 129; *Guarea guidonia*: 4, 5, 18, 66; *Spathodea campanulata*: 20, 22, 71, 171; *Tabebuia heterophylla*: 3, 10, 43, 57. El diámetro mínimo de medición fue de 4 cm.



índice de Sørensen fue de sólo 27 por ciento. Más aún, el análisis de Despiou Batista no incluyó otros aspectos de la estructura del bosque que enfocamos aquí. Primero exploramos la influencia de la topografía sobre la estructura y densidad de especies del bosque, luego discutimos los cambios en estructura y crecimiento atribuibles al huracán Georges y finalmente comparamos el Bosque Estatal del Nuevo Milenio con otros bosques en Puerto Rico.

Variación Estructural del Bosque

La posición topográfica tiene influencia sobre la densidad de árboles y especies en el Bosque del Nuevo Milenio ya que encontramos diferencias significativas en densidad de árboles y número de especies por parcela entre algunas posiciones topográficas durante los muestreos del 1997 y 2005 (Tabla 1). Por ejemplo, las diferencias en densidad de árboles entre el valle ribereño y divergencia ($p = .02$), valle ribereño y pendiente ($p = .01$) y convergencia y pendiente ($p = .05$), fueron significativas al mismo nivel de p tanto en el 1997 y como en el 2005. Las diferencias en el número de especies por parcela fueron significativas en el 1997 entre pendiente y divergencia ($p = .00$) y pendiente y valle ribereño ($p = .00$). En el 2005 las diferencias significativas fueron entre pendiente y convergencia ($p = .00$) y pendiente y valle ribereño ($p = .00$).

Aparentemente las posiciones de pendiente y divergencia son similares entre si, como lo son las posiciones de convergencia y valle ribereño. Esto se explica por las condiciones hídricas más favorables en las zonas bajas de los valles y de convergencia. Estas posiciones topográficas tienen los árboles más grandes, densidades arbóreas más bajas, menos especies por unidad de área y VI más altos para las especies dominantes. Por otro lado, las posiciones de divergencia y pendiente están más expuestas a los efectos del huracán como veremos adelante.

Efectos del y Respuestas al Huracán Georges

Siete años después del paso del huracán Georges, el bosque reflejaba efectos del evento, pero la magnitud del efecto no fue muy grande

sobre el bosque en general. Por ejemplo, en el 53 por ciento de las parcelas los árboles no reflejaban efectos estructurales del huracán. Sin embargo, en algunas posiciones topográficas los efectos del huracán fueron mayores que en otras (Tabla 3). La acción del viento impactó diferencialmente las dos posiciones topográficas más expuestas (divergencia y pendiente) y causó menos impacto en las posiciones topográficas más protegidas (convergencia y valle ribereño). Encontramos densidades más altas de árboles muertos en pie en las posiciones de pendiente y divergencia que en valle ribereño y convergencia (Tabla 3). La mortalidad en la posición de divergencia no fue distinta a la mortalidad en pendiente (Fig. 5) pero si a la mortalidad en la posición de convergencia ($p = .02$). La mortalidad en las pendientes fue distinta a la mortalidad en el valle ribereño ($p = .05$). Al expresar la mortalidad por área basal, los valores más altos fueron en las posiciones de convergencia (4.1 por ciento anual) y valle ribereño (3.9 por ciento anual), reflejando la mortalidad de árboles más grandes que en la posición de divergencia (2.8 por ciento anual). En la posición de divergencia la mortalidad llegó al 4.6 por ciento anual (Fig. 4), lo que refleja el efecto de un disturbio ya que mortalidades de alrededor 5 por ciento están en el umbral de mortalidades altas por disturbios (Lugo y Scatena 1996). Por ejemplo, la mortalidad en un rodal cercano a nuestras parcelas exhibió una mortalidad de 2.3 por ciento anual durante un periodo de 32 años (1943-1975) sin huracanes (Weaver y Nieves 1978). Sin embargo, como discutimos a continuación hay dos causas de mortalidad que afectan nuestros resultados y es difícil diferenciarlas.

