

**Modelo de absorción de nutrimentos como herramienta para hacer
recomendaciones de manejo en plantaciones de *Vochysia guatemalensis* Donn.
Smith en el Trópico Muy Húmedo de Costa Rica**

Manuel Ernesto Camacho Umaña

**PROYECTO DE GRADUACIÓN PARA OPTAR POR EL GRADO DE
LICENCIATURA EN AGRONOMÍA**

ESCUELA DE AGRONOMÍA

FACULTAD DE CIENCIAS AGROALIMENTARIAS

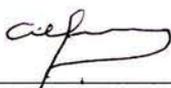
UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

2014

Modelo de absorción de nutrimentos como herramienta para hacer recomendaciones de manejo en plantaciones de *Vochysia guatemalensis* Donn. Smith en el Trópico Muy Húmedo de Costa Rica

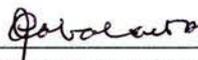
Manuel Ernesto Camacho Umaña

PROYECTO DE GRADUACIÓN PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN AGRONOMÍA



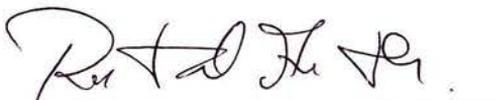
Dr. Alfredo Alvarado Hernández

DIRECTOR DE TESIS



M.Sc. Gilberto Cabalceta Aguilar

MIEMBRO DEL TRIBUNAL

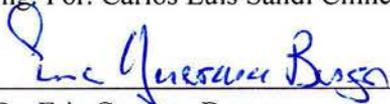


M.Sc. Rafael Ángel Mata Chinchilla

MIEMBRO DEL TRIBUNAL

Ing. For. Carlos Luis Sandí Chinchilla

MIEMBRO DEL TRIBUNAL



Dr. Eric Guevara Berger

DIRECTOR DE LA ESCUELA



Manuel Ernesto Camacho Umaña

SUSTENTANTE

DEDICATORIA

A Tatica Dios y a Nuestra Señora de los Ángeles, por permitirme levantarme cada día de mi vida, por darme el don de la salud y el conocimiento, y por llegar a feliz término de este trabajo.

A Jesús Manuel y Claire, quienes tiempo atrás al decidir conformar una familia, me dieron el precioso don de la vida, me educaron en la fe y los valores y me legaron la mejor herencia que existe: el estudio.

¡Gracias, porque sin ustedes no hubiese llegado a ser quien soy!

A Tiz, Meli y José, mis hermanas, quienes con su amor, ternura y paciencia lograron llenar esos vacíos que el día a día se suscitan; gracias por apoyarme en todos estos años de carrera.

A Don Gonzalo y Doña Clara, mis abuelos, raíces profundas de lo que soy, quienes desde pequeño me inculcaron el valor del trabajo duro, que aparte de darle el sustento al hombre, lo dignifica; y me enseñaron que cualquier trabajo es bueno mientras se haga con honradez y excelencia.

A todos los agricultores de nuestra patria, quienes arrancan de las entrañas del suelo el fruto de su trabajo; nos dan su ejemplo de vida y nos motivan a seguir adelante en nuestra misión como agrónomos, en contribuir a que no les falte sustento diario y a que puedan tener una mejor calidad de vida.

Salve, oh patria!, tu pródigo suelo
dulce abrigo y sustento nos da;
bajo el límpido azul de tu cielo,
¡Vivan siempre el trabajo y la paz!

Tomado del Himno Nacional de Costa Rica.

RECONOCIMIENTOS

Agradezco de manera profunda al Dr. Alfredo Alvarado Hernández, “Don Alfredo” como le llamamos aquellos que hemos tenido la dicha de conocerle, por aceptarme como estudiante; porque aparte de sus atinadas sugerencias y correcciones durante el desarrollo del presente trabajo, siempre trató de dar ese consejo, necesario no solamente para el ámbito científico y académico sino también para el entorno cotidiano; por ser ejemplo para todos esos estudiantes interesados en la ciencia del suelo; por estar siempre en disposición para compartir su vasto conocimiento ya fuera en una gira, en su oficina o en la mesa del café.

¡Gracias Don Alfredo!

AGRADECIMIENTOS

Primero quiero agradecer a mis colegas y amigos Ings. Agrs. Oldemar Vargas, Daniel Ramírez y Mario Araya por su colaboración en el muestreo de campo y su compañía en las giras, parte fundamental de este trabajo.

De manera muy especial, quiero agradecer al M.Sc. Rafael Mata, por toda su colaboración y consejo lo largo de toda mi carrera universitaria, así como por brindarme la oportunidad de trabajar en el laboratorio de Recursos Naturales.

De igual manera agradezco al M. Sc. Gilberto Cabalceta por la revisión de este trabajo, así como toda la ayuda brindada a lo largo de todos estos años, sus consejos y su muy buena voluntad para con nosotros los estudiantes.

Agradezco a los Ing. For. Carlos Luis Sandí y Rolando Camacho por su desinteresada ayuda en la escogencia de sitios y aporte de especímenes; de la misma manera se agradece al personal de campo y estudiantes de la EARTH por su esfuerzo en la corta de árboles y recolección de muestras.

A los Ing. For. Rafael Murillo y Carlos Ávila por su interés y colaboración de campo en la toma de mediciones dasométricas en la toma de datos de campo.

A Susana Aguilar de la biblioteca de la Organización de Estudios tropicales (OET) por su valiosa colaboración en la búsqueda de literatura.

A mi amigo Jesús Fernández-Moya por su contribución en los aspectos de estadística y revisión de estilo, así como por su apoyo incondicional durante el proceso.

Dr. Paul Esker por sus valiosas sugerencias en el análisis estadístico del presente trabajo.

Índice

1	Introducción.....	9
2	Objetivos.....	10
3	Revisión de Literatura	11
3.1	Ciclo y absorción de nutrimentos en sistemas forestales.....	11
3.1.1	Factores ambientales que afectan la absorción de nutrimentos	11
3.1.2	Factores involucrados en el reciclaje de nutrimentos en sistemas forestales	12
3.2	Especies nativas y plantaciones forestales en Costa Rica.....	13
3.3	Plantaciones de <i>V. guatemalensis</i> en Costa Rica	16
3.3.1	Generalidades de la especie.....	16
3.3.2	Reciclaje de nutrimentos en plantaciones de <i>V. guatemalensis</i>	17
3.3.3	Crecimiento y acumulación de biomasa	18
3.3.4	Concentración de nutrimentos en los componentes de la biomasa aérea de la especie.....	23
3.3.5	Nutrimentos acumulados en los componentes de la biomasa aérea de la especie	25
4	Materiales y Métodos	28
4.1	Ubicación de los sitios de muestreo	28
4.2	Muestreo, análisis de laboratorio y análisis estadístico	30
5	Producción de biomasa aérea de árboles de <i>Vochysia guatemalensis</i> en el Trópico Muy Húmedo de Costa Rica.....	33
5.1	Introducción	33
5.2	Materiales y Métodos.....	34
5.2.1	Sitios de estudio.....	34
5.2.2	Muestreo, análisis de laboratorio y estadísticos	35
5.3	Resultados y Discusión	37
5.3.1	Variación de la biomasa aérea con el diámetro de altura de pecho (DAP) y la edad de los árboles.....	37
5.3.2	Relaciones entre los componentes de la biomasa de los árboles.....	43
5.4	Conclusiones	47
6	Dinámica de la concentración de nutrimentos en los componentes de biomasa aérea de árboles de <i>Vochysia guatemalensis</i> en el Trópico Muy Húmedo de Costa Rica.....	48
6.1	Introducción	48
6.2	Materiales y Métodos.....	50
6.2.1	Sitios de estudio.....	50
6.2.2	Muestreo, análisis de laboratorio y estadísticos	50
6.3	Resultados y Discusión	53

6.3.1	Variación de la concentración de nutrimentos y AI para los componentes de la biomasa aérea en relación al DAP de los árboles.	53
6.3.2	Interacción entre los nutrimentos y el AI en los componentes de la biomasa aérea de los árboles de <i>V. guatemalensis</i>	64
6.4	Conclusiones.....	66
7	Acumulación y exportación de nutrimentos en los componentes de biomasa aérea de árboles de <i>V. guatemalensis</i> en el Trópico Muy Húmedo de Costa Rica.....	68
7.1	Introducción.....	68
7.2	Materiales y Métodos.....	70
7.2.1	Sitios de estudio.....	70
7.2.2	Muestreo, análisis de laboratorio y estadístico.....	71
7.3	Resultados y Discusión.....	73
7.3.1	Acumulación y distribución de nutrimentos y AI en la biomasa aérea de árboles de <i>V. guatemalensis</i>	73
7.3.2	Exportación de nutrimentos y AI en la biomasa del fuste de árboles de <i>V. guatemalensis</i>	84
7.4	Conclusiones.....	87
8	Discusión General y Conclusiones.....	88
9	Literatura citada.....	92

Índice de Cuadros

Cuadro 1. Parámetros económicos asociados a plantaciones puras y mixtas de especies nativas en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (adaptado de Piotto et al. 2010).	14
Cuadro 2. Parámetros de productividad asociados a plantaciones puras y mixtas de especies nativas en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (adaptado de Montagnini y Porras 1998).	15
Cuadro 3 Estimación de la biomasa seca acumulada en función de los diámetros a altura de pecho (DAP) (adaptado de Fonseca et al. 2009 y Solís y Moya 2006).	20
Cuadro 4. Variación en la concentración de nutrimentos para los distintos componentes de la biomasa aérea de árboles de <i>V. guatemalensis</i> en Costa Rica.	23
Cuadro 5 Variación con el tiempo en la acumulación de nutrimentos para biomasa aérea total de árboles de <i>V. guatemalensis</i> en Costa Rica (adaptado de Badilla 2012).	26
Cuadro 6. Parámetros de fertilidad de los suelos en las plantaciones de <i>V. guatemalensis</i> estudiadas en la región Caribe de Costa Rica. Coeficientes de variación de las medias se indican entre paréntesis. Numero de muestras = 6.	30
Cuadro 7. Biomasa seca de los distintos componentes de los árboles de <i>V. guatemalensis</i> estudiados.	38
Cuadro 8. Modelos alométricos para la estimación de la biomasa seca de los distintos componentes a partir del DAP (x) de los árboles de <i>Vochysia guatemalensis</i> estudiados en la región Caribe de Costa Rica (n= 13). Los coeficientes b_0 y b_1 fueron estadísticamente significativos ($p < 0.05$).	38
Cuadro 9. Relaciones de biomasa seca entre los distintos componentes de los árboles de <i>Vochysia. guatemalensis</i> estudiados (datos reales).	43
Cuadro 10. Modelos de regresión para la estimación de las relaciones entre los componentes de biomasa aérea de los árboles de <i>Vochysia guatemalensis</i> en plantaciones puras de la región Caribe de Costa Rica.	44
Cuadro 11. Modelos de regresión para la concentración de macro y micro elementos (y) en los componentes de biomasa aérea de los árboles de <i>V. guatemalensis</i> a partir del DAP (x). Cuando el modelo no presentó significancia estadística, se estimó la media (X) de las concentraciones	55
Cuadro 12. Coeficientes de correlación de Spearman para la concentración de macro y microelementos en el follaje de <i>V. guatemalensis</i>	65
Cuadro 13. Modelos de regresión para la acumulación de nutrimentos y AI (y) en los componentes de biomasa aérea de los árboles de <i>V. guatemalensis</i> a partir del DAP (x)	75

Cuadro 14. Acumulación de nutrimentos y AI en árboles de <i>V. guatemalensis</i> bajo 5 escenarios (diámetros) del desarrollo de una plantación. Los datos se calcularon utilizando los modelos estadísticos resumidos en el Cuadro 12.....	83
Cuadro 15. Exportación de nutrimentos y AI por corta de arboles de <i>V. guatemalensis</i> y comparación entre la acumulación total de nutrimentos y la cantidad exportada en el fuste bajo tres escenarios de cosecha de plantaciones. Los datos de exportación se calcularon utilizando los modelos estadísticos resumidos en el Cuadro 12 y dos densidades de siembra: 483 árboles ha ⁻¹ para 25 y 35 cm, 200 árboles ha ⁻¹ para 45 cm.	85
Cuadro 16. Índice de estabilidad de nutrimentos para plantaciones de <i>V. guatemalensis</i>	86

Índice de Figuras

Figura 1 Escenarios de crecimiento del DAP para <i>V. guatemalensis</i> (adaptado de Solís y Moya 2006).....	19
Figura 2. Curvas de índice de sitio para plantaciones de <i>V. guatemalensis</i> (tomado de Barraza y Díaz 1999).	21
Figura 3 Localización geográfica de los sitios de estudio y muestreo y clasificación según el sistema de las zonas de vida de Holdridge.	28
Figura 4. Precipitación y temperatura media mensual para los sitios de estudio en la región Caribe de Costa Rica. 2013. Datos corresponden al periodo comprendido entre 1996 y 2010 registrados en la estación meteorológica de la EARTH.	29
Figura 5. Comparación entre distintos modelos que analizan la relación entre los componentes de la biomasa aérea y el DAP de árboles de <i>Vochysia guatemalensis</i> . La línea estimada mediante los modelos de Fonseca et al. (2009) se representan con las líneas en rojo y los datos del presente trabajo se representan con círculos en blanco y con líneas negras los modelos ajustados.....	39
Figura 6. Distribución de la biomasa aérea total según el DAP para árboles de <i>Vochysia guatemalensis</i> en plantaciones puras de la región Caribe de Costa Rica. Los datos proceden de estimaciones según los modelos propuestos (Cuadro 8).....	42
Figura 7. Relación entre los cocientes de la biomasa del follaje y de las ramas contra el fuste en función del DAP de árboles de <i>V. guatemalensis</i>	45
Figura 8. Comportamiento de la biomasa seca del follaje y del fuste de los árboles de <i>V. guatemalensis</i> estudiados. Línea negra y discontinua representan los modelos de mejor ajuste para el fuste y el follaje respectivamente.	46

- Figura 9.** Variación de la concentración de N-P-K en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas y fustes en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste (Cuadro 11). 57
- Figura 10.** Variación de la concentración de Ca-Mg-S en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas y fuste en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste (Cuadro 11). 59
- Figura 11.** Variación de la concentración de Cu-Zn-B-Fe-Mn-Al en relación con el DAP (cm) para el fuste ramas y follaje en árboles de *V. guatemalensis* (líneas en rojo representan el mejor modelo). 62
- Figura 12.** Variación de la acumulación de N-P-K en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas, fuste y total en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste. 77
- Figura 13.** Variación de la acumulación de Ca-Mg-S en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas, fuste y total en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste 79
- Figura 14.** Variación de la acumulación de Cu-Zn-B en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas, fuste y total en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste. 80
- Figura 15.** Variación de la acumulación de Fe-Mn-Al en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas, fuste y total en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste 81

1 Introducción

Vochysia guatemalensis Donn. Smith ex *Vochysia hondurensis*, pertenece a la familia Vochysiaceae y su distribución geográfica comprende desde el Golfo de México hasta Perú, se conoce como mayo blanco, cebo, o yemerí. La especie *V. guatemalensis* tiene un gran potencial como especie de crecimiento rápido adaptada a suelos degradados o poco fértiles, lo cual la hace atractiva para la restauración ecológica de este tipo de suelos así como una alternativa para la producción forestal para pequeños reforestadores que por las condiciones edáficas anteriormente mencionadas ven limitadas sus posibilidades de producción. En Costa Rica un gran porcentaje de los suelos presentan problemas de fertilidad tales como acidez, bajos contenidos de bases y elevadas concentraciones de aluminio intercambiable, lo cual resulta en una limitante para muchas de las especies forestales de mayor demanda.

La especie *V. guatemalensis* puede considerarse como una especie bioremediadora de suelos por su capacidad de acumular elevadas cantidades de Al y Mn en su biomasa, y por sus efectos sobre los parámetros de fertilidad de suelo, por ejemplo incrementos en el Mg, el pH y un descenso en la acidez intercambiable del mismo. En el contexto de reciclaje de nutrientes, se considera que la especie exporta cantidades importantes de macro nutrientes los cuales deben ser reincorporados al ecosistema con la adición de minerales con miras a un segundo turno de corta, mientras que la mayoría de los micro elementos exportables los suple el ecosistema. El cálculo de los nutrientes a reponer solamente puede hacerse a través de los modelos de acumulación de nutrientes, lo que motiva en parte los objetivos del presente trabajo.

2 Objetivos

Objetivo General

Estimar la absorción de nutrimentos en árboles de *Vochysia guatemalensis* de varias edades para comprender la dinámica y la sincronización de las necesidades nutricionales de esta especie en el tiempo en el trópico muy húmedo.

Objetivos Específicos

- Caracterizar el crecimiento y el incremento de la biomasa aérea en árboles con edades desde 2 hasta 21 años.
- Evaluar la concentración de nutrimentos en los componentes y el total de la biomasa aérea de los árboles, es decir: ramas, follaje y fuste con edades desde 2 hasta 21 años.
- Ponderar la cantidad de nutrimentos acumulados por cada componente para árboles con edades desde 2 hasta 21 años.
- Conocer la cantidad total y los incrementos de absorción de nutrimentos a través de un turno de corta.

3 Revisión de Literatura

3.1 Ciclo y absorción de nutrientes en sistemas forestales

3.1.1 Factores ambientales que afectan la absorción de nutrientes

Los ciclos de absorción de nutrientes son específicos para cada especie y ecosistema. Dentro de un ecosistema se ven involucrados una serie de factores de diversa índole, se tiene el factor genético (Chapin 1980) y los factores ambientales del sitio tales como las condiciones climáticas, procesos geoquímicos y biológicos, los cuales interactúan y modifican los ciclos de los nutrientes en bosques y plantaciones (Vitousek y Sandford 1986, Hedin et al. 2003).

Los ciclos de absorción de nutrientes han sido estudiados considerando como unidades de trabajo las asociaciones vegetales p.ej. zonas de vida, asociaciones de plantas o especies (Montagnini 2000), comparando la absorción de nutrientes contra rendimiento de una especie p. ej. agrupaciones por calidad de sitio o bien la fertilidad del suelo (Jordan y Herrera 1981; Vitousek y Sandford 1986; Bruinjzeel 1991) . Sin embargo el enfoque más empleado es el de estimar la absorción de nutrientes con relación a la edad de las plantaciones en secuencias “falsas” de tiempo en las cuales las plantaciones comparadas difieren en edad pero también pueden estarlo en otras variables ambientales (Nwoboshi 1983 y 1984; Vitousek et al 1995). En relación al presente trabajo las secuencias falsas de tiempo consideran el diámetro de altura de pecho como una variable cuantitativa de mayor significancia que la edad de la plantación estimada, debido a que se puede obtener directamente en campo.

La mayor parte de la literatura sobre ciclos de absorción de nutrientes en regiones tropicales bajas proviene del bosque tropical húmedo a muy húmedo (Nwoboshi 1983, 1984; Vitousek y Sandford 1986; Vitousek et al 1995; Montagnini 2000, 2008) siendo escasos los trabajos que explican este tipo de fenómeno en bosques tropicales estacionalmente secos.

En forma muy general se considera que las adiciones de nutrientes al ecosistema son producto de la mineralización de residuos de componentes del bosque, adiciones húmedas de nutrientes como la lluvia o secas como la deposición de cenizas o partículas de erosión eólica y la cantidad de nutrientes disponibles provenientes de la

meteorización y fijación biológica del N (Miller 1984; Schlesinger 1997; Jiménez et al. 2006; Rodríguez y Álvarez 2010).

3.1.2 Factores involucrados en el reciclaje de nutrientes en sistemas forestales

Dentro de un sistema forestal múltiples procesos y reacciones bioquímicas son responsables del crecimiento y el desarrollo de árboles. La absorción de nutrientes involucra distintas vías metabólicas, mediante las cuales los nutrientes son obtenidos del suelo y procesados para su posterior translocación a lo largo de los distintos componentes del árbol. Posteriormente dichos nutrientes se verán envueltos en múltiples procesos vitales para el crecimiento o bien almacenados en los componentes estructurales de los árboles (Miller 1984). Todo lo anteriormente descrito se considera como las estrategias que las especies forestales llevan a cabo para maximizar el uso de los recursos ante una disponibilidad limitada y se le define como el ciclo interno de los nutrientes (Rodríguez y Álvarez 2010).

Por otro lado, los eventos de defoliación o senescencia de hojas, la caída de ramas y la producción de exudados, muerte y descomposición de raíces de los árboles generan deposición de materiales orgánicos sobre y dentro del suelo y constituyen el mecanismo principal de retorno de los nutrientes al suelo tales como el N y P (Miller 1984; Schlesinger 1997). A pesar de la alta producción de biomasa y deposición de residuos en bosques y plantaciones del trópico húmedo bajo, su descomposición en estos ecosistemas se lleva a cabo de manera rápida debido a las elevadas tasas de crecimientos, de la alta temperatura y de las poblaciones de artrópodos bajo estas condiciones (Miller 1984). La caída de hojas aumenta hasta el cierre de copa de los árboles y posteriormente es proporcional a la productividad primaria neta, para disminuir en su fase de crecimiento lento (Sharma y Pande 1989). Este conjunto de procesos forman parte del reciclaje externo o intraciclaje de nutrientes (Schlesinger 1997; Rodríguez y Álvarez 2010) que en conjunto representan un aporte significativo anual de nutrientes a los sistemas.

Este proceso de circulación de nutrientes puede ser modelado dentro del enfoque de balance de biomasa, calculando la tasa de absorción de nutrientes mediante la suma de las cantidades acumuladas en sus componentes perennes y las cantidades generadas en la descomposición de residuos en el mantillo (Schlesinger 1997). Es por lo anterior que se debe tener en cuenta la biomasa y la concentración de nutrientes de los

componentes del árbol, con el fin de poder estimar este balance dentro del reciclaje de nutrimentos.

3.2 Especies nativas y plantaciones forestales en Costa Rica

El incremento de áreas deforestadas por cambio de uso en los trópicos bajos húmedo y estacionalmente seco es un factor potenciador del proceso de degradación de los suelos, en especial a partir de los años sesenta, cuando se aceleró el desarrollo de la producción ganadera que provocó la pasturización de grandes extensiones en Costa Rica y Centro América (Sader y Joyse 1988; Vaughan 1990; Vázquez 1991; Montagnini et al. 2003). Desde entonces y como producto del sobrepastoreo estos suelos han sufrido un descenso en su fertilidad natural a niveles sobre su punto de no retorno lo que las convierte en insostenibles dentro del ámbito productivo (Sánchez 1981; Fisher 1995). Sumado a lo anterior, el proceso de erosión y lavado de estos suelos dificulta la posibilidad de actividades tanto agrícolas como forestales (Carpenter et al. 2004), además de contribuir a eventos catastróficos como deslizamientos que afectan a los pobladores de las localidades.

El proceso de regeneración natural en estos sitios es lento, debido a los problemas mencionados anteriormente, así como a la invasión de especies arvenses especializadas en competir por los recursos como los nutrimentos en el suelo y la captación de luz (Montagnini 2000; Hooper et al. 2002), la compactación del suelo y el contenido de humedad en el mismo y la capacidad de competencia inter o intra-específica de las especies (Montagnini 2008). La pérdida de fertilidad del suelo por el cambio en el uso de la tierra ocurre en menos de un año, principalmente por la aceleración de los procesos de mineralización de la materia orgánica, mientras que la recuperación de la fertilidad se puede comenzar a estimar de diez a veinte años después de la recuperación del bosque a través de sus diferentes etapas sucesionales (Sánchez 1981).