Independientemente de la posición topográfica, encontramos más árboles pequeños muertos en pie que árboles grandes muertos en pie (Tabla 3). Esto se debe a dos causas de mortalidad. Los árboles pequeños mueren durante un huracán cuando árboles y ramas más grandes caen sobre ellos. Sin embargo, como la mortalidad no se midió inmediatamente después del huracán, surge como causa de mortalidad de árboles pequeños el entresaque natural de la regeneración que ocurrió después del huracán. Es decir, árboles que crecieron cuando se abrió el dosel a causa del huracán, pero cuyas copas no progresaron a posiciones intermedias o codominantes y como

consecuencia murieron por falta de luz cuando se cerró el dosel. Este argumento se le puede atribuir a los árboles suprimidos y quizás algunos de los intermedios en la Tabla 3, pero no a los dominantes y codominantes. Al examinar el dap promedio de los árboles muertos en pie categorizados por posición topográfica y entre las primeras siete especies en la tabla, encontramos que son árboles más grandes que los suprimidos (Tabla 3, Fig. 9). Por lo tanto, se puede inferir que la mortalidad de árboles grandes mayormente es atribuible a los vientos del huracán y la de los árboles suprimidos al entresaque natural del rodal.

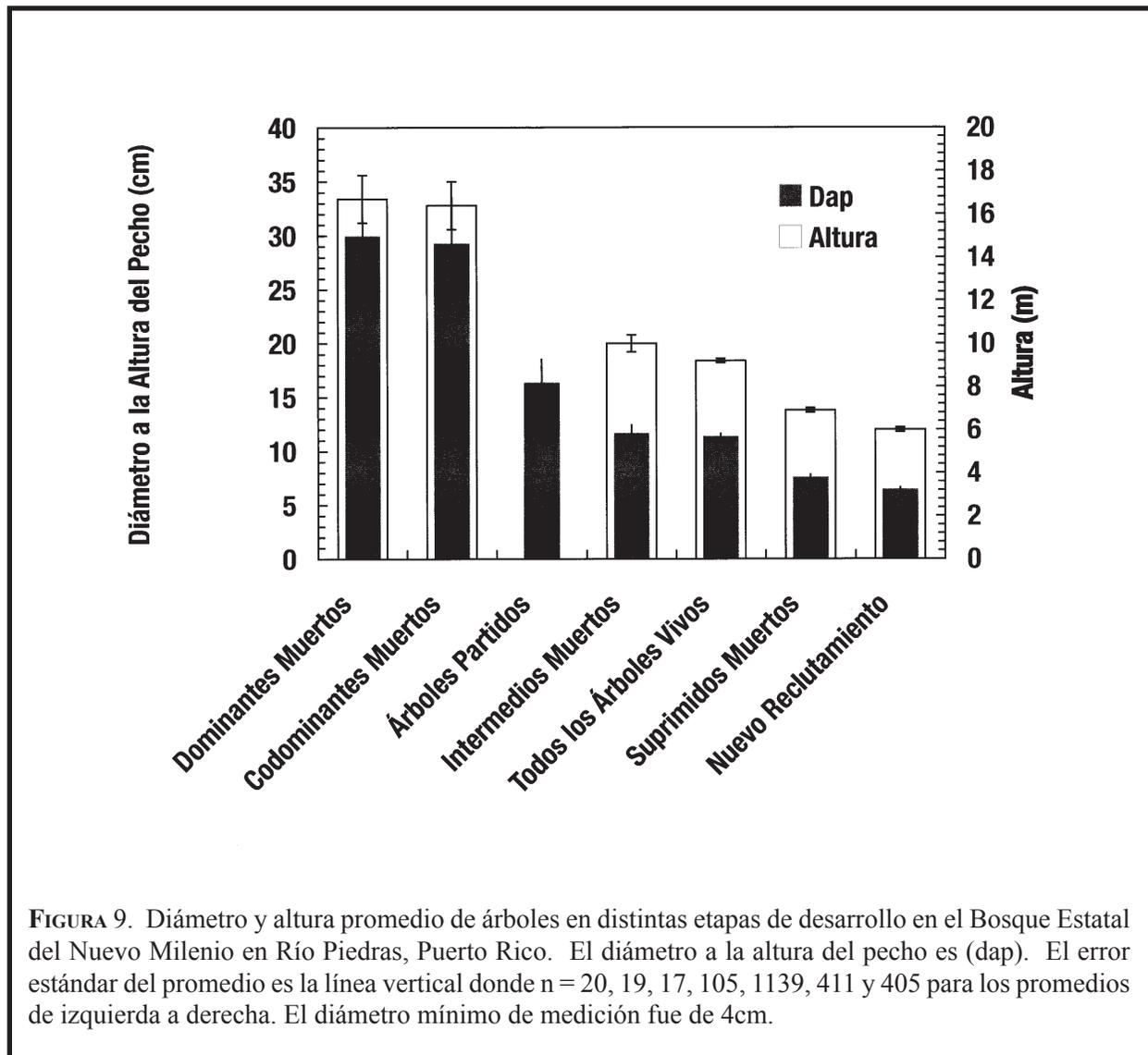
Las posiciones topográficas protegidas (valle ribereño y convergencia), con menos densidad de árboles muertos en pie exhibieron más área basal muerta que las posiciones de divergencia y pendiente (Tabla 3). Esta diferencia es también un reflejo del tamaño del árbol impactado. En los lugares protegidos los árboles son más grandes y aunque mueren pocos, éstos representan reducciones mayores de área basal y sin duda biomasa ya que los árboles son altos (Tabla 3).