Varios autores han realizado trabajos con mayor o menor éxito sobre recuperación de tierras degradadas en Costa Rica, haciendo hincapié sobre la restauración de estas áreas mediante la reforestación con especies nativas, entre ellas *Vochysia guatemalensis* Donn. Smith, *Vochysia ferruginea* Mart, *Terminalia amazonia* (Gmel.) Exell, *Cedrella*

odorata L., *Calophyllum brasiliense* (Camb.), *Jacaranda copaia* D. Don; *Virola koschnii* Warb. (Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Carpenter et al. 2004; Calvo et al. 2007; Montagnini 2007; Boley et al. 2009; Di Stefano y Fournier 2009), aunque algunas alóctonas también han sido analizadas para ver si podían ser utilizadas con esos fines como, por ejemplo, la teca (*Tectona grandis* L.f.) (Boley et al. 2009).

El uso de estas especies nativas toma fuerza en los últimos años debido a que en un periodo relativamente corto el ingreso por concepto de cosecha se torna rentable para pequeños productores tanto en plantaciones puras como mezcladas. Piotto et al. (2010) elaboraron un estudio en plantaciones forestales para varias especies nativas en las cuales se evaluó la productividad y rentabilidad en función de parámetros económicos estimados a partir del volumen de cosecha para cada plantación. Los autores obtuvieron como resultado incrementos en la rentabilidad de plantaciones mixtas e identificaron las especies cuyo potencial económico y ambiental las hace atractivas para proyectos de reforestación sostenibles (Cuadro 1 y 2).

Cuadro 1. Parámetros económicos asociados a plantaciones puras y mixtas de especies nativas en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (adaptado de Piotto et al. 2010).

Diseño de plantación	Especies	Vol. de madera comerciable (m ³ ha ⁻¹)	Valor actual neto (USD ha ⁻¹)	Relación costo beneficio	Tasa interna de retorno (%)
Plantación 1 (16,5 años)	<i>Jacaranda copaia</i>	140,79	1039,83	1,47	7,53
	<i>Vochysia. guatemalensis</i>	271,89	6035,33	3,72	14,29
	Mezcla de 2 especies	347,98	8155,09	4,68	15,64
Plantación 2 (16,5 años)	<i>Dypterix oleifera</i>	61,83	-553,31	0,75	2,85
	<i>Terminalia amazonia</i>	136,20	146,48	1,07	5,28
	<i>Virola koschny</i>	176,08	1906,63	1,86	9,22
	Mezcla de 3 especies	165,65	1124,37	1,51	7,71
Plantación 3 (15,5 años)	<i>Balizia elegans</i>	68,21	-290,29	0,87	3,78
	<i>Hieronyma. alchorneoides</i>	5,53	2654,72	2,20	10,81
	<i>Vochysia ferruginea</i>	102,36	1046,21	1,47	7,73
	Mezcla de 3 especies	138,14	2940,80	2,33	11,25

Otro aspecto positivo acerca de la reforestación de sitios con las especies nativas mencionadas es la posibilidad de recibir pagos por servicios ambientales (por concepto de acumulación de carbono y regeneración de áreas degradadas). Si bien el término pago por servicios ambientales (PES) no se ha definido formalmente en la literatura,

Wunder (2006) lo define como una transacción voluntaria en la que un servicio ambiental bien definido, o bien el uso de la tierra como medio para asegurarlo, está siendo "comprado" por al menos un consumidor de estos servicios a partir de al menos un proveedor si, y sólo si, este puede asegurar la oferta de dicho servicio.

Cuadro 2. Parámetros de productividad asociados a plantaciones puras y mixtas de especies nativas en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (adaptado de Montagnini y Porras 1998).

Diseño de plantación	Incremento medio anual del tronco (Mg ha ⁻¹)	Secuestro medio anual de C (Mg ha ⁻¹)	Período estimado de rotación (años)
Plantación 1			
<i>Jacaranda copaia</i>	13,6	6,82	12
<i>Vochysia guatemalensis</i>	6,3	3,17	15
<i>Calophyllum brasiliense</i>	2,4	1,20	25
<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	0,6	0,28	20
Mezcla de 4 especies	8,4	4,21	18
Plantación 2			
<i>Terminalia amazonia</i>	7,5	3,73	20
<i>Dypterix panamensis</i>	6,4	3,18	20
<i>Virola koschnyi</i>	5,9	2,96	15
<i>Albizia guachapele</i>	2,6	1,31	20
Mezcla de 4 especies	8,3	4,13	19
Plantación 3			
<i>Pithecellobium elegans</i>	9,6	4,80	20
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	8,8	4,39	20
<i>Vochysia ferruginea</i>	6,8	3,38	15
<i>Genipa americana</i>	4,6	2,32	20
Mezcla de 4 especies	7,7	3,85	19

En Costa Rica el pago por servicios ambientales se estableció en 1996 a través de la ley forestal 7575. Estos servicios pueden tramitarse bajo el concepto de pago por protección de cuerpos de agua, conservación de biodiversidad, captura de carbono y paisajismo. Los términos anteriores se financian por impuestos sobre combustibles fósiles y parte por fondos del banco Mundial (Montagnini y Finey 2011). Montagnini y Finey (2011) exponen el papel del pago de servicios forestales como una herramienta para lograr el desarrollo rural y la restauración de las tierras degradadas. La adopción de forestería y el complemento con otras actividades como la ganadería permiten el desarrollo económico de aquellos pequeños productores cuyo ingreso depende de una sola actividad que por ocasiones se vuelve poco rentable. Estos ingresos por concepto de servicios ambientales pueden variar desde \$259.año⁻¹ en el 2003 hasta un monto de \$1.000.año⁻¹, lo que podría representar hasta \$6.600 en un periodo comprendido entre 2003 al 2007. (Calle

2008 citado por Montagnini y Finey 2011) Como consecuencia del rápido crecimiento de las plantaciones forestales bajo condiciones tropicales, éstas sirven como sumideros de C y mediante un manejo adecuado podrían incrementar su eficiencia en la fijación.

3.3 Plantaciones de *V. guatemalensis* en Costa Rica

3.3.1 Generalidades de la especie

La mayor parte de los bosques dominados por *Vochysia ferruginea* Mart. y *Vochysia guatemalensis* Donn. Smith son bosques secundarios en etapas tempranas de sucesión y se encuentran desde México hasta Perú (Alice et al. 2004). En Costa Rica estas especies se observan ampliamente distribuidas en la región Caribe, así como en las regiones del Pacífico Central y Sur. Dichas especies crecen de manera natural en sitios medianamente húmedos cuya elevación no sobrepase los 1.000 msnm (Di Stéfano y Fournier 1994), en suelos de origen aluvial y arcillosos de ladera, con una aireación adecuada y valores de pH entre 5 y 6, factores que pueden afectar de forma significativa su crecimiento (Pérez et al. 1993; Arias 1994).

Estas especies se consideran como de bajos requerimientos nutricionales, adaptadas a suelos con acidez intercambiable elevada y con alto grado de pendiente (Herrera et al. 1999; Alvarado 2012). Se han realizado estudios sobre intercepción de precipitación y lavado de nutrimentos para plantaciones de *V. guatemalensis*, encontrándose que esta especie intercepta en su copa 92% de la precipitación bruta y que el pH y la conductividad eléctrica del agua interceptada incrementan debido a la incorporación de bases, lo que ha de ser tenido en cuenta en los estudios de los ciclos de nutrientes en sistemas forestales dominados por esta especie (Jiménez et al. 2006; Carvajal y Calvo 2012).

Entre las especies nativas evaluadas en la región Caribe de Costa Rica comentadas anteriormente, varios autores han destacado a *V. guatemalensis* como una especie alternativa para la regeneración de sitios degradados, debido a su elevada productividad tanto en plantación pura como mixtas (p.ej. Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Camacho 2013). Montagnini (2007) menciona el efecto de las plantaciones de *V. guatemalensis* sobre los parámetros del suelo tales como incrementos en el pH y

contenido de Mg, así como la reducción de la acidez intercambiable. En Costa Rica cerca de 947 ha han sido plantadas con esta especie, con un ritmo de reforestación en el año 1990 de 10 hectáreas por año, para luego incrementar a tasas superiores a 50 hectáreas por año hasta el 2000 (Solís y Moya 2006). Se han estimado producciones entre 272 – 430 m³.ha⁻¹ en plantaciones de esta especie ubicadas en el trópico húmedo de Costa Rica, con rotaciones entre 14 y 25 años (Alice et al. 2004; Petit y Montagnini 2004; Solís y Moya 2006; Piotto et al. 2010). Los resultados obtenidos demuestran el potencial de especies autóctonas en la regeneración de estos sitios, destacando *V. guatemalensis* por su crecimiento rápido en suelos poco fértiles, lo cual la hace atractiva para la restauración ecológica y como una alternativa para la producción forestal para pequeños reforestadores (Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Montagnini 2007).

Se considera que *V. guatemalensis* es una especie promisoría para la fijación de C debido a su fuste recto e incrementos en altura hasta 1,5 m.año⁻¹, sistema de autopoda y con una gran acumulación de biomasa en las primeras etapas de crecimiento (Di Stéfano y Fournier 2005). En Costa Rica se ha realizado un estudio de fijación de C en plantaciones puras y mixtas de especies nativas de rápido crecimiento (Montagnini y Porras 1998) dando como resultado un rango de acumulación de C entre 0,28 y 6,22 Mg ha⁻¹ (Cuadro 2) en el que se concluyó que la combinación de especies de rápido y lento crecimiento podrían mejorar la viabilidad de estos sumideros.

3.3.2 Reciclaje de nutrientes en plantaciones de *V. guatemalensis*

En Costa Rica se han llevado a cabo múltiples trabajos sobre plantaciones forestales de *V. guatemalensis* los cuales abarcan aspectos involucrados en el reciclaje de nutrientes. En un artículo de resumen, Montagnini et al. (1999) mencionan los resultados sobre investigaciones de reciclaje y eficiencia de uso de nutrientes en sistemas agroforestales, resaltando la importancia de estos sistemas en las regiones tropicales bajas, especialmente aquellos dominados por especies nativas. Estos trabajos se realizaron principalmente en sitios que por sus condiciones edáficas, uso intensivo previo e invasión de malezas habían caído en el abandono de los usos agroganaderos anteriores. Powers (2001 y 2004) al estudiar el efecto de la conversión del bosque natural a plantaciones de *V. guatemalensis* de varias edades sobre el ciclo del carbono

en el suelo, observó que esta fracción disminuyó de manera constante y lenta durante los 10 años siguientes al cambio de cobertura.

La acumulación de elementos en los distintos componentes de la biomasa aérea del árbol representa un aspecto importante dentro del reciclaje de nutrientes. Para *V. guatemalensis* se encontró que acumula grandes cantidades de Ca y Mg en su biomasa aérea, de la cual un 16% podría ser reciclado como deposición de hojarasca y ramas (Montagnini y Sancho 1993; Montagnini y Sancho 1994). De hecho, Montagnini et al. (1993) encontraron elevados contenidos de Ca y Mg en la hojarasca depuesta por esta especie al ser comparada con otras tres especies nativas en las tierras bajas del Caribe de Costa Rica así como incrementos en la concentración N y P en el mantillo al final de siete semanas de descomposición. Montagnini y Sancho (1990) y Montagnini et al. (1991) también encontraron cantidades superiores de N y materia orgánica en plantaciones de la especie en comparación con sitios bajo pastura.

El concepto de sostenibilidad es un objetivo fundamental cuando se establece una plantación forestal. Para lograrla se vuelve necesario el conocimiento del entorno y las prácticas de manejo adecuadas como la selección de especies en un sitio donde la fertilidad del suelo se vuelve limitante para la producción, y por tanto repercute en los intereses económicos del productor. Montagnini (2008) hace un análisis sobre la sostenibilidad en plantaciones forestales en Centroamérica. La autora expone el caso de *V. guatemalensis* como una especie de rápido crecimiento y capacidad de acumulación de nutrientes en su biomasa aérea, de la cual un elevado porcentaje se recicla por la deposición de mantillo, además de su efecto sobre propiedades de fertilidad del suelo y conservación del mismo; lo que la vuelve muy beneficiosa desde el punto de vista de sostenibilidad.

3.3.3 Crecimiento y acumulación de biomasa

En general cuando se habla de crecimiento, en especies forestales se considera necesario utilizar variables como la altura y el diámetro de los árboles medido a 1,3 m de altura (altura de pecho, DAP). Butterfield y Espinoza (1995) encontraron valores de DAP y altura 12,2 cm 10,5 m respectivamente para plantaciones de 4 años de esta especie, los cuales fueron superiores a los hallados para otras 13 especies en este mismo estudio. Di Stéfano y Fournier (1998) determinaron el crecimiento inicial de árboles de 4 años de

dicha especie y obtuvieron como resultado incrementos medios anuales (IMA) de 1,9 m para la altura y 2,6 cm para el DAP. Solís y Moya (2006) mencionan un promedio en el IMA de DAP y altura de 3,8 cm y 2,9 m respectivamente en plantaciones con 5 años.

Montagnini et al. (2003) realizaron estudios sobre el crecimiento de *V. guatemalensis* en la zona Caribe de Costa Rica encontrando incrementos anuales en el DAP y altura de 3,1 cm y 2,6 m en plantaciones de 7 años de edad. Los mismos autores encontraron que estos incrementos pueden variar dependiendo de las prácticas de manejo como el raleo. Alice et al. (2004) reportan índices de crecimiento para plantaciones de 12 años de esta especie 2,1 cm en el DAP y 2,0 m de altura en plantaciones ubicadas en la estación biológica La Selva. Arias et al. (2011) elaboraron un estudio donde comparan el crecimiento de la especie en estudio en cuatro distintas regiones. Como resultado obtuvieron un rango de variación del IMA (DAP) de 1,10 – 3,33 cm y un rango de IMA (altura) de 0,81 – 2,28 m para plantaciones de 6 años.

Solís y Moya (2006) describen el comportamiento del crecimiento diamétrico para *V. guatemalensis* en función del incremento de la edad de la plantación para distintos sitios de Costa Rica. Se vuelve evidente el carácter exponencial en el desarrollo del diámetro, el cual se ve fuertemente influenciado por los factores del sitio como el clima y la fertilidad del suelo y el manejo de la plantación (Figura 1).

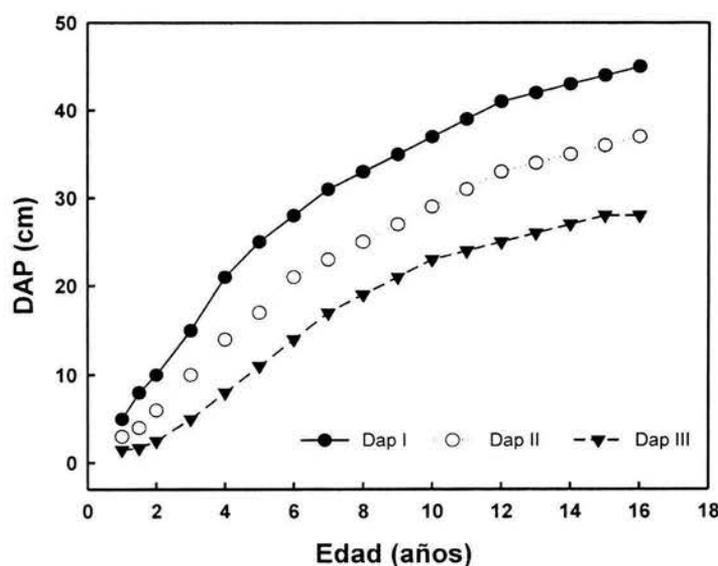


Figura 1 Escenarios de crecimiento del DAP para *V. guatemalensis* (adaptado de Solís y Moya 2006).

Se han realizado varios estudios sobre modelos matemáticos para determinar la biomasa de esta especie (Petit y Montagnini 2004; Arias 2004; Calvo et al. 2007; Fonseca et al. 2009) los cuales relacionan la biomasa o el volumen del árbol con parámetros como la altura y el DAP. Dichos modelos resultan de mucha utilidad para la estimación de la productividad de un rodal (Arias 2004) y se emplean para los estudios de forestería y su función como sumideros de carbono (Fonseca et al. 2009).

Para estimar los rendimientos o calcular la biomasa asociada al fuste de esta especie Fonseca et al. (2009) realizaron un estudio en el cual se generaron ecuaciones para estimar la biomasa seca total así como del resto de los componentes de la misma a partir de mediciones alométricas del DAP. Solís y Moya (2006) recomiendan cosechar los árboles cuando estos alcanzan un DAP de 50 cm para evitar daños en el tronco por ahuecamiento cuando crecen en suelos encharcados, así como tres raleas a los 5, 7 y 10 años correspondientes a 15, 25 y 35 cm de DAP respectivamente.

Con base en lo anterior y la densidad de la plantación sería posible estimar biomasa seca acumulada por unidad de área para el turno de corta o calcular la biomasa que sale por raleas. Mediante estas estimaciones, *V. guatemalensis* podría llegar a acumular, en un turno de 20 años cerca de 354,5 t de madera por hectárea por año, de las cuales 285,4 t corresponden al fuste o tronco y las restantes 69 t podrían aprovecharse como reciclaje debido a que estas no salen de la plantación (Cuadro 3).

Cuadro 3 Estimación de la biomasa seca acumulada en función de los diámetros a altura de pecho (DAP) (adaptado de Fonseca et al. 2009 y Solís y Moya 2006).

	15 cm		25 cm		35 cm		45 cm	
	kg árbol ⁻¹	t ha ⁻¹						
Fuste	21	23,5	113	827,2	440	212,5	1427	285,4
Total	41	45,2	182	133,8	618	298,2	1772	354,4

Estudios realizados por Montagnini y Nair (2009) en la Estación Biológica La Selva y por Di Stéfano y Fournier (2005) en el Valle Central mencionan que dentro de las plantaciones de *V. guatemalensis* la regeneración de los suelos de las plantaciones ocurre mucho más rápidamente que en otras especies de valor comercial. Petit y Montagnini (2004) reportan que esta especie es la más frecuentemente plantada en las tierras bajas de la región Caribe de Costa Rica, debido a sus características deseables tales como propagación vegetativa, domesticación y manejo de germinación y semilla, así como mejoramiento genético y elevadas tasas de crecimiento.

Barraza y Díaz (1999) elaboraron curvas de índice de sitio (IS) para *V. guatemalensis*, las cuales relacionan la productividad de un lugar a través de un parámetro de fácil medición como la altura dominante del árbol (Figura 2). Estas curvas se construyeron a partir de la siguiente ecuación, partiendo de una edad base de 11 años.

$$\log(\text{IS}) = 0,3118 + \frac{\log(\text{edad})}{\log(\text{edad base})} * \log(\text{altura dominante}) - 0,3118$$

En base a estas curvas de índice de sitio, un sitio con IS menor de 13 m se considera de baja productividad, entre 13 y 22 m se considera de productividad media y por último, un valor mayor a 22 m se considera de alta productividad.

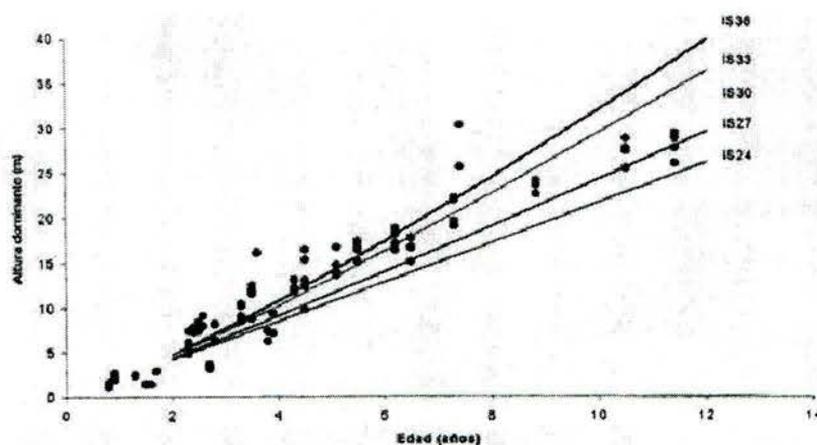


Figura 2. Curvas de índice de sitio para plantaciones de *V. guatemalensis* (tomado de Barraza y Díaz 1999).

Una vez determinadas las curvas de índice de sitio para esta especie, es posible determinar parámetros edáficos asociados al crecimiento. Barraza y Díaz (1999) encontraron una correlación positiva entre el crecimiento de *V. guatemalensis* y el contenido de Ca y el de Al en los primeros 20 cm del suelo y el contenido de Mg entre los 20 y 40 cm del suelo. Por el contrario, el contenido de Al afecta de manera negativa dicho crecimiento. Todo lo anterior se resume en las siguientes ecuaciones de índice de sitio:

$$IS_{(0-20\text{ cm})} = 3,65 + 2,78 \text{ Ca} + 1,6168 \text{ Al} \quad r^2 = 0,74$$

$$IS_{(20-40\text{ cm})} = 4,65 + 15,69 \text{ Mg} - 2,30 \text{ Al} \quad r^2 = 0,86$$

Di Stéfano y Fournier (2005) y Chacón et al. (2007) mencionan que comparada con otras seis especies nativas de la región tropical húmeda de Centroamérica *V. guatemalensis* tiene una mayor capacidad de fijación de carbono tanto en su biomasa aérea como a través de la descomposición de los residuos en el suelo. Fonseca et al. (2012) realizaron estudios de acumulación de carbono en la biomasa total y en la hojarasca para *V. guatemalensis* encontrando una variación comprendida entre 38,5 y 49,7% de la fracción de carbono en la biomasa para un periodo comprendido entre 0 y 16 años, así como un incremento anual de $1,7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de carbono en el suelo bajo plantaciones de esta especie.

En cuanto a la biomasa de la raíz de *V. guatemalensis*, la mayor parte de sus raíces finas se desarrollan en los primeros 15 cm del suelo (Montagnini et al. 1989). La densidad radical tiende a ser mayor durante la entrada de las lluvias, donde las raíces muy finas se localizan a mayor profundidad que las menos finas (Moreira y Arnáez 2007). Raich et al. (2009) realizaron estudios sobre la variación en el deterioro de las raíces finas para esta especie, encontrando una tasa de descomposición $k = 2,00 \pm 0,13 \text{ año}^{-1}$, en dicho estudio también encontraron una correlación positiva entre las tasas de deterioro y las tasas de crecimiento radical.

3.3.4 Concentración de nutrimentos en los componentes de la biomasa aérea de la especie

Varios trabajos sobre la concentración de los nutrimentos en los distintos componentes de la biomasa aérea de *V. guatemalensis* realizados con diferentes fines como estudiar la variación estacional, el reciclaje de nutrimentos y la variación producto de la procedencia genética de los materiales, se resumen en el Cuadro 4 (Montagnini et al. 1991; Montagnini et al. 1993; Pérez et al. 1993; Cornelius y Mesén 1997; González y Fisher 1997; Di Stéfano y Fournier 1998; Montagnini 2000; Arias et al. 2011; Badilla 2012). Cornelius y Mesén (1997) determinaron la variación de los nutrimentos a nivel foliar entre distintos materiales genéticos de diferente edad. A los 5 años de edad, dicha variación no presentó diferencia significativa para los elementos estudiados, con excepción del elemento Ca el cual presentó variación según la procedencia y una correlación inversa con el crecimiento.

Cuadro 4. Variación en la concentración de nutrimentos para los distintos componentes de la biomasa aérea de árboles de *V. guatemalensis* en Costa Rica.

Componente	Elementos mayores (%)					Elementos menores (mg.kg ⁻¹)						Autor
	N	Ca	K	Mg	P	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al	
Hojas	1,49	1,22	0,22	0,41	0,09	189	25	11	181	nd	nd	Montagnini et al (1991)
	0,74	2,28	0,41	0,14	0,11	nd	nd	nd	nd	nd	nd	Montagnini et al (1993)
	nd	1,18	1,36	0,48	0,16	73	9	16	126	nd	26305	Pérez et al.(1993)
	nd	0,98	0,94	0,28	0,12	nd	nd	13	259	nd	24300	Cornelius y Mesén (1997)
	nd	11,0	6,21	1,41	0,46	75	11	47	330	nd	21900	González y Fisher (1997)
	2,10	1,50	1,08	0,31	0,17	101	13	14	160	nd	nd	Di Stéfano y Fournier (1998)
	1,73	1,01	1,01	0,4	0,14	nd	nd	nd	nd	nd	nd	Montagnini (2000)
	1,53	1,22	0,73	0,34	0,01	35	nd	nd	126	nd	24899	Arias et al (2011)
1,96	1,29	0,52	0,33	0,08	88	6	20	147	31	25058	Badilla (2012)	
Ramas	0,29	0,44	0,49	0,16	0,12	55	22	13	490	nd	nd	Montagnini et al (1991)
	0,50	2,18	0,30	0,21	0,27	nd	nd	nd	nd	nd	nd	Montagnini et al (1993)
	0,70	0,50	0,14	1,82	0,10	68	10	17	376	nd	nd	Di Stéfano y Fournier (1998)
	0,77	0,59	3,06	0,16	0,18	nd	nd	nd	nd	nd	nd	Montagnini (2000)
	0,28	0,28	0,41	0,12	nd	53	nd	nd	296	nd	nd	Arias et al (2011)
0,68	0,55	0,59	0,17	0,08	87	3	18	608	6	5969	Badilla (2012)	
Fuste	0,26	1,46	0,42	0,12	0,09	294	4	11	641	nd	nd	Montagnini et al (1991)
	0,50	0,40	1,17	0,08	0,09	48	5	9	244	nd	nd	Di Stéfano y Fournier (1998)
	0,24	0,26	0,87	0,08	0,10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	Montagnini (2000)
	0,28	0,10	0,40	0,03	nd	170	nd	nd	283	nd	nd	Arias et al (2011)
	0,41	0,08	0,45	0,10	0,03	30	2	10	312	2	3761	Badilla (2012)

González y Fisher (1997) en un estudio realizado con el tejido foliar de varias “procedencias” de *V. guatemalensis* de distintas regiones de Centroamérica, hallaron diferencias significativas en los contenidos de los elementos P, Mg, Fe, Cu, Zn y Mn, así como altas concentraciones de Al y Ca a nivel foliar, las cuales no variaron a pesar de que los sitios de procedencia de las muestras eran contrastantes en cuanto a los contenidos de estos dos elementos en el suelo.

Badilla (2012) estudió la variación con la edad del contenido nutricional de los componentes de la biomasa aérea de plantaciones de *V. guatemalensis*, considerando siete edades, seis de las cuales son de menos de siete años de edad, factores que limitan el alcance de su trabajo. La concentración de los elementos en los componentes de la biomasa aérea de *V. guatemalensis* tiende a seguir el orden $N >> K = Ca > Mg >> S = P >>>> Al >> Mn > Fe > B > Zn > Cu$; la autora encontró que en los distintos componentes de la biomasa aérea de árboles de *V. guatemalensis* con edades comprendidas entre los 2 y los 9 años, la variación en la concentración de nutrimentos con la edad es relativamente poca. Otros investigadores mencionan que el orden de absorción de los elementos menores encontrados en las hojas de *V. guatemalensis* es $Al >>> Mn >> Fe > Zn > B >> Cu$ (Pérez et al. 1993; González y Fisher 1997).

Las especies *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* se consideran especies hiperacumuladoras de aluminio en su follaje y raíces (Pérez et al. 1993; González y Fisher 1997; Badilla 2012), fenómeno común en las especies de la familia Vochiseaceae (Cherney 1948; Cherney y Sporne 1976). En Costa Rica, para las especies anteriormente mencionadas, se encontraron concentraciones foliares de hasta 22.400 mg Al kg⁻¹ y 11.600 mg Al kg⁻¹ respectivamente (Pérez et al. 1993).

En general en la raíz el Al inhibe tanto la elongación como la división de las células, puede causar daño al unirse a las moléculas de ADN, cambia la fluidez y la permeabilidad de las membranas celulares, reduce la actividad de la ATPasa ligada a las membranas, inhibe la absorción de Ca y precipita los fosfatos, fenómenos que afectan negativamente el crecimiento de las especies no o poco tolerantes a la acidez del suelo (Cronan y Grigal 1995; Lenoble et al. 1996a,b; Rengel 1996; Yang et al. 2013) Para el caso de *V. guatemalensis*, González y Fisher (1997) mencionan a Matsumoto (1976) quien encuentra como posible proceso de acumulación de este mineral se debe a su

absorción por la rizosfera como un quelato de aluminio que se transloca hasta las hojas para ser depositado en la epidermis donde no causa daño.

3.3.5 Nutrimientos acumulados en los componentes de la biomasa aérea de la especie

Se entiende por nutrimentos acumulados en una especie forestal a la cantidad de elemento por unidad de masa para cada componente de la materia seca del árbol. Esta se estima mediante la multiplicación de la concentración del componente por su biomasa seca. Estos estudios permiten la determinación de la cantidad de nutrimentos exportados por la extracción de madera (i.e. los acumulados en el tronco incluyendo la corteza) así como la cantidad de elementos que podrían reciclarse (i.e. los acumulados en raíces, ramas y hojas). Para *V. guatemalensis* se han reportado varios trabajos sobre acumulación de nutrimentos en plantaciones de distintas edades en Costa Rica (Montagnini y Sancho 1994,1995; Di Stéfano y Fournier 1998; Montagnini 2000; Arias et al. 2011; Badilla 2012).

Montagnini y Sancho (1994) realizaron estudios sobre concentración y acumulación de nutrimentos de *V. guatemalensis* en plantaciones de 4 años y encontraron acumulaciones totales de N, P, K, Ca y Mg de 235, 52, 228, 727 y 90 kg ha⁻¹, respectivamente. Resultados similares fueron reportados por Montagnini y Sancho (1995) y Montagnini (2000) al investigar el crecimiento de esta especie en plantaciones de la región atlántica húmeda de Costa Rica encontrando valores totales de acumulación de N, P, K, Ca y Mg de 148, 32, 336,115 y 38, respectivamente; en plantaciones de 8 años. En el mismo estudio, *V. guatemalensis* alcanzó la mayor acumulación de Ca y K comparadas con otras tres especies nativas comparadas.

Arias et al. (2011) en un estudio con 6 especies forestales en 13 sitios de la región sur de Costa Rica determinaron la cantidad de N, P, K, Ca y Mg acumulados en la corteza y el tronco para estimar la exportación de estos elementos fuera de la plantación y su efecto sobre las reservas en el suelo. Para *V. guatemalensis* encontraron acumulaciones de 197,1; 5,7; 398,0; 7,0; 158,8 y 77,0 kg ha⁻¹ de N, P, K, Ca y Mg respectivamente, en plantaciones de 6 años con una densidad media de 1111 árboles ha⁻¹. Los autores de este trabajo resaltaban que, como consecuencia de la exportación como madera de los

elementos anteriores, la estabilidad de estos sitios se ve afectada, ya que el contenido de nutrimentos en el suelo posterior a la corta no será suficiente para otro período de cosecha. Un enfoque dentro de estos estudios de acumulación de nutrimentos es la determinación de índices de estabilidad de sitios, los cuales se estiman a partir de los datos de acumulación de nutrimentos por unidad de área y el contenido de los mismos en el suelo del sitio. Para *V. guatemalensis* se reportaron valores de 2,5 para N, 215,9 en P, 349,8 de K, 30,6 en Ca y 63,2 para el Mg los cuales indican inestabilidad en la cantidad disponible para un segundo periodo de producción (Arias et al. 2011).

Badilla (2012) elaboró un estudio de acumulación de nutrimentos para árboles de esta especie el cual comprendió edades entre 2 y 9 años. Encontró que la acumulación de los macronutrimentos sigue el orden de N>K>Ca>Mg>S>P. Para los elementos menores determinó que el Al es el elemento que más se acumula y los restantes nutrimentos analizados se acumulan según el orden de Mn>Fe>Zn>B>Cu (Cuadro 5).

Cuadro 5 Variación con el tiempo en la acumulación de nutrimentos para biomasa aérea total de árboles de *V. guatemalensis* en Costa Rica (adaptado de Badilla 2012)

Edad (años)	Elementos mayores (kg.ha ⁻¹)						Elementos menores (g.ha ⁻¹)					
	N	Ca	K	Mg	P	S	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al
2	23,8	11,2	12,3	3,1	1,2	1,6	105	4	36	1786	14	1894
3	75,2	40,8	53,7	15,6	4,9	8,8	756	30	133	2760	153	7563
4	97,2	66,0	72,6	21,1	6,0	16,4	1054	33	146	4970	139	10223
5	130,5	114,1	76,5	28,7	10,3	25,2	1012	51	135	3411	307	16293
8	207,2	124,6	144,4	32,7	15,1	20,8	1614	82	475	3931	196	21332
9	138,7	110,0	105,4	30,5	9,1	19,3	718	42	251	3633	199	16860

Di Stéfano y Fournier (1998) reportaron acumulaciones en el tronco en árboles de cuatro años de edad para esta especie de 103; 17,5; 235; 167,5 y 37,5 kg ha⁻¹ de N, P, K, Ca y Mg, respectivamente, de este estudio se concluye que el elemento que más se exporta es el K y no el Ca como lo habían reportado Montagnini y Sancho (1994) para plantaciones de 4 años en la región atlántica del país.

Montagnini y Sancho (1995) estudiaron la acumulación de nutrimentos para los tres componentes de la biomasa aérea de *V. guatemalensis*. Encontraron que más del 50 % del N total se acumula en las hojas y ramas, cantidad que no saldría del sitio. Para el

Ca, determinaron que casi 16% permanecería en el sitio por deposición en ramas y hojas, que 45 % del Mg total se acumula en ramas y hojas. Concluyen que dejar las ramas y hojas en el sitio podrían reducir considerablemente los impactos negativos de la extracción del tronco. Montagnini (2000) reportó para la *V. guatemalensis* las acumulaciones más elevadas de K y Ca en la biomasa que cayó al suelo en comparación con otras especies que se desarrollaron en la misma plantación.

Varios estudios sobre reciclaje de nutrimentos en plantaciones de esta especie en el piedemonte y las llanuras de la región Caribe de Costa Rica se han realizado de la Estación Biológica Experimental La Selva y el valle Central de Costa Rica (Montagnini et al. 1993; Montagnini y Sancho 1994 1995; Montagnini 2000; Di Stéfano y Fournier 2005; Byard et al. 1996). Estos trabajos muestran incrementos en la cantidad de bases y una disminución en la acidez del suelo como producto del reciclaje de nutrimentos en la hojarasca, y la extracción de elementos responsables de la acidez del suelo como el aluminio.

4 Materiales y Métodos

4.1 Ubicación de los sitios de muestreo

Los sitios de estudio se ubican en el cantón de Guácimo, en plantaciones aledañas y del campus de la Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda (EARTH) en Las Mercedes de Guácimo, vertiente Caribe de Costa Rica (10,1667° N, 83,6167° O).

Del trabajo del ITCR (2008) se obtuvo la clasificación de los ecosistemas de estudio según el sistema de zonas de vida de Holdridge como Bosque Muy Húmedo Premontano con transición a basal y Bosque Muy Húmedo Tropical con transición a premontano (Figura 3). La elevación del lugar es de 64 msnm, con una precipitación media anual de 3.381 mm distribuidos a través de todo el año (sin época seca definida) y una temperatura promedio anual de 25°C con poca fluctuación mensual (Figura 4).

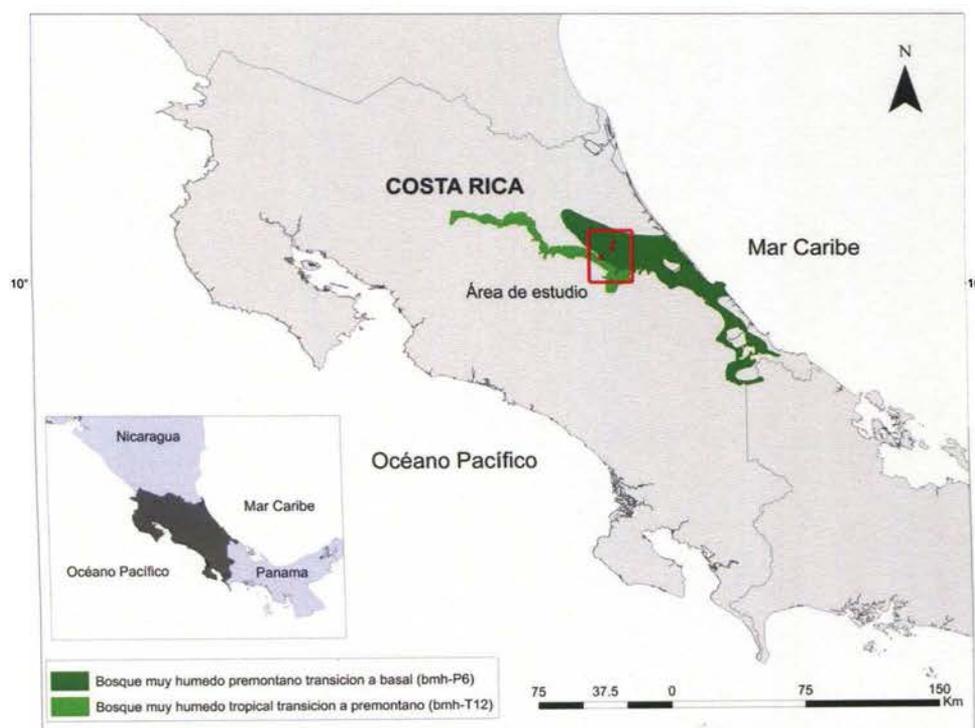


Figura 3 Localización geográfica de los sitios de estudio y muestreo y clasificación según el sistema de las zonas de vida de Holdridge.

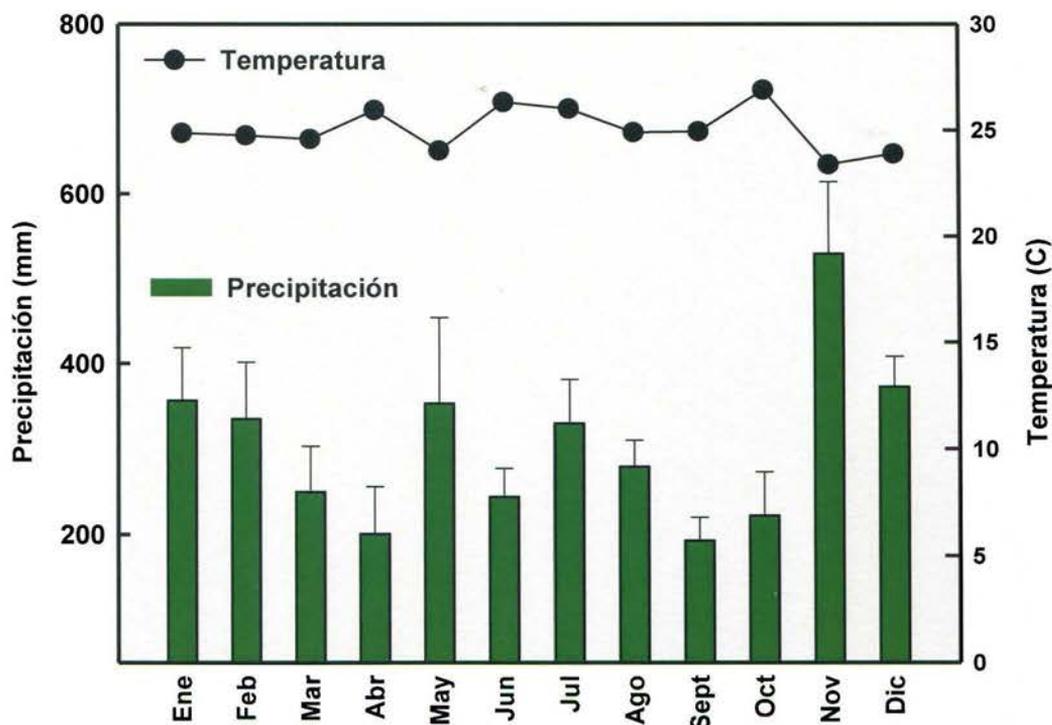


Figura 4. Precipitación y temperatura media mensual para los sitios de estudio en la región Caribe de Costa Rica, 2013. Datos corresponden al periodo comprendido entre 1996 y 2010 registrados en la estación meteorológica de la EARTH.

Los suelos del área de trabajo se forman a partir de sedimentos depositados en forma aluvial como materiales retrabajados derivados de coladas de lava, lahares, rocas piroclásticas, ignimbritas, rocas andesíticas, basaltos, así como cenizas volcánicas retrabajadas del Cuaternario y pocas rocas sedimentarias del Terciario (Dóndoli et al. 1968). En la región se presenta un afloramiento de cordones paralelos a la costa formados por solevantamiento de la planicie costera y que conforman una banda litoral flandense de 10 a 15 km que permitió el desarrollo de una llanura a nivel de base recubierta de selva húmeda (Bergoeing 1998).

Estos suelos se clasificaron como **Andic Humudepts** y **Typic Humudepts**, suelos bien drenados con un desarrollo pedogenético incipiente a partir de aluviones de sedimentos volcánicos anteriormente descritos, con altos contenidos de materia orgánica y baja cantidad de bases (Sancho et al. 1989); los mismos presentan de acuerdo con Arias et al. (2010) una mineralogía de arcilla predominantemente metahalosítica y esmectítica. Con los datos de Badilla (2012) incluidos en el Cuadro 6 se puede detallar la fertilidad natural.

Cuadro 6. Parámetros de fertilidad de los suelos en las plantaciones de *V. guatemalensis* estudiadas en la región Caribe de Costa Rica. Coeficientes de variación de las medias se indican entre paréntesis. Numero de muestras = 6.

Variable	Unidades	Valores
pH		4,8 (7)
Ca	[cmol (+) L ⁻¹]	3,4 (90)
Mg	[cmol (+) L ⁻¹]	1,5 (92)
K	[cmol (+) L ⁻¹]	0,1 (94)
Acidez	[cmol (+) L ⁻¹]	1,3 (81)
CICE*	[cmol (+) L ⁻¹]	6,3 (64)
P	[mg L ⁻¹]	3 (52)
Zn	[mg L ⁻¹]	3 (45)
Cu	[mg L ⁻¹]	9 (34)
Fe	[mg L ⁻¹]	120 (20)
Mn	[mg L ⁻¹]	35 (57)
MO*	%	5,9 (44)
SA*	%	28 (88)

* CICE: Capacidad de intercambio catiónico efectiva; SA: Saturación de la acidez; MO: Materia orgánica.

4.2 Muestreo, análisis de laboratorio y análisis estadístico

Se utilizó el método de falsas series de tiempo para la determinación del comportamiento en la acumulación y variación de nutrimentos en árboles de *V. guatemalensis* de edades entre 2 y 21 años. Pese a algunas críticas realizadas a este método, se considera adecuado cuando los rodales se encuentran bajo condiciones ambientales y prácticas de manejo de plantación similares (Johnson y Miyanihy 2008).

El presente estudio se llevó a cabo, parcialmente, a partir de datos obtenidos por Badilla (2012) los cuales se encuentran disponibles en la base de datos del Laboratorio de Recursos Naturales del Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica (CIA-UCR), así como árboles obtenidos en 7 plantaciones de los sitios descritos anteriormente. Con el fin de optimizar el alcance de este trabajo se seleccionaron árboles dominantes y codominantes que: a) no presentaron síntomas de enfermedades o deficiencias nutricionales y b) fueron representativos de la plantación, asumiéndose un buen estado nutricional. Una vez seleccionados los árboles se les midió el diámetro a altura de pecho (DAP) y la altura total.

En las plantaciones de menos de 10 años de edad se muestrearon dos árboles, para el resto se tomó solamente un árbol por plantación. Los árboles se talaron y se separaron sus componentes (tronco, ramas primarias, ramas secundarias y hojas) a los cuales se les determinó su biomasa fresca. Dicho trabajo se realizó durante el inicio de la época lluviosa, entre los meses de abril y mayo del 2013. Para cada componente por árbol seleccionado se extrajo una muestra representativa (1 kg) que se analizaron en el Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica. La concentración de P, Ca, Mg, K, S, Fe, Mn, Cu, Zn, B y Al se analizó en un aparato de espectrometría de emisión modelo ICP OES Perkin Elmer® Optima 8300 siguiendo la metodología descrita por Kalra (1998). El contenido de humedad se analizó por gravimetría y la concentración de N mediante combustión seca en un analizador Elemental® rapid No 3.

Los valores obtenidos de concentración de nutrimentos por componente para cada árbol muestreado se introdujeron a una base de datos. Con los datos de humedad de las muestras se determinó la biomasa seca de cada componente de la biomasa aérea. Se calculó la acumulación de nutrimentos por componente, multiplicando la biomasa seca por la concentración de acuerdo con las siguientes formulas:

Para los macro nutrimentos:

$$\text{kg nutrimento componente}^{-1} = \text{biomasa seca del componente (kg)} * \frac{\text{nutrimento (\%)}}{100}$$

Para los elementos menores:

$$\text{g elemento componente}^{-1} = \text{biomasa seca del componente (kg)} * \frac{\text{elemento (ppm)}}{1000}$$

Con los datos anteriores más los obtenidos por Badilla (2012) se construyó una matriz de datos para el análisis de acumulación de biomasa y nutrimentos así como la variación en la concentración por componente del árbol. Para estos análisis se consideraron la edad y el DAP como variables independientes; sin embargo debido a que el DAP es un parámetro de crecimiento que se puede obtener directamente en el campo, en los cálculos se prefirió esta variable a la edad de los árboles que puede o no representar el crecimiento real de manera indirecta si otros factores ambientales no afectan negativamente el crecimiento de la especie.