El huracán interrumpió el crecimiento de los árboles y redujo la altura del dosel (Tablas 2 y 7), causando cambios estructurales y funcionales a largo plazo. La pérdida de altura se observó en todas las posiciones topográficas, aunque ocurrió en mayor magnitud en las posiciones de valle ribereño y convergencia. El viento afectó primordialmente árboles grandes, por ejemplo, los dominantes (Tabla 7). Cómo estos árboles grandes predominan en las posiciones valle ribereño y convergencia, es en esas posiciones donde los resultados expresados por tamaño de árbol reflejan altos impactos del huracán. En las posiciones expuestas (divergencia y pendiente) hay menos árboles grandes, pero más árboles suprimidos e intermedios y son estas clases las que más mortalidad sufrieron ya sea por el efecto directo del viento, por la caída de árboles grandes sobre ellos o por falta de luz luego que cerró el dosel. La presencia de árboles partidos siete años después del huracán reafirma la exposición de las pendientes (Tablas 5 y 6) ya que la mayor parte de éstos estaban en pendientes. Tanto la media como el promedio del dap y altura de árboles partidos superaban por mucho las dimensiones de los árboles

muertos con copas suprimidas o intermedias (Fig. 9 y comparar datos en Tabla 6 con Fig. 4).

La respuesta del bosque después del huracán incluyó el reclutamiento de árboles a las clases diamétricas $\geq 4\text{cm dbh}$ y el crecimiento en los árboles que sobrevivieron. Las diferencias en las tasas de reclutamiento de árboles en las posiciones topográficas (Fig. 5) no fueron significativas. Además, el reclutamiento ocurrió a tasas similares a las de mortalidad excepto en la posición de divergencia donde la mortalidad fue mayor al reclutamiento ($p < .06$). El balance entre reclutamiento y mortalidad en todas las posiciones topográficas excepto la de divergencia, ayuda a explicar el que la densidad de árboles no cambió significativamente entre el 1997 y 2005. Durante el periodo sin huracanes entre el 1943 y 1975, el reclutamiento a un rodal cercano al nuestro fue de 23 árboles/ha.año (Weaver y Nieves 1978). Es posible que la diferencia entre esta tasa de reclutamiento y los resultados después del huracán Georges (Fig. 5) reflejen el efecto de apertura del dosel sobre el reclutamiento de árboles.

Por otro lado, el huracán redujo la capacidad de crecimiento del bosque ya que la mayoría de los árboles o no crecieron o crecieron muy poco entre el 1997 y 2005 (Figs. 6-8). La reducción en el crecimiento de árboles después del paso del huracán se ha observado anteriormente. Por ejemplo, Reilly (1998) lo observó después del paso de huracán Hugo en bosques húmedos y secos en St John, US Virgin Islands. Ella le atribuyó la reducción a la desviación de los productos fotosintéticos para reparar y reemplazar la estructura azotada por el huracán, e.g., tallos, ramas, hojas etc. Similarmente, Lugo *et al.* (2005a) observaron reducciones en el crecimiento de árboles y aumento en la variabilidad en las tasas de crecimiento después del paso del huracán Georges por la región de Utuado, en Puerto Rico. Martínez Pastur *et al.* (2007) encontraron que condiciones físicas y ecofisiológicas causan reducciones en los diámetros de los árboles que pueden durar varios años. La alta variación en las tasas de crecimiento, que también observamos en el Bosque del Nuevo Milenio (Tabla 2), se atribuyó a la combinación de árboles impactados con tasas de crecimiento bajas o negativas y árboles sobrevivientes con tasas de crecimiento sobre el promedio.



A pesar de los valores bajos para la tasa de crecimiento de la mayoría de los árboles (Tabla 2), una porción de los árboles, y algunas especies en particular, exhibieron tasas altas de crecimiento, incluyendo crecimiento en altura (Figs. 6-8, Tabla 7). Esta variabilidad es uno de los efectos del paso del huracán ya que después de su paso el bosque contiene una mezcla de árboles dominantes y codominantes sobrevivientes con más espacio para crecer, árboles suprimidos e intermedios con acceso temporero a más luz y espacio y árboles sobrevivientes pero impactados por la pérdida de hojas, ramas y tallos. Cada grupo de árboles reacciona fisiológicamente con tasas de crecimiento distintas según reflejan los resultados del estudio.

Las tasas de crecimiento de los árboles dominantes y codominantes son tan altas como las reportadas para plantaciones maderadas en el Bosque Experimental de Luquillo (comparar resultados en la Tabla 7 con los de la Tabla 4 en Lugo *et al.* 2005a). Entre el 1943 y 1975, Weaver y Nieves (1978) estudiaron el crecimiento en diámetro de los árboles en un rodal cercano al nuestro y encontraron una amplitud de crecimiento entre 0.07 y 0.40 cm/año. Los árboles con copas dominantes crecieron a tasas de 0.20cm/año. En contraste, 21.4 por ciento de los árboles en nuestro estudio (Fig. 5 a) crecieron a tasas superiores a las medidas por Weaver y Nieves (1978). Parte de la diferencia puede que sea experimental debido al largo intervalo de tiempo entre las medidas de

Weaver y Nieves (32 años) pero parte se deben a la aceleración del crecimiento después del paso del huracán de parte de árboles dominantes y codominantes.

Los resultados de crecimiento y del efecto del huracán sobre los árboles grandes (tanto positivos como negativos) sugieren que el huracán fue selectivo con implicaciones a largo plazo. Inferimos tres efectos a largo plazo del huracán: selección a favor y en contra de árboles grandes dependiendo de la posición topográfica; selección a favor de un dosel sin árboles emergentes; y mantenimiento de nuevas combinaciones de especies arbóreas. El efecto del huracán fue selectivo en el sentido que afectó primordialmente la altura de los árboles grandes (dominantes y codominantes), particularmente en las posiciones de valle ribereño y convergencia. En las posiciones topográficas expuestas los árboles grandes se partieron o murieron en adición a una alta mortalidad de árboles suprimidos. Como la mayoría de los árboles más altos estaban en las posiciones de menor elevación, el efecto neto es que la altura del bosque converge en un dosel relativamente uniforme en altura reduciendo la posibilidad de árboles emergentes. En respuesta al impacto del viento, tasas altas de crecimiento se observaron principalmente en las posiciones de valle ribereño y convergencia (Tabla 7). El efecto a largo plazo de estas tendencias es que en las posiciones topográficas de valle ribereño y convergencia los árboles crecen más, manteniendo estas posiciones protegidas su ventaja sobre las posiciones expuestas en término de la presencia de los árboles más grandes en el bosque.