Los datos obtenidos por Badilla (2012) no reportaron los valores de DAP de los árboles, por lo que éstos se calcularon mediante los modelos alométricos propuestos por Fonseca et al. (2009) para esta especie, dado que éstos presentan un excelente ajuste ($R^2 > 0,95$) y pruebas de bondad de ajuste significativas al 95%. Así se estimó el DAP en función de la cantidad de biomasa seca. Con los datos de ramas primarias y secundarias se calculó las medias ponderadas para reportar un solo componente de ramas.

Se ajustaron modelos de regresión lineal para cada componente del árbol tomando la variable DAP como variable independiente y la biomasa de cada componente, la concentración y la acumulación de nutrimentos (N, P, Ca, Mg, K, S, Fe, Mn, Cu, Zn, B y Al) como variables dependientes.

Se elaboraron tres tipos de modelos: (1) hipótesis nula: empleando la forma $y = b_0$ (2) un modelo lineal que incluía intercepto y pendiente $y = b_0 + b_1x$ y (3) un modelo sin el intercepto $y = b_1x$. Estos modelos se probaron con las variables originales (sin transformar) y con las variables transformadas de forma logaritmo natural (\ln) e inversa (α^{-1}), con el objetivo de mejorar su ajuste tal como proponen por otros autores (Chave et al. 2001; Chave et al. 2005; Montero y Montagnini 2006; Basuki et al. 2009; Fonseca et al. 2009). Así, para la acumulación de nutrimentos se analizó un total de 144 modelos de regresión para determinar el más adecuado según el nutrimento evaluado por componente. En el caso de la concentración se evaluó un total de 108 modelos.

Para dichos modelos se evaluó el R^2 , la probabilidad p del modelo y de los parámetros de regresión b_0 y b_1 , así como pruebas de normalidad de los datos y pruebas de varianza de constantes. Para el análisis de concentración de nutrimentos cuando ninguno de los tres modelos mencionados presentara significancia estadística, se calculó el promedio de los datos con su respectivo error estándar. Para los modelos que resultaron de la transformación logarítmica natural (\ln) se calculó un factor de corrección según lo expuesto por Sprugel (1983) con el fin de mejorar la precisión de las estimaciones de los mismos. Los modelos se desarrollaron mediante el uso de los paquetes informáticos Sigmaplot[®] e InfoStat[®].

5 Producción de biomasa aérea de árboles de *Vochysia guatemalensis* en el Trópico Muy Húmedo de Costa Rica

5.1 Introducción

El incremento de áreas deforestadas por cambio de uso de la tierra en el trópico húmedo costarricense ha sido un factor potenciador del proceso de degradación de los suelos. Desde los años sesenta el desarrollo de la producción ganadera provocó la transformación de grandes extensiones de bosque tropical a pasturas (Montagnini et al. 2003), en las cuales el sobrepastoreo provocó un descenso en su fertilidad natural a niveles sobre su punto de retorno lo que las convierte en insostenibles dentro del ámbito productivo (Sánchez 1981; Fisher 1995; Montagnini et al. 2003). El proceso de degradación de suelos se debe su erosión y lavado lo que dificulta la posibilidad de realizar actividades agrícolas y forestales (Carpenter et al. 2004) acompañados de movimientos en masa como deslizamientos que afectan a los pobladores de las localidades aledañas.

Varios autores han realizado trabajos en Costa Rica sobre la restauración de estas áreas mediante la reforestación con especies nativas y algunas introducidas o exóticas (Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Carpenter et al. 2004; Calvo et al. 2007; Boley et al. 2009; Di Stefano y Fournier 2009). Con este fin *Vochysia guatemalensis* Donn. Smith se destaca como una especie nativa de crecimiento muy rápido cuyo desarrollo es prominente aún en sitios de baja fertilidad (Pérez et al. 1993; Arias 1994; Butterfield y Espinoza 1995; Montagnini 2002; Delgado et al. 2003; Alice et al. 2004; Piotto et al. 2010) aunque variable según la procedencia del material genético (Cornelius y Mesén 1997; González y Fisher 1997) Estos resultados demuestran el potencial de esta especie en la regeneración de estos sitios y la capacidad productiva de esta como alternativa tanto en plantaciones puras y mixtas, así como en sistemas silvipastoriles (Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Montagnini 2007).

En Costa Rica cerca de 947 ha han sido plantadas con esta especie, con un ritmo de reforestación en el año 1990 de 10 hectáreas por año, para luego incrementar a tasas superiores a 50 hectáreas por año hasta el 2000 (Solís y Moya 2006). Se han estimado producciones entre 272 – 430 m³ ha⁻¹ en plantaciones de esta especie ubicadas en el

trópico húmedo de Costa Rica, con rotaciones entre 14 y 25 años (Alice et al. 2004; Petit y Montagnini 2004; Solís y Moya 2006; Piotto et al. 2010).

La estimación de biomasa en un ecosistema forestal permite estimar la fijación de carbono y acumulación de materia orgánica a lo largo del tiempo, cuantificar la cantidad de nutrientes en diferentes partes de las plantas o estratos de la vegetación y comparar distintos tipos de especies o vegetación similares en diferentes sitios (Fonseca et al. 2009).

De manera parcial dentro del ciclo de crecimiento de una plantación de *Vochysia guatemalensis* la producción de biomasa (Montagnini 2000), su incorporación en el ecosistema (Montagnini et al. 1993) y su reciclaje (Di Stéfano y Fournier 2005; Fonseca et al. 2012) son importantes para cuantificar los cambios que se producen en el mismo. Los estudios de corto plazo sobre la acumulación de biomasa y crecimiento de esta especie se deben a varios autores (Di Stéfano y Fournier 1994,1998; Butterfield y Espinoza 1995; Montagnini 2000; Arias 2004; Carpenter et al. 2004; Calvo et al. 2007; Arias et al. 2011), aunque pocos se centran en la dinámica de su acumulación (Montero y Montagnini 2005; Fonseca et al. 2009) por lo que se establece el objetivo del presente trabajo en estimar el crecimiento y el incremento de la biomasa aérea en árboles con edades desde 2 hasta 21 años.

5.2 Materiales y Métodos

5.2.1 Sitios de estudio

Los sitios de estudio se ubican en el cantón de Guácimo, en plantaciones aledañas y del campus de la Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda (EARTH) en Las Mercedes de Guácimo, vertiente Caribe de Costa Rica (10,1667° N, 83,6167° O).

Se clasifican de acuerdo con el sistema de zonas de vida de Holdridge (ITCR 2008) como Bosque Muy Húmedo Premontano con transición a basal y Bosque Muy Húmedo Tropical con transición a premontano. La elevación del lugar es de 64 msnm, con una precipitación media anual de 3.381 mm distribuidos a través de todo el año (sin época seca definida) y una temperatura promedio anual de 25°C con poca fluctuación mensual.

Los suelos se clasificaron como **Andic Humudepts** y **Typic Humudepts**, suelos bien drenados con un desarrollo pedogenético incipiente a partir de aluviones de sedimentos volcánicos, con altos contenidos de materia orgánica y baja cantidad de bases (Sancho et al. 1989).

5.2.2 Muestreo, análisis de laboratorio y estadísticos

Se utilizó el método de falsas series de tiempo para la determinación del comportamiento en la acumulación y variación de nutrimentos en árboles de *V. guatemalensis* de edades entre 2 y 21 años. Pese a algunas críticas realizadas a este método, se considera adecuado cuando los rodales se encuentran bajo condiciones ambientales y prácticas de manejo de plantación similares (Johnson y Miyanihsy 2008).

El presente estudio se llevo a cabo, parcialmente, a partir de datos obtenidos por Badilla (2012) los cuales se encuentran disponibles en la base de datos del Laboratorio de Recursos Naturales del Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica (CIA-UCR), así como árboles obtenidos en 7 plantaciones de los sitios descritos anteriormente. Con el fin de optimizar el alcance de este trabajo se seleccionaron árboles dominantes y codominantes que: a) no presentaron síntomas de enfermedades o deficiencias nutricionales y b) fueron representativos de la plantación, asumiéndose un buen estado nutricional. Una vez seleccionados los árboles se les midió el diámetro a altura de pecho (DAP) y la altura. Dicho trabajo se realizó durante el inicio de la época lluviosa, entre los meses de abril y mayo del 2013. Para cada componente por árbol seleccionado se extrajo una muestra representativa (1 kg) y se analizó el contenido de humedad por gravimetría.

Los datos obtenidos por Badilla (2012) no reportaron los valores de DAP de los árboles, por lo que estos se calcularon mediante los modelos propuestos por Fonseca et al. (2009) para esta especie dado que ellos presentan un excelente ajuste ($R^2 > 0,95$), un valor $p < 0,0000$ y pruebas de bondad de ajuste significativas al 95%. Así se estimó el DAP en función de la cantidad de biomasa seca. Con los datos de ramas primarias y secundarias se calculó su biomasa para reportar un solo componente de ramas. Con esta información se generó una base de datos organizada por componente del árbol, en función del DAP siguiendo un orden ascendente. Para su posterior análisis, se realizaron transformaciones de los datos de forma logaritmo natural (\ln) e inversa (α^{-1}),

obteniéndose como resultado tres juegos de datos, con el objetivo de mejorar el ajuste de los modelos posteriores.

Se ajustaron modelos de regresión lineal para cada componente del árbol tomando la variable DAP como variable independiente y la biomasa de cada componente como variables dependientes.

Se elaboraron tres tipos de modelos: (1) hipótesis nula: empleando la forma $y = b_0$ (2) un modelo lineal que incluía intercepto y pendiente $y = b_0 + b_1x$ y (3) un modelo sin el intercepto $y = b_1x$. Estos modelos se probaron con las variables originales (sin transformar) y con las variables transformadas de forma logaritmo natural (\ln) e inversa (α^{-1}), con el objetivo de mejorar su ajuste tal como proponen por otros autores (Chave et al. 2001; Chave et al. 2005; Montero y Montagnini 2006; Basuki et al. 2009; Fonseca et al. 2009). Así, para la acumulación de nutrimentos se analizó un total de 144 modelos de regresión para determinar el más adecuado según el nutrimento evaluado por componente. En el caso de la concentración se evaluó un total de 108 modelos.

Para dichos modelos se evaluó el R^2 , la probabilidad p del modelo y de los parámetros de regresión b_0 y b_1 , así como pruebas de normalidad de los datos y pruebas de varianza de constantes. Para el análisis de concentración de nutrimentos, cuando ninguno de los tres modelos mencionados presentara significancia estadística, se calculó el promedio de los datos con su respectivo error estándar. Para los modelos que resultaron de la transformación logarítmica natural (\ln) se calculó un factor de corrección según lo expuesto por Sprugel (1983) con el fin de mejorar la precisión de las estimaciones de los mismos. Los modelos se desarrollaron mediante el uso de los paquetes informáticos Sigmaplot® e InfoStat®.

5.3 Resultados y Discusión

5.3.1 Variación de la biomasa aérea con el diámetro de altura de pecho (DAP) y la edad de los árboles

En el presente estudio se determinó el crecimiento de árboles de *V. guatemalensis* expresado como acumulación de biomasa de follaje, ramas, fuste y total empleando una serie falsa de tiempo con edades entre 2 y 21 años (Cuadro 7). Para estudiar el comportamiento de las variables de estudio se desarrollaron varios modelos de los cuales los de mejor ajuste estadístico se incluyen en Cuadro 8. Este comportamiento del crecimiento concuerda con lo encontrado previamente por varios autores con tasas de crecimiento superiores a las de otras especies nativas que crecen en el mismo ambiente ecológico como *Stryphnodendro. microstachyum*, *Vochysia ferruginea* y *Hyeronima. alchorneoides* (Montagnini 2002; Alice et al. 2004; Piotto et al. 2010).

La producción de biomasa aérea de follaje y ramas (copa) es similar y diferente de la encontrada para fuste y la biomasa total. Para las dos primeras variables la biomasa tiende a crecer lentamente pero se estabiliza una vez que se forma la copa; la autopoda y la dehiscencia natural o inducida por plagas durante el periodo de crecimiento estudiado permite explicar el comportamiento de los datos (Fournier y Di Stefano 2000; Di Stefano y Fournier 2005).

Se observó un incremento exponencial en la biomasa aérea total y del fuste asociado a un aumento del DAP (Figura 5) con un crecimiento inicial lento al inicio y mucho más acelerado en adelante hasta un DAP del fuste de 42 cm. El crecimiento total se puede expresar como bueno, regular o malo empleando como variables la altura o el DAP o a través de los índices de sitio que se han calculado para esta especie (Barraza y Díaz 1999; Solís y Moya 2006).

Cuadro 7. Biomasa seca de los distintos componentes de los árboles de *V. guatemalensis* estudiados.

DAP	Edad	Follaje	Ramas	Fuste	Total
cm	años	kg árbol ⁻¹			
7	2	3	0	4	7
12	3	3	9	13	25
14	3	6	13	18	38
14	4	7	2	17	26
18	5	13	11	37	60
22	10	5	11	120	136
25	8	39	72	114	224
25	9	23	46	128	197
27	14	12	56	185	254
28	11	7	12	235	255
29	16	9	39	162	209
41	21	7	79	624	710
42	13	6	31	426	463

El ajuste de los modelos obtenidos en el presente estudio (Cuadro 8) fue aceptable comparados con los modelos elaborados por Fonseca et al. (2009) para cada uno de los componentes estudiados para esta misma especie (Figura 5). Se presentaron leves desviaciones de los modelos desarrollados en el presente estudio con los anteriormente mencionados cuando los datos del DAP fueron superiores a 30 cm. Dichas variaciones se deben a la diferencia de datos (n del modelo) con el que se elaboraron los modelos, así como la clase diamétrica de los árboles estudiados, sumado a la transformación de raíz cuadrada empleada por Fonseca et al. (2009) para la construcción de sus modelos.

Cuadro 8. Modelos alométricos para la estimación de la biomasa seca de los distintos componentes a partir del DAP (x) de los árboles de *Vochysia guatemalensis* estudiados en la región Caribe de Costa Rica ($n=13$). Los coeficientes b_0 y b_1 fueron estadísticamente significativos ($p<0.05$).

Componente	Modelo seleccionado	b_0^*	$b_{0(E.E)^*}$	b_1^{**}	$b_{1(E.E)}$	R^2	FC^{**}
Follaje	$y=\exp(b_1 \ln x)$			0,680	0,060	0,920	1,02
Ramas	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-5,410	1,552	2,668	0,503	0,719	1,46
Fuste	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-4,800	0,367	2,988	0,119	0,983	1,02
Total	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-3,411	0,339	2,658	0,110	0,981	1,01

* (E.E)= error estándar; ** FC= factor de corrección según Sprugel (1983) para los modelos con \ln .

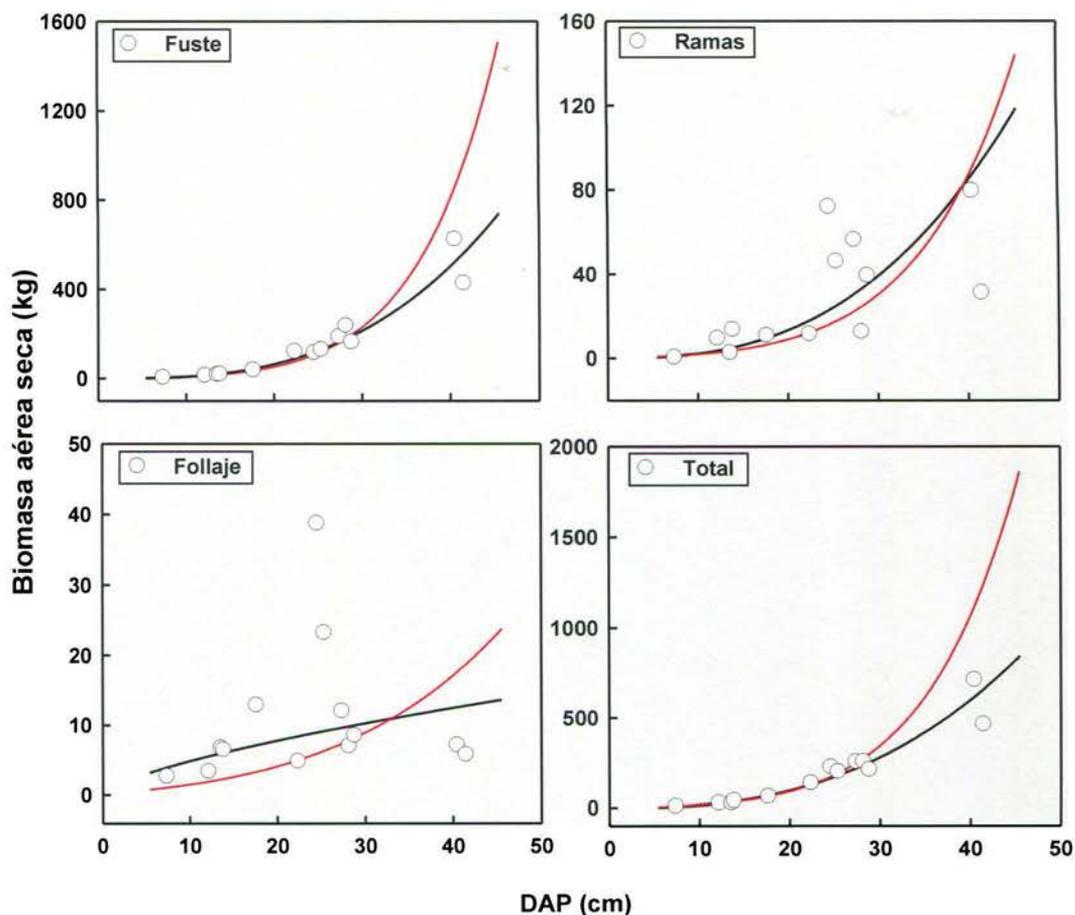


Figura 5. Comparación entre distintos modelos que analizan la relación entre los componentes de la biomasa aérea y el DAP de árboles de *Vochysia guatemalensis*. La línea estimada mediante los modelos de Fonseca et al. (2009) se representan con las líneas en rojo y los datos del presente trabajo se representan con círculos en blanco y con líneas negras los modelos ajustados.

Los resultados encontrados en el presente estudio concuerdan con los de Montero y Montagnini (2006), quienes elaboraron modelos alométricos para estimar la biomasa de los distintos componentes para 10 especies forestales, entre ellas *V. guatemalensis*. Dichos autores encontraron que en promedio los modelos para la estimación de la biomasa del fuste en función del DAP mostraron una correlación $R^2 = 0,97$, las ramas un $R^2 = 0,75$, follaje $R^2 = 0,87$ y la biomasa seca aérea total presentó un $R^2 = 0,97$; Fonseca et al. (2009) también encontraron valores de R ajustados superiores a 0,89 para los modelos alométricos reportados para esta misma especie. Para otras especies forestales, modelos alométricos similares han sido reportados para la determinación de la biomasa aérea del árbol (Chave et al. 2001; Chave et al. 2005; Montero y Montagnini 2006; Segura et al. 2006; Redondo 2007; Basuki et al. 2009; Ruiz 2011).

La transformación de los datos mediante la forma logarítmica mejoró sustancialmente el ajuste del modelo de regresión, logrando elevar el coeficiente de determinación (R^2), sin que los supuestos de normalidad de los datos y la varianza de constantes dejen de cumplirse. Baskerville (1972) recomienda la transformación de los datos a su forma logarítmica para aplicar modelos de regresión para estimaciones alométricos de plantaciones forestales. La estimación del factor de corrección para estos modelos mejora la precisión y constituye una herramienta estadística importante que remueve el sesgo sistemático (Sprugel 1983). Este factor de corrección ha sido utilizado y recomendado por otros autores (Chave et al. 2005; Montero y Montagnini 2006; Segura et al. 2006; Redondo 2007; Basuki et al. 2009).

Como resultado del estudio de los modelos desarrollados, se encontró que la correlación entre las variables de biomasa aérea y la edad transformadas presentó un menor ajuste estadístico que la correlación entre las variables de biomasa aérea y el DAP. Lo anterior puede deberse a que la variable edad adolece de más ruido (variaciones causadas por condiciones ambientales no consideradas en el modelo) que el DAP, la cual es una variable cuantificada directamente en el campo, debido a que varios factores silviculturales la afectan, en particular las plantaciones tardías, imprecisiones al documentar la edad entre otras. Los valores estimados mediante los modelos desarrollados para fuste y biomasa total contra los valores reales presentaron una buena correlación (Anexo 1).

El incremento de la biomasa aérea calculado mediante los modelos desarrollados en el presente trabajo son similares los mencionados en la literatura (Di Stéfano y Fournier 1994; Ugalde et al. 2002; Calvo et al. 2007; Fonseca et al. 2009; Badilla 2012). En la Figura 6 se presentan la variación de la biomasa calculada en función del diámetro de los árboles para cinco diámetros notándose que: 1) hasta 10 cm de DAP el crecimiento de los componentes varía poco; 2) después de 25 cm de DAP el fuste y las ramas crecen en diferentes magnitudes; 3) cuando el DAP es mayor a los 35 cm el follaje se mantiene constante.

En la Figura 6 se muestra la variación en la distribución porcentual de la biomasa aérea de los árboles en estudio conforme incrementa el DAP de los mismos. Se observa que durante los primeros estadios del individuo la fracción imperante es el follaje, para posteriormente incrementar el ritmo de acumulación de materia seca en el fuste, a la vez que los otros dos componentes continúan incrementando pero a tasas más bajas comparadas con el fuste.

Arias et al. (2011) calcularon la variación de los componentes de la biomasa en árboles de una plantación de *V guatemalensis* de seis años según clases diamétricas y mencionan un incremento en el fuste conforme a un aumento del DAP y variaciones erráticas en la producción de biomasa de follaje y ramas con relación al mismo parámetro. Otros estudios de variación de los componentes de la biomasa aérea han sido reportados para otras especies como *Pinus taeda* y *Betula* spp. con edades hasta de 60 años (Switzer et al. 1968) y *Eucaliptus alba* (Laclau et al. 2000) y clones de *Eucaliptus* sp. (Laclau et al. 2003) quienes presentan incrementos de la biomasa del fuste así como altibajos en la fracción del follaje a lo largo de una serie de tiempo de ocho años.

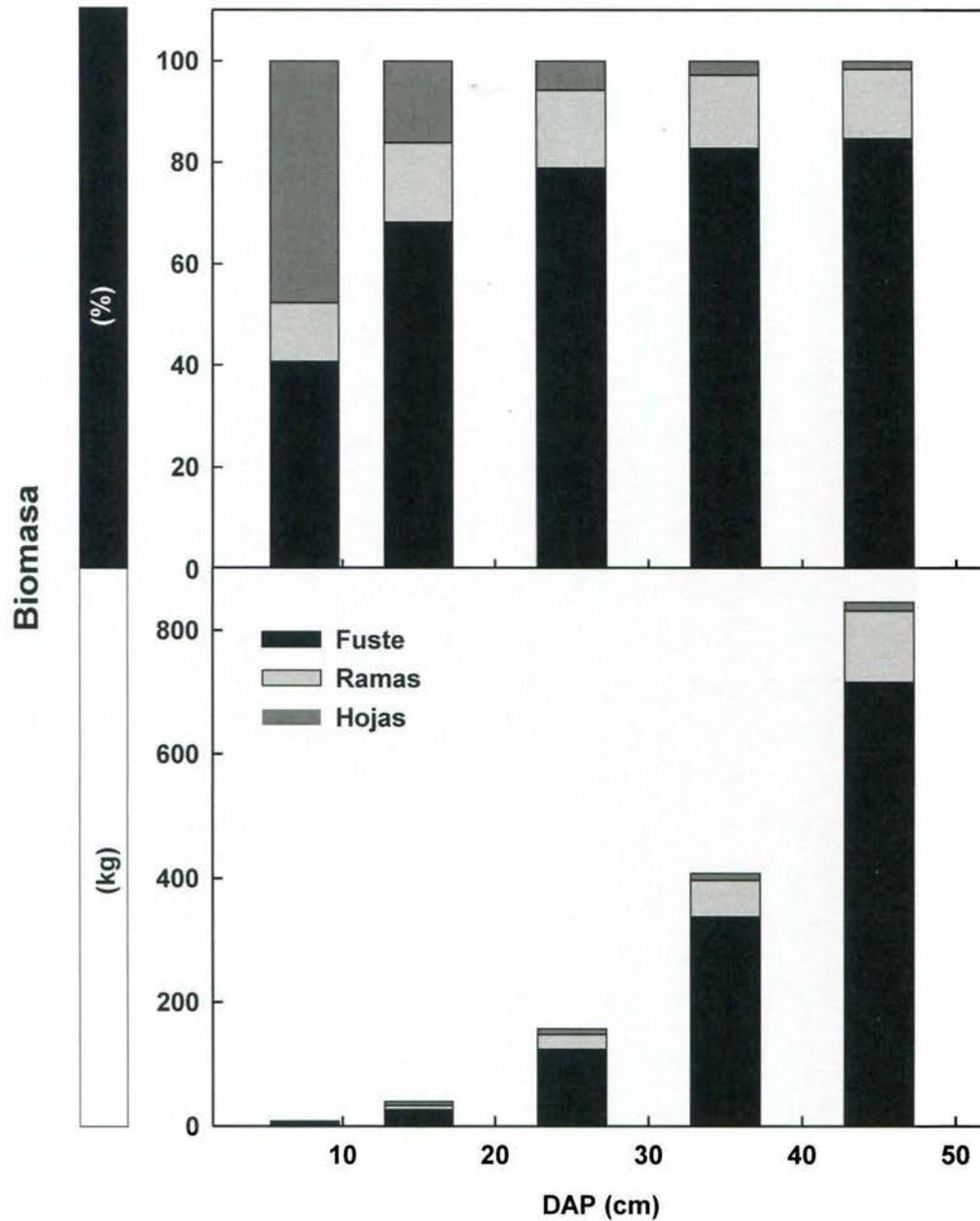


Figura 6. Distribución de la biomasa aérea total según el DAP para árboles de *Vochysia guatemalensis* en plantaciones puras de la región Caribe de Costa Rica. Los datos proceden de estimaciones según los modelos propuestos (Cuadro 8)

5.3.2 Relaciones entre los componentes de la biomasa de los árboles

En el presente estudio se evaluaron las distintas relaciones entre los componentes de la biomasa aérea para cada árbol estudiado entre edades de 2-21 años (Cuadro 9), de manera similar a lo realizado en coníferas de ciclo corto y largo por Switzer et al. (1968).

Cuadro 9. Relaciones de biomasa seca entre los distintos componentes de los árboles de *Vochysia guatemalensis* estudiados (datos reales).

DAP (cm)	Ramas/Fuste	Follaje/Fuste	(Follaje + Ramas)/Fuste
7,40	0,07	0,64	0,71
12,20	0,73	0,26	0,99
13,61	0,14	0,39	0,53
13,89	0,74	0,35	1,09
17,66	0,29	0,35	0,64
22,40	0,09	0,04	0,13
24,59	0,63	0,34	0,97
25,40	0,36	0,18	0,54
27,40	0,30	0,06	0,37
28,20	0,05	0,03	0,08
28,84	0,24	0,05	0,30
40,50	0,13	0,01	0,14
41,50	0,07	0,01	0,09

En general, las relaciones entre componentes de la biomasa aérea tienden a decrecer con el aumento del DAP (Cuadro 9) debido a que si bien la biomasa de follaje y de fuste aumenta, la del fuste lo hace más aceleradamente (Cuadro 9). Lo encontrado se nota mejor para la relación follaje/fuste, sobresaliendo el hecho de que la contribución porcentual del fuste constituye más del 50% del total de biomasa a partir de la edad de cuatro años, similar a lo encontrado para *Eucalyptus*, *Pinus*, *Araucaria* y *Gmelina* en Brasil (Hagg 1983) y para *A. acuminata* en Costa Rica (Segura et al. 2005). La relación ramas/fuste no se expresa de la misma manera debido probablemente a la variación introducida por la autopoda de la especie y su carácter caducifolio (Di Stéfano y Fournier 2005). La relación (follaje + ramas)/ fuste se comporta en forma similar a la relación follaje/fuste por las mismas razones anteriormente mencionadas (influenciada por el incremento del fuste conforme aumenta el DAP).

Al determinar el comportamiento de estas relaciones mediante modelos de regresión partiendo del DAP como variable regresora, con el fin de encontrar algún patrón relacionado con el desarrollo de esta especie, se encontró que las relaciones follaje/fuste (logarítmica negativa) y (follaje + ramas) / fuste (lineal negativa) son estadísticamente significativas (Cuadro 10 y Figura 7).

Cuadro 10. Modelos de regresión para la estimación de las relaciones entre los componentes de biomasa aérea de los árboles de *Vochysia guatemalensis* en plantaciones puras de la región Caribe de Costa Rica.

Relación	Modelo seleccionado	b_0^{**}	$b_{0(E.E)^*}$	b_1^{**}	$b_{1(E.E)}$	R^2
Follaje/fuste	$y = b_0 + b_1 \ln x$	1,299	0,155	-0,357	0,050	0,822
(Ramas + follaje) / fuste	$y = b_0 + b_1 x$	1,072	0,189	-0,024	0,007	0,491

* (E.E)= error estándar, **Los coeficientes b_0 y b_1 fueron estadísticamente significativos ($p < 0.05$).

Los modelos que explican las relaciones entre las variables presentan un grado de correlación aceptable ($R^2 = 0,822$) y moderadamente aceptable ($R^2 = 0,491$), estadísticamente significativas ($p < 0,001$). Esto último explica que dentro del rango de edades estudiado, conforme el árbol crece la tendencia del mismo será aumentar la biomasa de follaje a menor ritmo que el incremento de la biomasa del fuste, datos que coinciden con lo estudiado por Switzer et al. (1968) para plantaciones de *Pinus taeda* hasta 60 años de edad; los mismos autores mencionan que en estadios más tardíos, estas relaciones tienden a ser muy bajas indicando un crecimiento acelerado en la biomasa del fuste y un comportamiento estable de la biomasa del follaje.

Switzer et al. (1968) evaluaron las relaciones de biomasa de ramas y fuste en coníferas perennifolias. Sin embargo para el presente estudio estas relaciones no mostraron tendencia explicable desde el punto de vista estadístico (valores $p < 0,001$), lo que se debe probablemente a lo descrito por Di Stéfano y Fournier (2005) para *V. guatemalensis*, especie con un patrón de caída de hojarasca y auto poda de ramas.

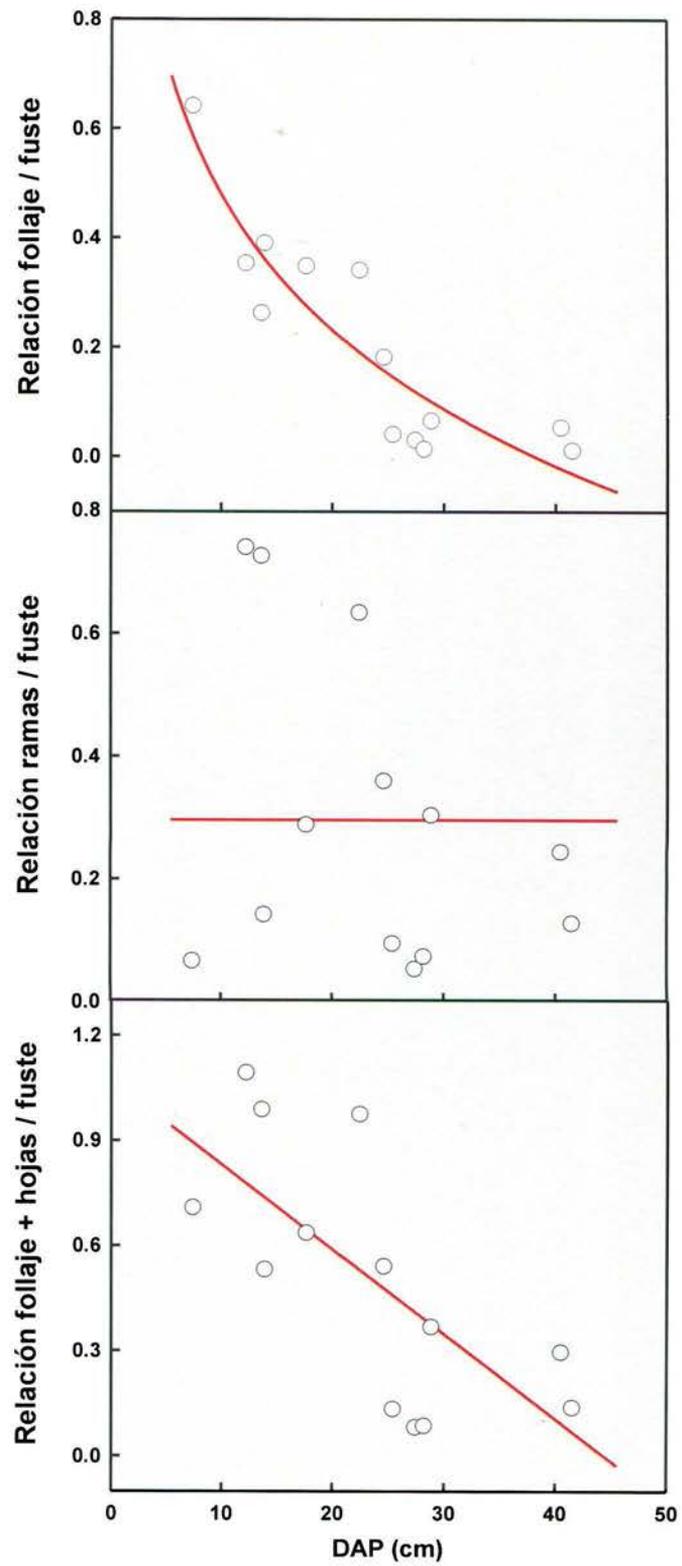


Figura 7. Relación entre los cocientes de la biomasa del follaje y de las ramas contra el fuste en función del DAP de árboles de *V. guatemalensis*.

En la Figura 8 se aprecia que la biomasa de fuste y follaje tienen un comportamiento particular diferenciado, mientras que el fuste mantiene un crecimiento exponencial hasta la última edad comparada, el follaje sigue un patrón de estabilidad (Cuadro 7) lo que se explica por la competencia interespecífica de los árboles cuando no se hacen raleos oportunos. El punto de inflexión entre ambas curvas denota que a partir de un diámetro superior a 25 cm (aproximadamente 10 años edad) el árbol sigue creciendo con incrementos mayores a los de diámetros menores, a pesar de la disminución de área foliar. La idea de que esta especie tiende a perder biomasa de fuste por efecto de problemas fitosanitarios en etapas tempranas mencionada por Solís y Moya (2006) no parece tener sustento real con base en los resultados obtenidos en el presente trabajo.

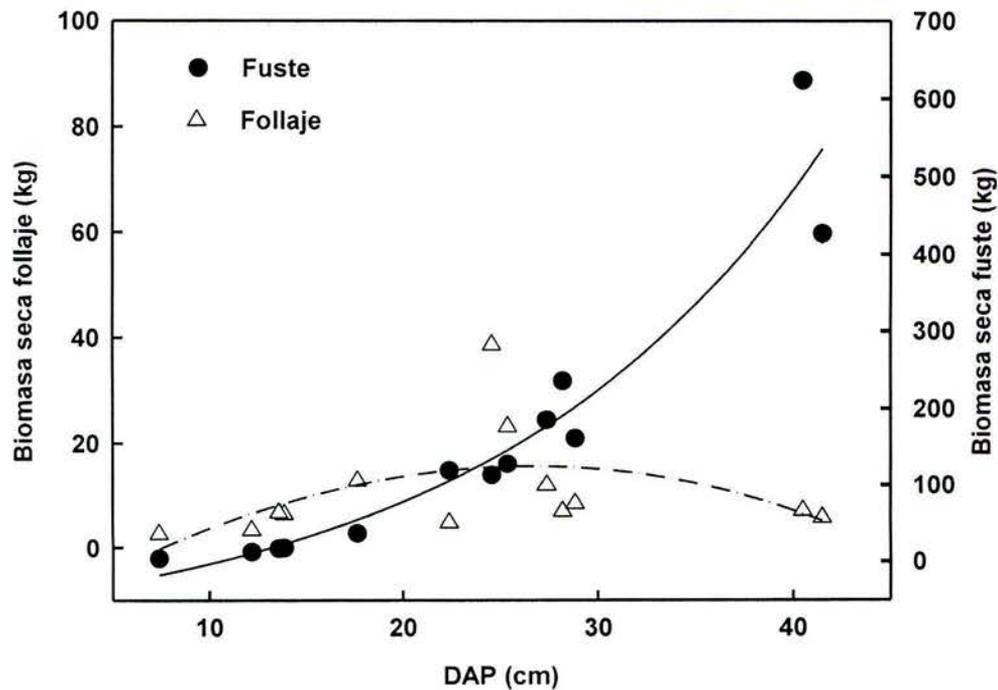


Figura 8. Comportamiento de la biomasa seca del follaje y del fuste de los árboles de *V. guatemalensis* estudiados. Línea negra y discontinua representan los modelos de mejor ajuste para el fuste y el follaje respectivamente.

Este comportamiento ha sido reportado por varios autores (van der Driessche 1984; Laclau et al. 2000; Laclau et al. 2001; Laclau et al. 2003) quienes detallan que en etapas tempranas la biomasa dominante corresponde a la del follaje, la cual se baja de forma progresiva en tanto incrementa la fracción en el fuste.

5.4 Conclusiones

Se observó que el crecimiento de esta especie expresado como acumulación de biomasa fue bueno de acuerdo con lo revisado en la literatura. Se encontró una acumulación de biomasa aérea total seca de 710 kg para un árbol de 41 cm de DAP, de la cual el mayor porcentaje lo representa la biomasa de fuste.

Las relaciones entre los componentes de la biomasa aérea seca revelaron que en etapas tempranas la acumulación de biomasa de follaje y ramas supera a la del fuste, llegado el momento la biomasa del fuste incrementa de manera exponencial y en mayor medida que la biomasa del follaje y de las ramas.

Los modelos desarrollados en el presente estudio mostraron un buen ajuste, y comparados con otros modelos estudiados para esta especie resultaron satisfactorios. La transformación logarítmica de los datos propició un buen ajuste estadístico para la regresión, por lo que se recomienda evaluar dicha transformación para estudios venideros de alometría.

Para futuros estudios de esta misma especie, no será necesario emplear el método destructivo, sino más bien la determinación de un parámetro alométrico como el DAP o la altura, facilitándose así el trabajo de campo, la colaboración de los agricultores, reduciéndose los costos y encontrándose resultados confiables sin la necesidad de la corta de árboles.

6 Dinámica de la concentración de nutrimentos en los componentes de biomasa aérea de árboles de *Vochysia guatemalensis* en el Trópico Muy Húmedo de Costa Rica

6.1 Introducción

El cebo (*Vochysia guatemalensis* Donn. Smith) es una especie forestal nativa cuyas plantaciones han venido en aumento debido a su rápido crecimiento y desarrollo prominente especialmente en sitios de muy baja fertilidad (Pérez et al. 1993; Arias 1994; Butterfield y Espinoza 1995; Montagnini 2002; Delgado et al. 2003; Alice et al. 2004; Piotto et al. 2010). Por este motivo, la especie ha sido utilizada en la regeneración de áreas degradadas ya que debido a su capacidad productiva resulta en una alternativa para pequeños productores tanto en plantaciones puras o mixtas como en sistemas silvopastoriles (Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Montagnini 2007). En Costa Rica cerca de 947 ha han sido plantadas con esta especie, con un ritmo de reforestación en el año 1990 de 10 hectáreas por año, para luego incrementar a tasas superiores a 50 hectáreas por año hasta el 2000 (Solís y Moya 2006). Se han estimado producciones entre 272 – 430 m³ ha⁻¹ en plantaciones de esta especie ubicadas en el trópico húmedo de Costa Rica, con rotaciones entre 14 y 25 años (Alice et al. 2004; Pettit y Montagnini 2004; Solís y Moya 2006; Piotto et al. 2010).

La concentración de los nutrimentos en los distintos componentes de la biomasa aérea de los árboles varía en función de la especie, las condiciones de sitio y el manejo silvicultural de las plantaciones. Para esta especie el componente genético juega un papel relevante en la dinámica de los nutrimentos, observándose diferencias en las concentraciones de ciertos elementos para distintas etapas de crecimiento según la procedencia del material (Cornelius y Mesén 1997; González y Fisher 1997). La distribución de la biomasa de raíz juega un papel crucial sobre estos procesos de absorción de nutrimentos y por tanto en la concentración de los mismos en los distintos componentes (Jordan 1985).

Según Miller (1981) durante las primeras etapas del crecimiento de una especie la nutrición resulta vital para un adecuado desarrollo de la misma ya que involucra cambios en las relaciones entre biomasa radical y aérea; los períodos anteriores al cierre

de copa dependen de los nutrimentos provenientes del suelo o bien aplicados a través de fertilizantes para el desarrollo de la biomasa aérea, para posteriormente mantenerse mediante los mecanismos de reciclaje de nutrimentos por lo que se hace necesario el estudio del estatus nutricional del árbol mediante métodos como el análisis foliar.

Este último término se considera como un parámetro de gran utilidad para evaluar el estado nutricional de árboles en plantación. El análisis foliar puede utilizarse como herramienta de diagnóstico para la predicción de elementos deficientes en plantaciones con problemas de crecimiento; también cumple un papel predictivo en estudios o ensayos de fertilización en plantaciones forestales a fin de estimar una posible respuesta (Dreschel y Zech 1991; Alvarado 2012).

En Costa Rica se han realizado varios trabajos sobre la concentración de los nutrimentos en los distintos componentes de la biomasa aérea de *V. guatemalensis* (Montagnini et al. 1991; Montagnini et al. 1993; Pérez et al. 1993; Cornelius y Mesén 1997; González y Fisher 1997; Di Stéfano y Fournier 1998; Montagnini 2000; Arias et al. 2011; Badilla 2012), los cuales presentan enfoques distintos tales como la variación estacional, reciclaje de nutrimentos y variación producto de la procedencia de los materiales.

Badilla (2012) estudió la variación del contenido nutricional de los componentes de la biomasa aérea de plantaciones de *V. guatemalensis* considerando plantaciones comprendidas entre los 2 y los 9 años, seis de ellas de menos de siete años. Según la autora, la concentración de los macronutrientes en los componentes de la biomasa aérea de *V. guatemalensis* tiende a seguir el orden $N > K = Ca > Mg >> S = P$ y el de los elementos menores en el orden $Al >> Mn > Fe > B > Zn > Cu$; la autora encontró que en los distintos componentes de la biomasa aérea de árboles de *V. guatemalensis*, la variación en la concentración de nutrimentos con la edad es relativamente poca. Otros investigadores mencionan que el orden de absorción de los elementos menores encontrados en las hojas de *V. guatemalensis* es $Al >>> Mn >> Fe > Zn > B >> Cu$ (Pérez et al. 1993; González y Fisher 1997).

Como se mencionó con anterioridad, los estudios sobre concentración de nutrimentos para esta especie son cuantiosos, sin embargo ninguno de ellos se centra en la dinámica de estos a través del tiempo por lo cual se plantea el objetivo del presente trabajo en

evaluar la concentración de nutrimentos en los componentes de la biomasa aérea de los árboles, es decir: ramas, follaje y fuste con edades desde 2 hasta 21 años.

6.2 Materiales y Métodos

6.2.1 Sitios de estudio

Los sitios de estudio se ubicaron en el cantón de Guácimo, en plantaciones aledañas y del campus de la Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda (EARTH) en Las Mercedes de Guácimo, vertiente Caribe de Costa Rica (10,1667° N, 83,6167° O).

Del trabajo del ITCR (2008), se obtuvo la clasificación de los ecosistemas de estudio según el sistema de zonas de vida de Holdridge como Bosque Muy Húmedo Premontano con transición a basal y Bosque Muy Húmedo Tropical con transición a premontano. La elevación del lugar es de 64 msnm, con una precipitación media anual de 3381 mm distribuidos a través de todo el año (sin época seca definida) y una temperatura promedio anual de 25°C con poca fluctuación mensual.

Los suelos se clasificaron como **Andic Humudepts** y **Typic Humudepts**, suelos bien drenados con un desarrollo pedogenético incipiente a partir de aluviones de sedimentos volcánicos, con altos contenidos de materia orgánica y baja cantidad de bases (Sancho et al. 1989).

6.2.2 Muestreo, análisis de laboratorio y estadísticos

Se utilizó el método de falsas series de tiempo para la determinación del comportamiento en la acumulación y variación de elementos en árboles de *V. guatemalensis* de edades entre 2 y 21 años. Pese a algunas críticas realizadas a este método, se considera adecuado cuando los rodales se encuentran bajo condiciones ambientales y prácticas de manejo de plantación similares (Johnson y Miyanishy 2008).

El presente estudio se llevo a cabo utilizando datos obtenidos previamente por Badilla (2012) los cuales se encuentran disponibles en la base de datos del Laboratorio de Recursos Naturales del Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de

Costa Rica (CIA-UCR), así como árboles obtenidos en 7 plantaciones de los sitios descritos anteriormente. Con el fin de optimizar el alcance de este trabajo se seleccionaron árboles dominantes y codominantes que: a) no presentaron síntomas de enfermedades o deficiencias nutricionales y b) fueron representativos de la plantación, asumiéndose un buen estado nutricional. Una vez seleccionados los árboles se les midió el diámetro a altura de pecho (DAP) y la altura.

En las plantaciones de menos de 10 años de edad se muestrearon dos árboles, para el resto se tomó solamente un árbol por plantación. Los árboles se talaron y se separaron sus componentes (tronco, ramas primarias, ramas secundarias y hojas) a los cuales se les determinó su biomasa fresca. Dicho trabajo se realizó durante el inicio de la época lluviosa, entre los meses de abril y mayo del 2013. Para cada componente por árbol seleccionado se extrajo una muestra representativa que se analizaron en el Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica. La concentración de P, Ca, Mg, K, S, Fe, Mn, Cu, Zn, B y Al se analizó en un aparato de espectrometría de emisión modelo ICP OES Perkin Elmer® Optima 8300 siguiendo la metodología descrita por Kalra (1998). El contenido de humedad se analizó por gravimetría y la concentración de N mediante combustión seca en un autoanalizador Elementar® rapid No 3.