En cuanto a la composición de especies, los resultados demuestran que *S. campanulata*, la especie más abundante antes y después del huracán, mantuvo su posición de dominancia. Esto lo logró con un alto reclutamiento (Tabla 4) y respuesta positiva en el crecimiento de los árboles que sobrevivieron el huracán (Fig. 7 y 8), a pesar de sufrir reducciones significativas en la densidad y área basal de sus poblaciones (Tabla 3). Distintas especies arbóreas exhibieron respuestas diferentes en las tasas de crecimiento, reclutamiento y mortalidad, y hubo una reducción en el VI de las especies más importantes después del huracán y en el número absoluto de especies en los rodales

(Fig. 2, Tabla 1). Estos resultados sugieren que el huracán funciona como un agente selectivo en la composición del bosque a largo plazo aunque los cambios en especies atribuibles a un solo evento son de poca magnitud (Scatena y Lugo 1995, Fu *et al.* 1996). La reducción en el VI de la especie más importante refleja ajustes en el uso de los recursos entre las especies que sobrevivieron el huracán.

A pesar de que *S. campanulata* mantuvo su importancia luego del paso del huracán, la especie no se reportó en el estudio de Weaver y Nieves (1978) en un rodal de 0.5 ha cerca de las parcelas de este estudio. De hecho, las tres especies más importantes en nuestras parcelas (*S. campanulata*, *T. heterophylla* y *H. crepitans*) no estaban representadas en el estudio de Weaver y Nieves y ellos sólo reportaron 18 especies de las cuales la más importante fue *Eugenia jambos* (sinónimo de *Syzygium jambos*). Es posible que el historial del rodal estudiado por Weaver y Nieves fuese distinto al de las parcelas de este estudio, donde encontramos entre 14 y 18 especies introducidas. Las especies introducidas disminuyeron en importancia colectiva entre el 1997 y 2005 (18 especies en el 1997 con un VI de 43 por ciento y 14 especies en el 2005 con un VI de 40 por ciento). Aparentemente, las especies introducidas pierden importancia con el tiempo debido a la regeneración y crecimiento de especies nativas.

Comparación con Otros Bosques

El Bosque Estatal del Nuevo Milenio con sus 53 a 56 especies arbóreas por ha (Fig. 2) es similar a otros bosques de Puerto Rico. Tal densidad de especies se ha medido en bosques secos, húmedos y muy húmedos por toda la Isla (Lugo 2005). La composición de especies nativas es típica de bosques secundarios de la zona de vida sub-tropical húmeda, pero la abundancia de *S. campanulata* y otras especies introducidas (Tabla 4 y Figs. 7 y 8) reflejan pasados usos agrícolas y convierten al bosque en un bosque nuevo *sensu* Lugo y Helmer (2004). Estos son bosques con nuevas combinaciones de especies que aparentemente son combinaciones estables debido a los cambios en las condiciones ecológicas causada por la deforestación y uso agrícola prolongado (Lugo 2004). Además, éstos bosques, incluyendo el del

Nuevo Milenio, reflejan la capacidad que tienen las especies introducidas para mantener su presencia en el bosque a pesar de la importancia de las especies nativas (Lugo 2004). Especies introducidas como *S. campanulata* persisten no solamente por su alto crecimiento y capacidad reproductiva, sino también por el beneficio del efecto periódico de disturbios como los huracanes. Estos disturbios abren el dosel del bosque y permiten la regeneración de especies adaptadas a altas intensidades de luz.

La densidad, área basal y altura del bosque (Tablas 1 y 2) reflejan su edad, siendo estos valores más altos que los de bosques secundarios más jóvenes (Popper *et al.* 1999) y similares a bosques secundarios con edad similar (Silver *et al.* 2004) en la misma zona de vida. En el estudio de Weaver y Nieves (1978) encontraron que el bosque cercano al nuestro tenía una densidad de 1920 árboles/ha y un área basal de 11.7m²/ha en el 1943 y para el 1978 la densidad de árboles fue de 1200 y el área basal 14.9. Todos los valores son menores a los que encontramos en el 1997 cuando el bosque había aumentado su densidad en un 23 por ciento y el área basal en un 92 por ciento.