Con los valores de concentración de nutrimentos por componente de la biomasa aérea de cada árbol muestreado se confeccionó una base de datos. Con los datos de concentración se construyó una matriz para estudiar la variación en la concentración por componente del árbol, considerando la edad y el DAP como variables independientes. Sin embargo debido a que el DAP es un parámetro de crecimiento que se obtiene directamente en el campo, en los cálculos se prefirió esta variable a la edad de los árboles que puede o no representar el crecimiento real de manera indirecta si otros factores ambientales y silviculturales no afectan negativamente el crecimiento de la especie. Los datos obtenidos por Badilla (2012) no incluyen los valores de DAP de los árboles, por lo que estos se calcularon mediante los modelos propuestos por Fonseca et al. (2009) para esta especie dado que ellos presentan un $R^2 > 0,95$, un valor $P < 0,0000$ y pruebas de bondad de ajuste significativas al 95%. Así se estimó el DAP en función de la cantidad de biomasa seca.

Con los datos de ramas primarias y secundarias se calculó las medias ponderadas para reportar un solo componente de ramas. Una vez obtenidos estos datos, se procedió a ordenar dicha matriz por componente del árbol en función del DAP siguiendo un orden ascendente.

Se ajustaron modelos de regresión lineal para cada componente del árbol tomando la variable DAP como variable independiente y la biomasa de cada componente, la concentración de nutrientes (N, P, Ca, Mg, K, S, Fe, Mn, Cu, Zn, B y Al) como variables dependientes.

Se elaboraron tres tipos de modelos: (1) hipótesis nula: empleando la forma $y = b_0$ (2) un modelo lineal que incluía intercepto y pendiente, $y = b_0 + b_1x$ y (3) un modelo sin el intercepto $y = b_1x$. Estos modelos se probaron con las variables originales (sin transformar) y con las variables transformadas de forma logaritmo natural (\ln) e inversa (α^{-1}), con el objetivo de mejorar su ajuste, tal como proponen por otros autores (Chave et al. 2001; Chave et al. 2005; Montero y Montagnini 2006; Basuki et al. 2009; Fonseca et al. 2009). Así, para la acumulación de nutrientes se analizó un total de 144 modelos de regresión para determinar el más adecuado según el elemento evaluado por componente. En el caso de la concentración se evaluó un total de 108 modelos.

Para los modelos anteriores se evaluó el R^2 , la probabilidad p del modelo y de los parámetros de regresión b_0 y b_1 , así como pruebas de normalidad de los datos y pruebas de varianza de constantes. Para el análisis de concentración de nutrientes cuando ninguno de los tres modelos mencionados presentara significancia estadística, se calculó el promedio de los datos con su respectivo error estándar. Para los modelos que resultaron de la transformación logarítmica natural (\ln) se calculó un factor de corrección según lo expuesto por Sprugel (1983) con el fin de mejorar la precisión de las estimaciones de los mismos. Los modelos se desarrollaron mediante el uso de los paquetes informáticos Sigmaplot[®] e InfoStat[®].

6.3 Resultados y Discusión

6.3.1 Variación de la concentración de nutrimentos y Al para los componentes de la biomasa aérea en relación al DAP de los árboles.

Las concentraciones más elevadas de N se encontraron en el follaje (1,7-2,5%), superando a los valores encontrados en el fuste y las ramas (**Cuadro 11** y **Figura 9**). La concentración de N en el follaje y en las ramas no varía con el DAP; posiblemente lo anterior se deba a que bajo las condiciones experimentales el N disponible en el ambiente no fue limitante para el crecimiento de estos componentes.

Varios autores documentan que el N generalmente no es el elemento limitante en bosques tropicales sobre suelos formados recientemente comparado con el contenido de nutrientes en suelos de mucho desarrollo pedogenético donde se acumulan óxidos de hierro y aluminio que retienen P (Vitousek 1984; Jordan 1985; Sánchez 1981; Hedin et al. 2003). Para el componente fuste la concentración de dicho elemento presentó un comportamiento decreciente en función del DAP. Otros autores documentan que la concentración de N en varios componentes de la biomasa aérea decrecen con la edad de los árboles (Gower et al. 1996; Ryan et al. 1997; Binkley et al. 2002; Yuan et al. 2007; Hedin et al. 2009) y explican el fenómeno como consecuencia de : a) bajas cantidades de N en el suelo las cuales son suficiente para mantener tasas bajas de crecimiento y productividad bajas; b) bajas tasa de absorción y altas tasas de translocación de N; c) dilución de la concentración de N por el incremento de la biomasa y componentes estructurales.

Los contenidos de P, indiferentemente del componente en que se evaluara fueron los más bajos entre los macronutrimentos; por esta razón el rango de variación en la concentración también es muy reducido. La concentración de P en el fuste y las ramas no se relaciona con el incremento en el DAP (**Cuadro 11** y **Figura 9**), contrario a lo que ocurre en el follaje donde el contenido de P se relaciona de forma positiva con el incremento en el DAP, indicando que el elemento posiblemente podría llegar a limitar la productividad. Los valores más elevados de concentración de P se encontraron en las ramas (0,45-0,40%) y en forma decreciente en las follaje (0,13-0,10%) y en el fuste (0,07-0,04%).

Se observó para el K una tendencia a decrecer conforme al incremento del DAP en el fuste, este comportamiento solamente se observó en dicho componente debido a que el contenido de K para las ramas y follaje no presentó relación alguna con la DAP (Cuadro 11 y Figura 9), a pesar de las posibles pérdidas de K del follaje por efecto de la lluvia (Jordan 1985). Los contenidos más elevados de K se encontraron en las ramas (0,89-0,79%) seguido del contenido en las follaje (0,86-0,82%). Varios autores (Gower et al. 1996; Ryan et al. 1997; Montero 1999; Binkley et al., 2002; Fernández-Moya et al. 2013) han encontrado una disminución de la concentración de K en el fuste de otras especies forestales con la edad de las plantaciones. Esta disminución puede deberse a la retranslocación de este elemento desde el fuste al follaje para mantener niveles adecuados en las hojas (Fernández-Moya et al. 2013) que sostengan los posibles mayores requerimientos de K en árboles más grandes, especialmente teniendo en cuenta el papel de este elemento en la apertura estomática y la regulación hídrica, factores fundamentales en árboles maduros.

Cuadro 11. Modelos de regresión para la concentración de macro y micro elementos (y) en los componentes de biomasa aérea de los árboles de *V. guatemalensis* a partir del DAP (x). Cuando el modelo no presentó significancia estadística, se estimó la media (X) de las concentraciones

Componente	Elementos mayores (%)	Modelo seleccionado	x^*	$x_{(E.E)**}$	b_0	$b_{0(E.E)}$	b_1	$b_{1(E.E)}$	R^2
Follaje	N	$y = x$ (promedio)	2.1	0.07					
	P	$y = (b_0 + b_1 x^{-1})^{-1}$			8.32	0.73	45.95	11.95	0.573
	Ca	$y = x$ (promedio)	1.2	0.08					
	Mg	$y = x$ (promedio)	0.4	0.02					
	K	$y = x$ (promedio)	0.5	0.05					
	S	$y = (b_0 + b_1 x^{-1})^{-1}$			3.49	0.46	26.75	7.48	0.537
Ramas	N	$y = x$ (promedio)	0.7	0.04					
	P	$y = x$ (promedio)	0.2	0.05					
	Ca	$y = x$ (promedio)	0.6	0.05					
	Mg	$y = x$ (promedio)	0.3	0.04					
	K	$y = x$ (promedio)	0.6	0.05					
	S	$y = x$ (promedio)	0.2	0.05					
Fuste	N	$y = b_0 + b_1 x$			0.6	0.1	-0.01	0.002	0.587
	P	$y = x$ (promedio)	0.03	0.003					
	Ca	$y = x$ (promedio)	0.21	0.017					
	Mg	$y = (b_0 + b_1 x^{-1})^{-1}$			6.6	1.339	64.9	21.823	0.446
	K	$y = b_0 + b_1 x$			0.60	0.096	-0.008	0.004	0.286
	S	$y = b_0 + b_1 x$			0.07	0.010	-0.001	0.0004	0.353

* X = promedio de la concentración; ** EE = error estándar del promedio. Los coeficientes b_0 y b_1 fueron estadísticamente significativos ($p < 0.05$)

Continuación Cuadro 11.

Componente	Elementos menores (mg.kg ⁻¹)	Modelo seleccionado	X*	X _{(E.E)**}	b ₀	b _{0(E.E)}	b ₁	b _{1(E.E)}	R ²
Follaje	Fe	y = x (promedio)	125.4	17.64					
	Cu	y = b ₀ + b ₁ x			3.295	1.360	0.1	0.054	0.390
	Zn	y = x (promedio)	18.6	2.57					
	Mn	y = x (promedio)	141.4	17.87					
	B	y = x (promedio)	32.9	3.17					
	Al	y = x (promedio)	24 979	676.3					
Ramas	Fe	y = x (promedio)	84.5	9.00					
	Cu	y = b ₀ + b ₁ x			3.611	0.377	-0.041	0.015	0.414
	Zn	y = x (promedio)	14.7	1.76					
	Mn	y = x (promedio)	498.9	71.30					
	B	y = b ₀ + b ₁ x			7.769	0.871	-0.10	0.034	0.450
	Al	y = b ₀ + b ₁ x			8336	1476	-158.6	58.11	0.404
Fuste	Fe	y = x (promedio)	86.1	42.95					
	Cu	y = (b ₀ + b ₁ x ⁻¹) ⁻¹			0.318	0.089	3.828	1.448	0.389
	Zn	y = x (promedio)	9.6	1.33					
	Mn	y = x (promedio)	258.6	31.85					
	B	y = x (promedio)	4.6	0.43					
	Al	y = x (promedio)	4616	202.9					

*X= promedio de la concentración; ** EE = error estándar del promedio. Los coeficientes b₀ y b₁ fueron estadísticamente significativos (p<0.05)

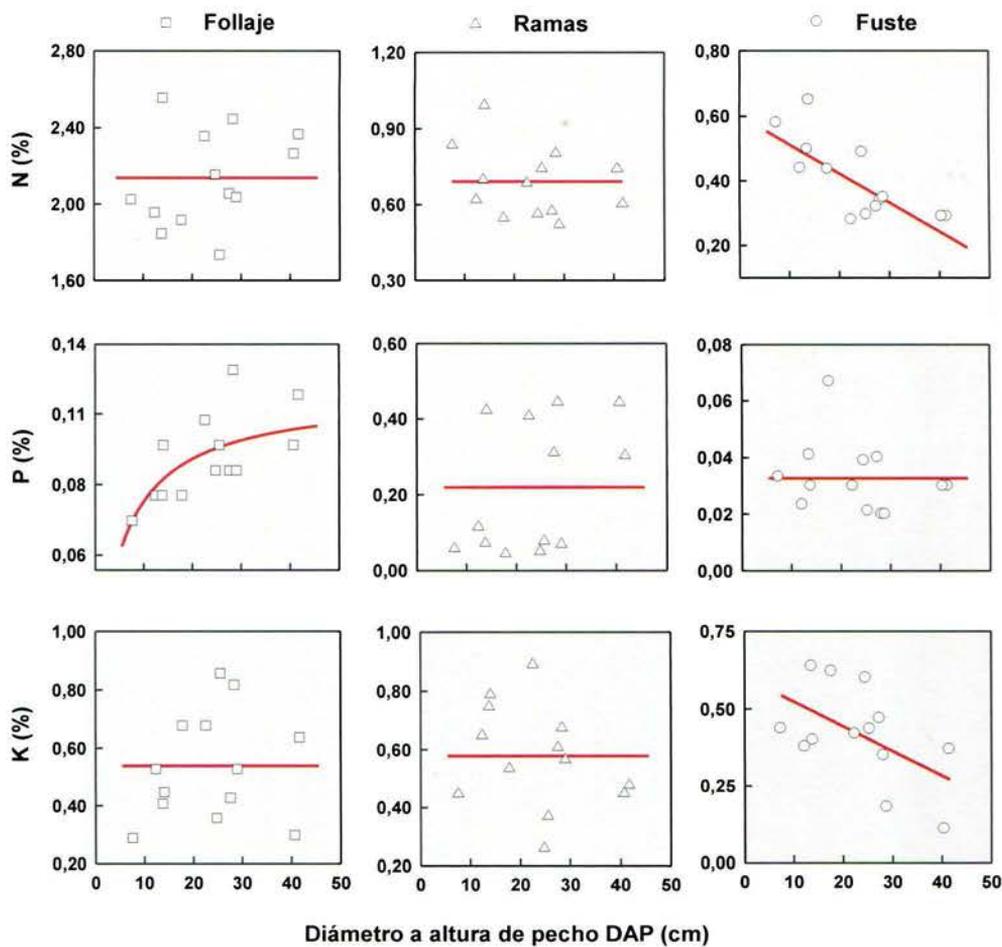


Figura 9. Variación de la concentración de N-P-K en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas y fustes en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste (Cuadro 11).

Los valores de N P y K encontrados en el presente estudio concuerdan con los reportados en la literatura (Montagnini et al. 1991, 1993; Pérez 1993; Cornelius y Mesén 1997; Gonzales y Fisher 1997; Montagnini 2000). Un comportamiento similar se encontró para el K, el cual se debe a una dilución producto del incremento en la biomasa del fuste y su acumulación de componentes a base de C como lignina y celulosa (Mills y Jones 1996).

El P en el follaje se mantuvo en niveles inferiores a los reportados como bajos para 40 especies forestales tropicales y subtropicales (Drechsel y Zech 1991). Sin embargo, según los resultados obtenidos en la sección anterior de biomasa, el desarrollo de los árboles estudiados no se vio afectado por esta posible condición. Varios trabajos sobre nutrimentos en bosques y plantaciones tropicales reportan que el P es el nutrimento que

mas limita la producción primaria (Herbert y Fownes 1995, 1999; Vitousek y Farrington 1997; Harrington et al. 2001; Davison et al. 2004), por lo que las especies asociadas se vuelven más eficientes con el uso del P. Se ha mencionado en la literatura mecanismos internos involucrados en la acumulación P y otros elementos, los cuales generan un uso más eficiente de ellos en especies hiper acumuladoras de Al como *V. guatemalensis* (Foy et al. 1978; Watanabe y Osaki 2002; Kochian et al. 2004).

No se encontró relación entre la concentración de Ca y el DAP para los tres componentes estudiados (**Cuadro 11** y Figura 10). Nuevamente el follaje presentó los valores más elevados para este elemento (0,86-1,65%), seguido por los encontrados en el componente ramas (0,23-1,02%). Para las concentraciones de Mg solamente el componente fuste se observó tendencia a incrementar conforme al aumento del DAP (**Cuadro 11** y Figura 10), los componentes ramas y follaje reportaron los valores más elevados de Mg (0,51-0,49 y 0,50-0,45% respectivamente) en comparación con el fuste.

Para el contenido de S en el fuste se encontró un comportamiento similar al K mientras que en el componente ramas no mostró tendencia alguna. Dicho componente presentó los valores más elevados de S (0,48-0,42%). El S en las hojas se comportó de manera creciente en relación al DAP (**Cuadro 11** y Figura 10).

Para el fuste y ramas la concentración promedio de los macronutrientes en todos los diámetros evaluados siguen el orden $N > K > Ca > Mg > S > P$ mientras que para el follaje el orden encontrado es $N > Ca > K > Mg > S > P$. Nótese que los únicos elementos que cambian de posición en las secuencias son el K y el Ca; la concentración de este último elemento es más alta en el follaje por ser un componente estructural en los tejidos y además porque el K podría lavarse por lluvia en las hojas (Jordan 1985; Jiménez et al. 2006). Las concentraciones de Ca, Mg y S para los distintos componentes de la biomasa aérea encontrados en el presente estudio coinciden con lo mencionado en la literatura para la misma especie (Montagnini et al. 1991, 1993; Pérez 1993; Cornelius y Mesén 1997; González y Fisher 1997; Montagnini 2000).

Fernández–Moya et al. (2013) reportaron comportamientos similares en las concentraciones de Ca en follaje ramas y fuste para *Tectona grandis*. Este patrón encontrado para dicho elemento se debe posiblemente al incremento proporcionado de materiales estructurales como paredes celulares o elementos lignificados (Marschner 1995).

El incremento en el contenido de S y P en el follaje con el aumento del diámetro podría explicarse por una mayor actividad fotosintética en las hojas en los árboles con mayor desarrollo, como consecuencia de una mayor exposición de las hojas a la luz (Kramer y Decker 1944; Kozlowski y Keller 1966) y por ende una mayor demanda de S y P involucrados en los procesos de estabilización de membranas de los cloroplastos y demanda energética involucrada en los procesos fisiológicos del árbol (Marschner 1995; Droux 2004; Takahashi et al. 2011).

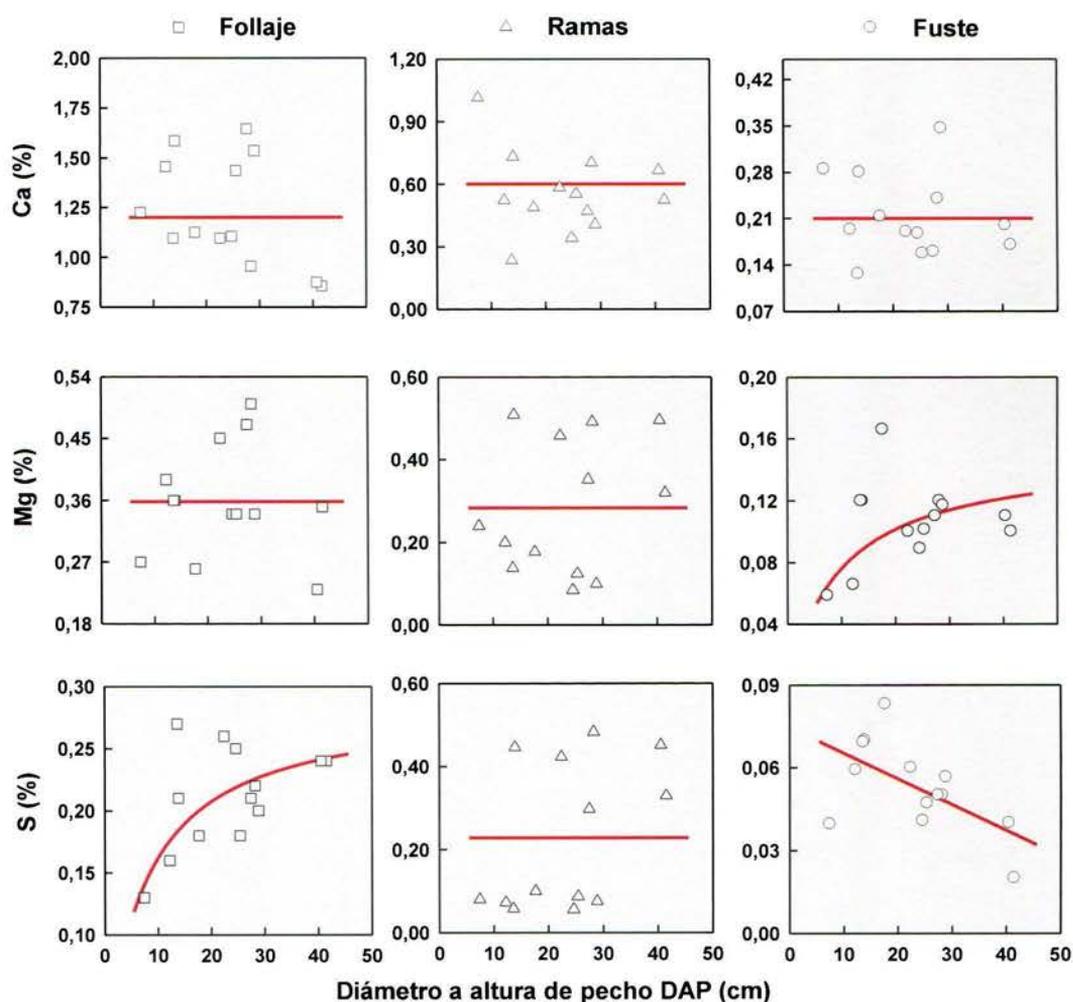


Figura 10. Variación de la concentración de Ca-Mg-S en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas y fuste en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste (Cuadro 11).

El S en el fuste presentó el mismo comportamiento del K y N, probablemente se debe a la dilución de los contenidos por el incremento de materiales lignificados mencionado anteriormente (Mills y Jones 1996; Marschner 1995; Yuan et al. 2007).

El incremento en la concentración del Mg con respecto al diámetro de los árboles si bien presenta en el fuste una tendencia a incrementar con probabilidad significativa ($p < 0,05$) tiene un R^2 bajo (0,446) por lo que no se considera importante desde el punto de vista fisiológico ni de aprovechamiento forestal, contrario al comportamiento del N, K y S. De hecho algunos autores (Van den Driessche 1984; Mills y Jones 1996; Marschner 1995; Yuan et al. 2007; LaClau et al. 2001) consideran el descenso en la concentración de elementos móviles como N, K, Mg y S con el incremento de la edad de los árboles.

Por otro lado, los elementos menores presentaron comportamientos similares a los macronutrientes. El Fe no presentó tendencia alguna en los tres componentes estudiados (**Cuadro 11** y Figura 11), el valor más elevado se encontró en el componente fuste (109-596 mg kg^{-1}) seguido por el follaje (230-268 mg kg^{-1}).

Comportamientos similares se encontraron en el Mn y el Zn para los tres componentes estudiados (**Cuadro 11**). Las concentraciones más elevadas para el Mn se observaron en las ramas (702-1171 mg kg^{-1}) seguido del fuste (405-473 mg kg^{-1}). Para el caso del Zn los valores más elevados se reportaron en el follaje (32-44 mg kg^{-1}) seguido por el componente ramas (18-33 mg kg^{-1}).

Los contenidos más elevados de Cu se encontraron en el follaje (8-10 mg kg^{-1}). Se encontró que la concentración de Cu en el follaje y el fuste se incrementaron conforme con el aumento de los valores del DAP (**Cuadro 11** y Figura 11), mientras que su concentración en las ramas decreció. El B y el Al presentaron comportamientos similares, debido a que ambos elementos reportaron en el componente ramas una tendencia a decrecer de acuerdo con el incremento del DAP. Además no se observó un patrón relacionado con la dinámica del DAP para ambos elementos menores en los componentes fuste y follaje. Los valores más elevados reportados para el B y el Al se encontraron en el follaje (46-55 y 26 652-28 826 mg kg^{-1} respectivamente).

Como resultado se observó en el fuste y ramas que la concentración de los elementos menores anteriores tendió a seguir el orden $Al \gg Mn \gg Fe \gg Zn \gg B > Cu$, mientras que para el componente follaje el orden encontrado es $Al \gg Mn > Fe \gg B > Zn > Cu$

La tendencia de la especie a mantener niveles adecuados de microelementos ha sido documentada para sitios degradados (Butterfield y Fisher 1994; Fisher 1995; Hagggar et al. 1997; Carpenter et al. 2004) este hecho podría considerarse como uno más de los mecanismos de adaptación de la especie a estos sitios. Las concentraciones foliares promedio de los microelementos se encontraron en cantidades superiores a los niveles reportados como deficientes y levemente inferiores a los reportados como intermedios para 40 especies forestales tropicales y subtropicales por Drechsel y Zech (1991). Estos resultados concuerdan con lo mencionado por otros autores para la misma especie (Montagnini et al. 1991, 1993; Pérez 1993; Cornelius y Mesén 1997; Gonzales y Fisher 1997; Montagnini 2000).

Siguiendo un patrón similar a lo encontrado para el P y el S en las hojas, la concentración de Cu en este componente se debe probablemente al rol de este elemento en los procesos fotosintéticos como la cadena de transporte de electrones y sus atributos relacionados con las reacciones de óxido-reducción (Marschner 1995; Yruela 2004). Droppa et al. (1984) describen que una deficiencia de Cu puede inhibir la cadena de transporte entre los dos foto sistemas, lo que podría reforzar la hipótesis del incremento de este elemento en las hojas conforme al aumento del DAP.

Los niveles de B en las hojas se encontraron en un rango adecuado, de acuerdo con lo reportado por Drechsel y Zech (1991). Los contenidos foliares de B en el árbol podrían ser contraproducentes ya que este elemento puede ser tóxico en cantidades excesivas o bien presentarse una deficiencia, la cual en forestería podría ocasionar muerte descendente del árboles de teca (Arias et al. 2005) o bien aborto de brotes y dehiscencia y malformación de ramas en otras especies forestales (Stone 1990; Lehto et al. 2004, 2010).

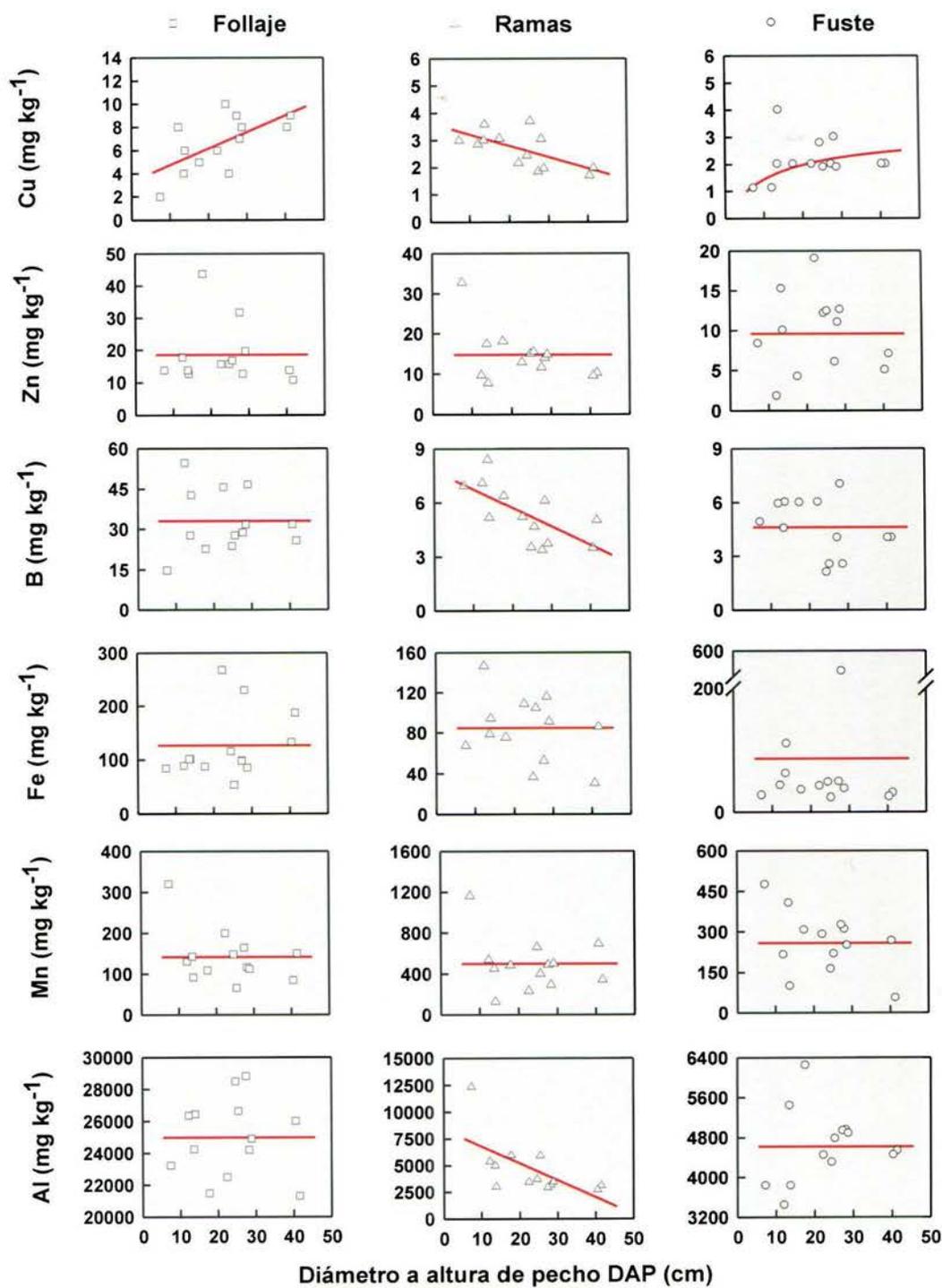


Figura 11. Variación de la concentración de Cu-Zn-B-Fe-Mn-Al en relación con el DAP (cm) para el fuste ramas y follaje en árboles de *V. guatemalensis* (líneas en rojo representan el mejor modelo).

El contenido foliar del Zn se encontró en niveles aceptables de acuerdo con Drechsel y Zech (1991). En forestería la literatura reporta un rango normal de concentración del Zn para varias especies entre 15 y 45 mg kg⁻¹, en el cual este elemento cumple sus funciones en los procesos enzimáticos o la síntesis protéica (Marschner 1995; Boardman y McGuire 1990). En el presente estudio se encontraron valores de Zn foliar entre 32 y 44 mg kg⁻¹ todos dentro del rango mencionados por Boardman y McGuire (1990).

En el caso del Al los contenidos fueron: muy elevados, elevados y ligeramente elevados en los componentes follaje, ramas y fuste respectivamente, todos los valores fueron superiores a los propuestos en hojas por Drechsel y Zech (1991) y muy por encima del rango de toxicidad de Al para la mayoría de las especies forestales estudiadas (Cronan y Grigal 1995; Ericsson et al. 1995; Lenoble et al. 1996a, b; Yang et al. 2013). Los conceptos de especies acumuladoras y no-acumuladoras de Al foliar (Cuenca et al. 1990) asociados a los criterios de otros autores y los resultados obtenidos en el presente estudio (Chenery y Sporne 1976; Pérez et al. 1993; González y Fisher 1997; Cornelius y Mesén 1997) refuerzan la hipótesis de esta especie como hiperacumuladora de Al.

Para el caso de *V. guatemalensis* González y Fisher (1997) explican el posible mecanismo mediante el cual se acumula de este mineral en el follaje, que se debe a la absorción de este elemento por la rizosfera como un quelato de aluminio que posteriormente se transloca hasta las hojas para ser depositado en la epidermis donde se torna inofensivo para los procesos fisiológicos de las hojas. Otros autores describen mecanismos mediante los cuales las plantas acumuladoras almacenan este elemento; como oxalatos de aluminio en la vacuola, formación de complejos fosfatados con el elemento, o el secuestro del mismo mediante sustancias como el citrato y otros ácidos orgánicos (Foy et al. 1978; van Praag y Weissen 1985, 1986; Cuenca et al. 1990; Masunaga et al. 1998; Marschner 1995; Shen et al. 2002; Watanabe y Osaki 2002; Kochian et al. 2004)

En la raíz de la mayoría de las especies el Al inhibe la elongación y la división de las células, causan daño al unirse a las moléculas de ADN, cambia la fluidez y la permeabilidad de las membranas celulares, reduce la actividad de la ATPasa ligada a las membranas, inhibe la absorción de Ca y precipita los fosfatos (Cronan y Grigal 1995; Ericsson et al. 1995; Lenoble et al. 1996a). En adición Yang et al. (2013) resumen el

efecto de la interacción Al-sequía sobre el desarrollo radical en suelos ácidos, mencionando que el principal síntoma de fitotoxicidad de Al es la inhibición del crecimiento radical (como se reporta para *T. grandis*), lo que redundaría en un impedimento para que las raíces exploren el subsuelo ácido y por ende reduciendo su capacidad de absorber nutrientes y agua de esta parte del suelo, particularmente durante los periodos de sequía. Todo lo anteriormente mencionado no ocurre en *V. guatemalensis* ya que el aluminio logra penetrar por la epidermis y se acumula en los distintos componentes de la biomasa como lo explican González y Fisher (1997).

6.3.2 Interacción entre los nutrientes y el Al en los componentes de la biomasa aérea de los árboles de *V. guatemalensis*.

A pesar del bajo número de muestras, se estudiaron las interacciones entre los macro y los elementos menores para cada uno de los componentes de la biomasa aérea de *V. guatemalensis*. Para el componente fuste se encontró correlación positiva entre el P y el K (Coef. Spearman = 0,806; $p < 0,001$) (Anexo 2). También se encontró una correlación positiva entre el Mg y el Al (Coef. Spearman = 0,759; $p < 0,05$) es decir un comportamiento de ambos elementos a incrementar. El resto de interacciones estudiadas en este componente presentó poca o nula significancia estadística, es decir coeficientes de Spearman $< 0,7$.

Las ramas presentaron pocas interacciones significativas desde el punto de vista estadístico (Anexo 2). Destacan entre ellas el S y el Fe las que presentaron una correlación positiva (Coef. Spearman = 0,791; $p < 0,001$). También se obtuvo como resultado una correlación entre el N y el Fe (Coef. Spearman = 0,746; $p < 0,001$) y entre el N y el P en este componente (Coef. Spearman = 0,704; $p < 0,001$).

El componente en el cual se encontró mayor número de interacciones entre nutrientes fue el follaje (**Cuadro 12**). Esto se explica al considerar como el componente más activo desde el punto de vista fisiológico, producto de la gran cantidad de reacciones que se lleva a cabo en él. Se encontraron correlaciones positivas estadísticamente significativas entre (N y Ca), (P y Mg), (P y S), (Mg y S), (P y Mg) y (Zn y Al); también se encontró una interacción negativa entre elementos como (P y Zn) y (P y Al).

Cuadro 12. Coeficientes de correlación de Spearman para la concentración de macro y microelementos en el follaje de *V. guatemalensis*

	P	Ca	Mg	S	Zn	Al
N	-	0,786 (<0.001)	-	-	-	-
P	-		0,846 (<0.001)	0,813 (<0.001)	-0,753 (<0.05)	-0,775 (<0.001)
Ca	-	-		0,687 (<0.001)	-	-
Mg	-	-	-	0,879 (<0.001)	-	-
Zn	-	-	-	-	-	0,797 (<0.001)

Valores entre paréntesis corresponde al p valor.

El comportamiento de las concentraciones de Al y Mg en el fuste podría explicarse según lo expuesto por Bose et al. (2011) quienes mencionan los mecanismos de las plantas superiores para la regulación de la toxicidad del Al y las interacciones de este con el Mg, de los cuales destaca una mejor distribución de compuestos a base de C como la sacarosa en brotes a raíces. Dicha redistribución resulta crucial para un adecuado crecimiento de la planta, mecanismo también reportado por Cakmak y Kirkby (2008).

Las interacciones entre el S, P y Mg en el follaje pueden deberse a un incremento en la actividad fotosintética producto de una mayor exposición de las hojas a la luz en función del crecimiento del árbol (Kramer y Decker 1944; Kozlowski y Keller 1966) que resulta en una mayor demanda de S, Mg y P involucrados en los procesos de estabilización de las membranas de los cloroplastos, la constitución de las moléculas de clorofila y activación enzimática y fosforilación, así como demanda energética involucrada en estos procesos fisiológicos del árbol (Marschner 1995; Droux 2004; Takahashi et al. 2011).

Las concentraciones de Zn y el Al presentaron una correlación positiva, contrario a lo reportado por Boardman y McGuyre (1990) quienes describen el efecto antagonista del aluminio lábil en el suelo durante el proceso de absorción del Zn por *Picea rubens* y *Abies balsamea*. Este comportamiento podría deberse a que ambos elementos

comparten un mecanismo de acumulación de elementos metálicos por este tipo de plantas, como el secuestro de estos metales en las vacuolas de las células mediante el ácido oxálico (Shen et al. 2002, Todeschini et al. 2010). Por otro lado se obtuvo como resultado una correlación negativa entre los contenidos de Zn y P. Dicha interacción ha sido investigada y reportada en la literatura (Loneragan et al. 1979; Marschner 1995).

Con respecto a los contenidos de Al y P foliar se observó una correlación negativa. Resultados similares fueron reportados por van Praag y Weissen (1985; 1986) y Masunaga et al. (1998). Esto se debe posiblemente a: 1) mecanismos internos en este componente que restringen la acumulación del P y otros elementos haciendo un uso más eficiente de ellos en especies hiper acumuladoras de Al (Foy et al. 1978; Watanabe y Osaki 2002; Kochian et al. 2004); 2) mecanismos de detoxificación interna mediante reacciones con sustancias orgánicas e inorgánicas capaces de donar O₂ como los fosfatos y fosfolípidos (Cuenca et al. 1990; Jansen et al. 2002; Shen et al. 2002) y 3) mecanismos de inmovilización y precipitación interna del Al y el P a pH internos fisiológicamente óptimos (Wright y Donahue 1953; Foy et al. 1978; Marschner 1995).

6.4 Conclusiones

Se observó la dinámica en la concentración de nutrimentos para los distintos componentes de la biomasa aérea en árboles de *V. guatemalensis* a través del uso de series falsas de tiempo (cronosecuencias). De manera general, la concentración de los nutrimentos en los distintos componentes no se vio influenciada por el crecimiento del árbol expresado como incremento en el DAP. Sin embargo, el contenido de N, K y S en el componente fuste tiende a decrecer conforme al crecimiento del árbol expresado como DAP. El Mg y el Cu presentaron un incremento asociado al crecimiento del árbol.

Los contenidos de Al fueron muy elevados principalmente a nivel foliar, reafirmando la capacidad acumuladora de este elemento por parte de esta especie. Por el contrario los contenidos de P foliar se consideraron bajos según lo reportado en la literatura

Se encontraron interacciones entre nutrimentos en los distintos componentes de la biomasa aérea de árboles de *V. guatemalensis* siendo el componente follaje el que presentó la mayor cantidad de interacciones. Destacan las interacciones del P, S, Zn y

Al entre sí y con otros nutrimentos, las cuales desde el punto de vista fisiológico resultan de suma importancia para poder entender la adaptabilidad de esta especie a sitios degradados.

7 Acumulación y exportación de nutrientes en los componentes de biomasa aérea de árboles de *V. guatemalensis* en el Trópico Muy Húmedo de Costa Rica

7.1 Introducción

Debido a un marcado incremento en la demanda de productos derivados de la madera para infraestructura y combustibles; los altos rendimientos encontrados y la capacidad de restauración de sitios degradados, el número de plantaciones forestales en el trópico húmedo con especies nativas han venido en aumento (Gonzales y Fisher 1994, Arias et al. 2011; Montagnini y Finney 2011), al mismo tiempo los conceptos de producción forestal sostenible han venido tomando fuerza, en especial en este tipo de plantaciones.

Las plantaciones de cebo (*Vochysia guatemalensis* Donn. Smith) han incrementado debido a sus características deseables como rápido crecimiento y desarrollo prominente especialmente en sitios de muy baja fertilidad (Pérez et al. 1993; Arias 1994; Butterfield y Espinoza 1995; Montagnini 2002; Delgado et al. 2003; Alice et al. 2004; Piotto et al. 2010). En Costa Rica cerca de 947 ha han sido plantadas con esta especie, con un ritmo de reforestación en el año 1990 de 10 hectáreas por año, para luego incrementar a tasas superiores a 50 hectáreas por año hasta el 2000 (Solís y Moya 2006). Se han estimado producciones entre 272 – 430 m³ ha⁻¹ en plantaciones de esta especie ubicadas en el trópico húmedo de Costa Rica, con rotaciones entre 14 y 25 años (Alice et al. 2004; Pettit y Montagnini 2004; Solís y Moya 2006; Piotto et al. 2010).

Debido a estas altas tasas de crecimiento y a su adaptación a suelos de baja fertilidad, se considera una especie con gran potencial para la restauración ecológica y como una alternativa para la producción forestal para pequeños reforestadores con limitadas posibilidades de producción y como alternativa económica cuando se la cultiva en sistemas silvipastoriles o en plantaciones puras o mixtas (Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Montagnini 2007). El manejo de la nutrición mineral en estas plantaciones de corta rotación resulta clave para lograr altas producciones de madera de una forma sostenible, evitando la degradación y el empobrecimiento de los suelos con miras a futuras producciones (Herrera et al. 1999; Montagnini 2008 a, b; Arias et al. 2011).

La acumulación de nutrientes incrementa conforme a la edad de los rodales, principalmente por el comportamiento exponencial en la acumulación de materia seca (Chave et al. 2001; 2004; 2005), por lo que la absorción de los nutrientes presentes en

el suelo durante las etapas previas al cierre de la copa resulta vital para mantener estas tasas de crecimiento mencionadas con anterioridad (Miller 1981; Laclau et al. 2003 Turner y Lambert 2008). De manera general el follaje es el componente de la biomasa aérea del árbol donde se observan las mayores concentraciones de nutrimentos, mientras que el fuste en comparación tiende a presentar concentraciones más bajas (Miller 1984; Turner y Lambert 2008). Sin embargo las grandes cantidades de biomasa acumulada en dicho componente lo convierten en un importante sumidero de nutrimentos los cuales son extraídos del sistema como consecuencia de la cosecha del árbol, teniendo un impacto directo en la fertilidad del sitio de plantación con miras a más turnos de cosecha (Fölster y Khanna 1997; Arias et al. 2011; Osman et al. 2013).

Para *V. guatemalensis* Badilla (2012) determinó la acumulación de nutrimentos en árboles con edades comprendidas entre 2 y 9 años, obteniendo como resultado un orden acumulación de macronutrimentos de N>K>Ca>Mg>S>P. También para los elementos menores determinó que el Al es el elemento que más se acumula y los restantes nutrimentos analizados se cumulan según el orden de Mn>Fe>Zn>B>Cu. Sin embargo, para esta especie el turno de corta se extiende más allá de esta edad (Pettit y Montagnini 2004; Solís y Moya 2006; Piotto et al. 2010), por lo que la dinámica de acumulación de nutrimentos se vuelve incierta, dado que los estudios realizados se limitan hasta los 9 años. Otros autores han investigado la acumulación de nutrimentos para esta especie pero en periodos cortos y muy específicos (Montagnini y Sancho 1994,1995; Di Stéfano y Fournier 1998; Montagnini 2000; Arias et al. 2011).

Con base en lo anterior, se vuelve necesario estimar las cantidades de nutrimentos extraídas durante la corta de una plantación forestal con el fin de comprender la relación entre la fertilidad del suelo y la nutrición de los arboles (Rennie 1955; Arias et al. 2011; Fernández-Moya et al. 2014), teniendo como resultado estrategias para determinar la sostenibilidad de los posibles sitios de establecimiento de una plantación (Arias et al. 2011). En agricultura esta relación suelo-planta ha sido investigada a tal punto que es posible determinar el momento, el tejido y cantidad de nutrimento que se acumula en un cultivo anual con miras a manejar la nutrición del mismo de forma eficiente y sostenible. (Bertsch 2003).

Estos trabajos sobre acumulación y dinámica de nutrimentos en especies forestales se utilizan principalmente para estimar la cantidad de nutrimentos exportados por la

cosecha (Arias et al. 2011), la tasa de absorción máxima durante un periodo de rotación, el reciclaje de nutrientes por componentes no exportables de la biomasa aérea (Laclau et al. 2003) y la cantidad mínima de fertilizantes necesaria para la producción de un ciclo (Bertsch 1995; Alvarado 2012). Resulta de suma importancia el conocimiento de la acumulación y dinámica de los elementos menores en forestería, debido a las consecuencias en el desarrollo del árbol producto de deficiencias (Boardman y McGuire 1990; Drechsel y Zech 1991; Stone 1990; Marschner 1995; Lehto et al. 2004; Lehto et al. 2010) y a las cantidades bajas en que estos se encuentran en muchos suelos tropicales (Sánchez 1981).

Como se mencionó con anterioridad, los estudios sobre acumulación de nutrientes son una herramienta fundamental para lograr producciones elevadas de manera sostenible; para esta especie dichos estudios son cuantiosos, sin embargo ninguno de ellos se centra en la dinámica de los nutrientes acumulados a través del tiempo por lo cual se plantea el objetivo del presente trabajo en evaluar la cantidad de nutrientes acumulados en los componentes y el total de la biomasa aérea de *V. guatemalensis*, es decir: ramas, follaje y fuste a través de una cronosecuencia con edades comprendidas entre 2 hasta 21 años.

7.2 Materiales y Métodos

7.2.1 Sitios de estudio

Los sitios de estudio se ubican en el cantón de Guácimo, en plantaciones alledañas y del campus de la Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda (EARTH) en Las Mercedes de Guácimo, vertiente Caribe de Costa Rica (10,1667° N, 83,6167° O).

Del trabajo del ITCR (2008), se obtuvo la clasificación de los ecosistemas de estudio según el sistema de zonas de vida de Holdridge como Bosque Muy Húmedo Premontano con transición a basal y Bosque Muy Húmedo Tropical con transición a premontano. La elevación del lugar es de 64 msnm, con una precipitación media anual de 3.381 mm distribuidos a través de todo el año (sin época seca definida) y una temperatura promedio anual de 25°C con poca fluctuación mensual.

Los suelos se clasificaron como **Andic Humudepts** y **Typic Humudepts**, suelos bien drenados con un desarrollo pedogenético incipiente a partir de aluviones de sedimentos volcánicos, con altos contenidos de materia orgánica y baja cantidad de bases (Sancho et al. 1989).

7.2.2 Muestreo, análisis de laboratorio y estadístico

Se utilizó el método de series de tiempo falsas para la determinación del comportamiento en la acumulación de biomasa en árboles de *V. guatemalensis* de edades entre 2 y 21 años. Pese a las críticas realizadas a este método por Johnson y Miyanihy (2008) se considera adecuado cuando los rodales se encuentran bajo condiciones ambientales y prácticas de manejo de plantación similares (Fernández-Moya et al. 2013).

En el presente estudio se llevó a cabo a partir de datos obtenidos por Badilla (2012) los cuales se encuentran disponibles en la base de datos del Laboratorio de Recursos Naturales del Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica (CIA-UCR) y de árboles obtenidos en 7 plantaciones de los mismos sitios descritos anteriormente. Con el fin de optimizar el alcance de este trabajo se seleccionó árboles dominantes y codominantes que: a) no presentaron síntomas de enfermedades o deficiencias nutricionales y b) fueron representativos de la plantación asumiéndose un buen estado nutricional. Una vez seleccionados los árboles se les midió el diámetro a altura de pecho (DAP) y la altura como variables de crecimiento independientes.