En cuanto al crecimiento de los árboles en el Bosque del Nuevo Milenio, las tasas que medimos están dentro de los rangos reportados para otros bosques en Puerto Rico (ver Tabla 4 en Lugo *et al.* 2005a) y superiores a las medidas por Weaver y Nieves, por lo menos para los árboles que respondieron con rápido crecimiento después del huracán. Igualmente, las tasas de mortalidad y reclutamiento son similares a las medidas en Utuado por Lugo *et al.* (2005b) después del huracán Georges, aunque menores a las medidas en el Bosque Experimental de Luquillo después del huracán Hugo (Tabla 9 en Lugo *et al.* 2005b). La razón se debe a la mayor intensidad del huracán Hugo y al hecho de que contrario a este estudio, altas tasas de mortalidad en el Bosque Experimental de Luquillo se midieron inmediatamente después del huracán.

En conclusión, el Bosque Estatal del Nuevo Milenio, a pesar de su ubicación urbana y dominancia por especies introducidas, tiene características estructurales y funcionales similares a la de los bosques nativos de Puerto Rico. El bosque fue impactado por el huracán Georges con vientos de

127 km/h y siete años después había recobrado su estructura a los niveles que tenía un año antes del huracán. Los árboles que sobrevivieron el huracán con copas dominantes y codominantes en posiciones topográficas favorables (valle ribereño y convergencia) y que exhibieron tasas de crecimientos tan altas como se han medido en otros bosques de Puerto Rico, indican que la capacidad productiva del bosque no fue negativamente impactada por el paso del huracán.

RECONOCIMIENTOS

Este estudio se llevó a cabo en colaboración con la Universidad de Puerto Rico. Olga Ramos y Mildred Alayón colaboraron en la elaboración del manuscrito. Agradecemos los comentarios del Dr. Frank Wadsworth.

BIBLIOGRAFÍA

- Dawkins, H.C. 1956. Crown classification of natural forest trees. Uganda Forest Department, Technical Note No. 17.
- Despiau Batista, A. 1997. Distribución de las especies arbóreas de acuerdo al gradiente en topografía en el bosque de Río Piedras, Puerto Rico, luego de 60 años de abandono agrícola. *Acta Científica* 11:3-20.
- 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.
- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- 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. 2005. Los bosques. Páginas 395-548 en R.L. Joglar, editor. Biodiversidad de Puerto Rico. Vertebrados terrestres y ecosistemas. Editorial del Instituto de Cultura Puertorriqueña, San Juan, PR.
- Lugo, A.E., C. Domínguez Cristóbal y N. Méndez Irizarry. 2005a. Efectos del huracán Georges en el crecimiento de árboles en un bosque secundario en el interior de Puerto Rico. *Acta Científica* 19:23-40.
- Lugo, A.E., C. Domínguez Cristóbal y N. Méndez Irizarry. 2005b. 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 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.
- Martínez Pastur, G., M.V. Lencinas, J.M. Cellini e I. Mundo. 2007. Diameter growth: can live trees decrease? *Forestry* 80:83-88.
- 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.
- 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.
- Reilly, A.E. 1998. Hurricane Hugo: winds of change or not? Forest dynamics on St. John, US Virgin Islands, 1986-1991. Páginas 349-365 en F. Dalmeier y J.A. Comiskey, editores. *Forest biodiversity in North, Central, and South America, and the Caribbean: research and monitoring*. The Parthenon Publishing Group and UNESCO, Paris, France.
- Scatena, F.N. y A.E. Lugo. 1995. Geomorphology, disturbance, and the soil and vegetation of two subtropical wet steeppland watersheds of Puerto Rico. *Geomorphology* 13:199-213.
- 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.
- Suárez, A., I. Vicéns y A.E. Lugo. 2005. Composición de especies y estructura del bosque kárstico de San Patricio, Guaynabo, Puerto Rico. *Acta Científica* 19:7-22.
- Weaver, P.L. y L.O. Nieves. 1978. Periodic annual DBH increment in a subtropical moist forest dominated by *Syzygium jambos* (L.) Alston. *Turrialba* 28:253-256.