En las plantaciones de menos de 10 años de edad se muestrearon dos árboles por edad, para el resto se tomó solamente un árbol por plantación. Los árboles se talaron y se separaron sus componentes (tronco, ramas primarias, ramas secundarias y hojas) a los cuales se les determinó su biomasa fresca. Dicho trabajo se realizó al inicio de la época lluviosa, entre los meses de abril y mayo del 2013. Para cada componente por árbol seleccionado se extrajo una muestra representativa (1 kg) y se analizó la concentración de P, Ca, Mg, K, S, Fe, Mn, Cu, Zn, B y Al en un aparato de espectrometría de emisión modelo ICP OES Perkin Elmer optima 8300 siguiendo la metodología descrita por Kalra (1998), el contenido de humedad de la muestra se analizó por gravimetría, y la concentración de N mediante combustión seca en un analizador Elementar[®] rapid No 3, todo en el Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica.

Los valores obtenidos de concentración de nutrientes por componente para cada árbol muestreado se introdujeron a una base de datos. Con los datos de humedad de las muestras se determinó la biomasa seca de cada componente de la biomasa aérea. Se calculó la acumulación de nutrientes por componente multiplicando la biomasa seca por la concentración de acuerdo con las siguientes formulas:

Para los macro elementos:

$$\text{kg nutriente componente}^{-1} = \text{biomasa seca del componente (kg)} * \frac{\text{nutriente (\%)}}{100}$$

Para los elementos menores

$$\text{g elemento componente}^{-1} = \text{biomasa seca del componente (kg)} * \frac{\text{elemento (mg. kg}^{-1}\text{)}}{1000}$$

Con los datos anteriores más los obtenidos por Badilla (2012) se construyó una matriz de datos para el análisis de acumulación de biomasa y nutrientes por componente del árbol. Para estos análisis se consideraron la edad y el DAP como variables independientes; sin embargo debido a que el DAP es un parámetro de crecimiento que se puede obtener directamente en el campo, en los cálculos se prefirió esta variable a la edad de los árboles que puede o no representar el crecimiento real de manera indirecta si otros factores ambientales no afectan negativamente el crecimiento de la especie.

Los datos obtenidos por Badilla (2012) no reportaron los valores de DAP de los árboles, por lo que estos se calcularon mediante los modelos propuestos por Fonseca et al. (2009) para esta especie dado que ellos presentan un $r^2 > 0,95$, un valor $P < 0,0000$ y pruebas de bondad de ajuste significativas al 95%. Así se estimó el DAP en función de la cantidad de biomasa seca.

Con los datos de ramas primarias y secundarias se calculó las medias ponderadas para reportar un solo componente de ramas. Una vez obtenidos estos datos, se procedió a ordenar dicha matriz por componente del árbol en función del DAP siguiendo un orden ascendente. Para su posterior análisis se realizaron transformaciones de los datos de forma logaritmo natural (\ln) e inversa (α^{-1}) obteniéndose como resultado tres juegos de datos con el objetivo de mejorar el ajuste de los modelos a desarrollar.

Se estimó el índice de estabilidad de sitio según lo expuesto por Arias et al. (2011), calculado con base en la información de suelos para las plantaciones estudiadas proporcionados por Badilla (2012).

Se realizaron modelos de regresión lineal para cada componente del árbol, tomando la variable DAP como variable regresora y la acumulación de nutrientes N, P, Ca, Mg, K, S, Fe, Mn, Cu, Zn, B y Al para cada componente como variables dependientes. Para la concentración se evaluó un total de 108 modelos de regresión para determinar el más adecuado según el nutriente evaluado por componente.

Se elaboraron tres tipos de modelos: (1) hipótesis nula: empleando la forma $y = b_0$, (2) un modelo lineal que incluye intercepto y pendiente $y = b_0 + b_1x$ y (3) un modelo sin el intercepto $y = b_1x$. Para dichos modelos se evaluó el r^2 , la probabilidad p del modelo y de los parámetros de regresión b_0 y b_1 , así como pruebas de normalidad de los datos y pruebas de varianza de constantes. Cuando ninguno de los tres modelos mencionados presentara significancia estadística, se calculó el promedio de los datos con su respectivo error estándar. Para los modelos que resultaron de la transformación logarítmica natural (\ln) se calculó un factor de corrección según lo expuesto por Sprugel (1983) para mejorar la precisión de las estimaciones de los mismos. Los modelos se generaron mediante el uso de los paquetes informáticos Sigmaplot® e InfoStat®.

7.3 Resultados y Discusión

7.3.1 Acumulación y distribución de nutrientes y Al en la biomasa aérea de árboles de *V. guatemalensis*.

Los modelos estadísticos seleccionados para estimar la acumulación de nutrientes se detallan en el Cuadro 13. En general el ajuste de los modelos fue muy bueno, obteniéndose valores de R^2 superiores a 0,85 para las estimaciones de la acumulación de nutrientes en el fuste y la acumulación total. Por otro lado, en los componentes hojas y ramas, la variación en la dinámica de la biomasa de ambos componentes tuvo su efecto sobre la precisión de los modelos de acumulación, observándose valores de R^2 levemente inferiores a 0,85. Basados en dichos modelos se generó una representación grafica de la acumulación de los distintos nutrientes para los componentes de la

biomasa aérea de los árboles evaluados (Figuras 12, 13, 14 y 15). En general se observó un incremento en la acumulación de los nutrientes relacionado con el incremento del DAP, correspondiente en todos los casos a la dinámica de acumulación de biomasa con respecto al DAP descrita en el capítulo 5.

El N se acumuló principalmente en el follaje hasta que árbol alcanzó un DAP entre 13 y 14 cm. A partir de ese momento la acumulación en el fuste incrementó de manera exponencial al mismo tiempo que el ritmo de acumulación en el follaje descende. Así, al final del período de rotación, la acumulación más elevada de N se encontró en el fuste ($1,8 \text{ kg árbol}^{-1}$) superando a los valores encontrados en el follaje ($0,83 \text{ kg árbol}^{-1}$) y las ramas ($0,59 \text{ kg árbol}^{-1}$) (Figura 12). Los contenidos de P acumulado indiferentemente del componente evaluado son los más bajos en comparación con el resto de macronutrientes (Figura 12). Se encontró que el P acumulado en las ramas ($0,35 \text{ kg árbol}^{-1}$) fue el más elevado, seguido por el fuste ($0,24 \text{ kg árbol}^{-1}$) y las hojas ($0,03 \text{ kg árbol}^{-1}$). En este caso el aporte del P acumulado en las ramas al P total fue significativo.

El K presentó una tendencia similar al N, con excepción que los contenidos de este nutriente a partir de 20 cm de DAP incrementaron a una tasa mucho más acelerada en el fuste, superando los valores obtenidos para el follaje y ramas (Figura 12). Al final del período de rotación, el K se acumuló mayoritariamente en el fuste ($1,59 \text{ kg árbol}^{-1}$) seguido de las ramas ($0,35 \text{ kg árbol}^{-1}$) y por último en el componente hojas ($0,19 \text{ kg árbol}^{-1}$).

Cuadro 13. Modelos de regresión para la acumulación de nutrientes y Al (y) en los componentes de biomasa aérea de los árboles de *V. guatemalensis* a partir del DAP (x)

Componente	Elementos mayores (kg.árbol ⁻¹)	Modelo seleccionado	b_0	$b_{0(E.E)*}$	b_1	$b_{1(E.E)*}$	R^2	FC**
Hojas	N	$y=(b_1x^{-1})^{-1}$			128	12	0,90	
	P	$y=(b_1x^{-1})^{-1}$			3274	319	0,90	
	Ca	$y=(b_1x^{-1})^{-1}$			219	33	0,78	
	Mg	$y=(b_1x^{-1})^{-1}$			848	107	0,84	
	K	$y=(b_1x^{-1})^{-1}$			695	97	0,81	
	S	$y=(b_1x^{-1})^{-1}$			1598	187	0,86	
Ramas	N	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-9,93	1,51	2,51	0,49	0,71	1,43
	P	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-14,32	1,96	3,46	0,64	0,73	1,83
	Ca	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-10,21	1,53	2,53	0,50	0,70	1,44
	Mg	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-11,95	1,61	2,83	0,52	0,73	1,50
	K	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-10,11	1,55	2,50	0,50	0,69	1,27
	S	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-14,29	1,78	3,47	0,58	0,77	1,64
Fuste	N	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-8,90	0,34	2,51	0,11	0,98	1,02
	P	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-12,39	0,68	2,83	0,22	0,94	1,07
	Ca	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-10,64	0,65	2,87	0,21	0,94	1,07
	Mg	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-12,37	0,46	3,21	0,15	0,98	1,03
	K	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-8,89	0,85	2,50	0,27	0,88	1,12
	S	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-11,35	0,72	2,65	0,23	0,92	1,09
Total	N	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-6,24	0,55	1,90	0,18	0,91	1,05
	P	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-10,31	0,87	2,49	0,28	0,88	1,12
	Ca	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-7,09	0,58	2,03	0,19	0,92	1,05
	Mg	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-9,16	0,50	2,43	0,16	0,95	1,04
	K	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-7,67	0,69	2,26	0,22	0,90	1,08
	S	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-9,43	0,71	2,33	0,23	0,90	1,08

*EE: error estándar del parámetro; **FC: Factor de corrección estimado según Sprugel (1983) para los modelos con \ln ; los coeficientes b_0 y b_1 fueron estadísticamente significativos ($p < 0.05$).

Continuación del Cuadro 13.

Componente	Elementos menores (g. árbol ⁻¹)	Modelo seleccionado	b ₀	b ₀ (EE)*	b ₁	b ₁ (EE*)	R ²	FC**
Hojas	Fe	$y=(b_1 x^{-1})^{-1}$			27,65	2,69	0,90	
	Cu	$y=(b_1 x^{-1})^{-1}$			798,52	144,74	0,72	
	Zn	$y=(b_1 x^{-1})^{-1}$			183,64	29,25	0,77	
	Mn	$y=(b_1 x^{-1})^{-1}$			17,47	3,80	0,64	
	B	$y=(b_1 x^{-1})^{-1}$			115,90	18,75	0,76	
	Al	$y=(b_1 x^{-1})^{-1}$			0,11	0,01	0,84	
Ramas	Fe	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-7,11	1,71	2,39	0,56	0,63	1,58
	Cu	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-10,34	1,66	2,33	0,54	0,63	1,54
	Zn	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-8,58	1,39	2,30	0,45	0,71	1,35
	Mn	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-5,61	1,81	2,46	0,59	0,62	1,66
	B	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-9,37	1,41	2,24	0,46	0,69	1,36
	Al	$y=\exp(b_1 \ln x)$			1,38	0,08	0,96	
Fuste	Fe	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-7,81	1,70	2,98	0,55	0,73	1,57
	Cu	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-11,76	0,53	3,24	0,17	0,97	1,04
	Zn	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-10,04	1,20	3,13	0,39	0,85	1,25
	Mn	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-4,81	1,36	2,51	0,44	0,75	1,33
	B	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-9,33	0,88	2,69	0,29	0,89	1,13
	Al	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-3,56	0,50	3,08	0,16	0,97	1,03
Total	Fe	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-5,38	1,45	2,40	0,47	0,70	1,40
	Cu	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-9,33	0,70	2,64	0,23	0,93	1,08
	Zn	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-7,29	0,71	2,45	0,23	0,91	1,08
	Mn	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-3,69	1,20	2,31	0,39	0,77	1,25
	B	$y=\exp(b_0 + b_1 \ln x)$	-6,31	0,64	1,99	0,21	0,89	1,07
	Al	$y=\exp(b_1 \ln x)$			2,16	0,03	0,95	

*EE: error estándar del parámetro; **FC: Factor de corrección estimado según Sprugel (1983)) para los modelos con \ln ; los coeficientes b₀ y b₁ fueron estadísticamente significativos (p<0.05).

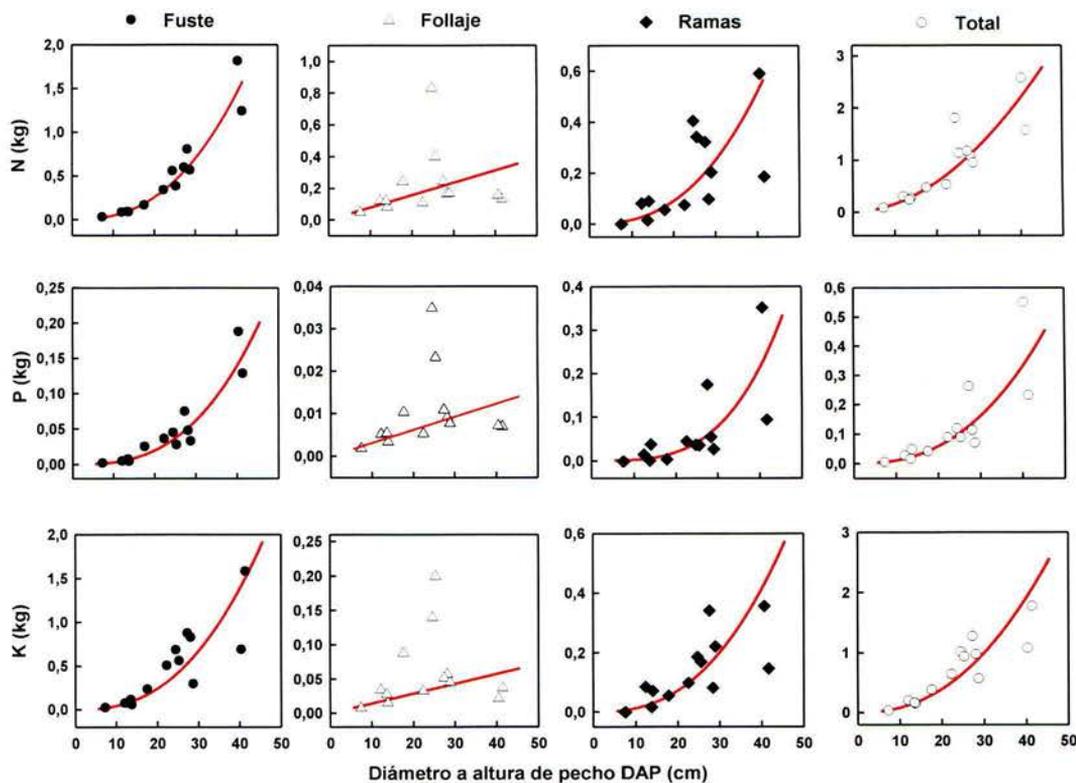


Figura 12. Variación de la acumulación de N-P-K en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas, fuste y total en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste.

Comportamientos similares a los encontrados en el presente estudio para la acumulación de los nutrientes N P K han sido reportados para otras especies forestales como *Eucalyptus* sp. (Laclau et al. 2000; Laclau et al. 2001; Guo et al. 2002; Laclau et al. 2003; Safou-Mantodo et al. 2005), *Pinus taeda* (Rubilar et al. 2005); *Nothofagus antarctica* (Peri et al. 2006; Peri et al. 2008) y *Pseudotsuga menziessii* (Ranger et al. 1995), cuyos estudios también han sido realizados a través de cronosecuencias o falsas series de tiempo.

La distribución de los nutrimentos en la biomasa del árbol se vio afectada por el incremento de la edad. En etapas tempranas la biomasa dominante y por ende la mayor acumulación de nutrimentos correspondió al follaje, la cual se volvió progresivamente más baja que la fracción en el fuste (van den Driessche 1984). Estas tasas de acumulación son el producto de la tasa de crecimiento del árbol, la etapa de desarrollo y la disponibilidad de nutrimentos en el suelo de la plantación (Miller 1984).

En el caso de la acumulación del P, los contenidos son el resultado de las bajas concentraciones del mismo en los distintos componentes de la biomasa aérea. Esto probablemente se debió a mecanismos internos involucrados en la acumulación del P y otros elementos, reduciendo su almacenamiento y logrando un uso más eficiente de ellos en especies hiper acumuladoras de Al (Foy et al. 1978; Watanabe y Osaki 2002; Kochian et al. 2004).

Los valores de acumulación encontrados para K y N en el presente estudio sugieren una eficiencia de uso más baja por parte de esta especie, en cuyo caso se debe prestar atención al contenido de estos nutrimentos en el suelo ya que puede resultar en una limitante para el desarrollo de las plantaciones (Chapin et al. 1986; Vitousek y Farrington 1997; Turkington et al. 1998; Davidson et al. 2004), especialmente teniendo en cuenta la sostenibilidad de la producción para futuras rotaciones.

Se encontró que de forma similar al N, el Ca se acumuló principalmente en el follaje hasta que árbol alcanzó un DAP entre 13 y 14 cm, de ahí en adelante la acumulación en el fuste incrementó a un mayor ritmo que la acumulación en el follaje. Los valores más elevados en la acumulación del Ca siguieron el orden de: fuste ($1,24 \text{ kg árbol}^{-1}$) seguido de las ramas ($0,53 \text{ kg árbol}^{-1}$) y el follaje ($0,49 \text{ kg árbol}^{-1}$) (Figura 13).

Los contenidos de Mg acumulado en el follaje fueron superiores al fuste hasta que se alcanzó un DAP entre 12 y 13 cm, posteriormente el fuste acumuló dicho elemento en tasas superiores a las de acumulación en el follaje (Figura 13). Se encontró los mayores contenidos de Mg acumulado en el fuste ($0,35 \text{ kg árbol}^{-1}$), seguido por las ramas ($0,24 \text{ kg árbol}^{-1}$) y las hojas ($0,03 \text{ kg árbol}^{-1}$).

El S presentó una tendencia similar al Mg, con la excepción que los contenidos de este nutrimento tienden a incrementar de forma exponencial en el fuste a partir de un valor del DAP entre 17 y 18 cm, mientras el componente follaje ($0,09 \text{ kg.árbol}^{-1}$) lo hizo a un ritmo más pausado (Figura 13). El S se acumuló mayoritariamente en el fuste ($0,25 \text{ kg.árbol}^{-1}$) hasta alcanzar diámetros superiores a 33 cm, a partir de los cuales se obtuvieron valores superiores en el componente ramas ($0,35 \text{ kg.árbol}^{-1}$). Sin embargo el fuste fue el componente con mayor aporte porcentual al S total acumulado, seguido de las ramas y el follaje.

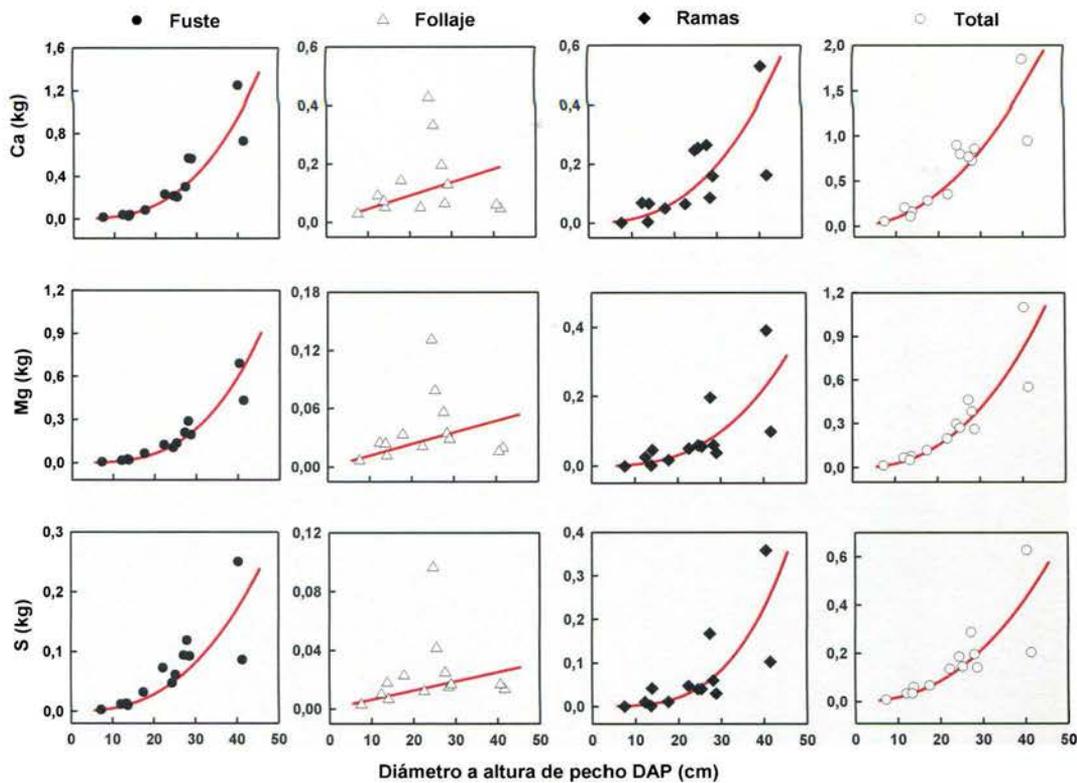


Figura 13. Variación de la acumulación de Ca-Mg-S en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas, fuste y total en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste

Los altos contenidos de Ca en el fuste concuerdan con lo reportado para otras especies forestales (Ponette et al. 2001; Peri et al. 2006; Segura et al. 2005; Peri et al. 2008; Portuguez 2012), en las cuales las cantidades de Ca acumulado se distribuyen en la corteza y en la madera. Las funciones de este nutriente en tejidos estructurales (Miller 1984), como la estabilización de la pared celular y extensión de las células (Marschner 1995) explican la acumulación de Ca en el fuste (Peri et al. 2006; Peri et al. 2008).

El Mg y el S se acumularon en cantidades más bajas que los macronutrientes anteriormente mencionados con excepción del P el cual presentó los valores más bajos de acumulación. Lo anterior concuerda con lo reportado para otras especies de importancia en Costa Rica como *Tectona grandis* (Portuguez 2012), *Alnus acuminata* (Segura et al. 2005). Para *V. guatemalensis* de los trabajos sobre acumulación de nutrientes elaborados en Costa Rica (Montagnini y Sancho 1994,1995; Di Stéfano y Fournier 1998; Montagnini 2000; Arias et al. 2011) solamente el de Badilla (2012) describe la dinámica de acumulación del S.

La acumulación total de macronutrientos mostró la siguiente tendencia hasta que el árbol alcanzó un DAP de 14 cm: $N > Ca = K > Mg > S > P$. Posteriormente la tendencia de acumulación cambió a: $N > K > Ca > Mg > S > P$

Por otro lado, los elementos menores presentaron tendencias similares a los macronutrientos. El Cu acumulado en el fuste ($1,25 \text{ g árbol}^{-1}$) fue el más elevado, seguido por el follaje ($0,38 \text{ g árbol}^{-1}$) y las ramas ($0,18 \text{ g árbol}^{-1}$). Similar al Cu, para el B se obtuvo como resultado acumulaciones para el fuste, follaje y ramas 2,5; 0,93 y $0,28 \text{ g árbol}^{-1}$ respectivamente. El Zn se acumuló principalmente en el fuste ($3,12 \text{ g árbol}^{-1}$) seguido por las ramas ($1,08 \text{ g árbol}^{-1}$) y follaje ($0,62 \text{ g árbol}^{-1}$). En estos tres nutrientes el aporte del fuste al acumulado total fue el más significativo (Figura 14). Resultados de acumulación similares fueron reportados para otras especies forestales en plantaciones de Costa Rica (Segura 2005; Portuguez 2012).

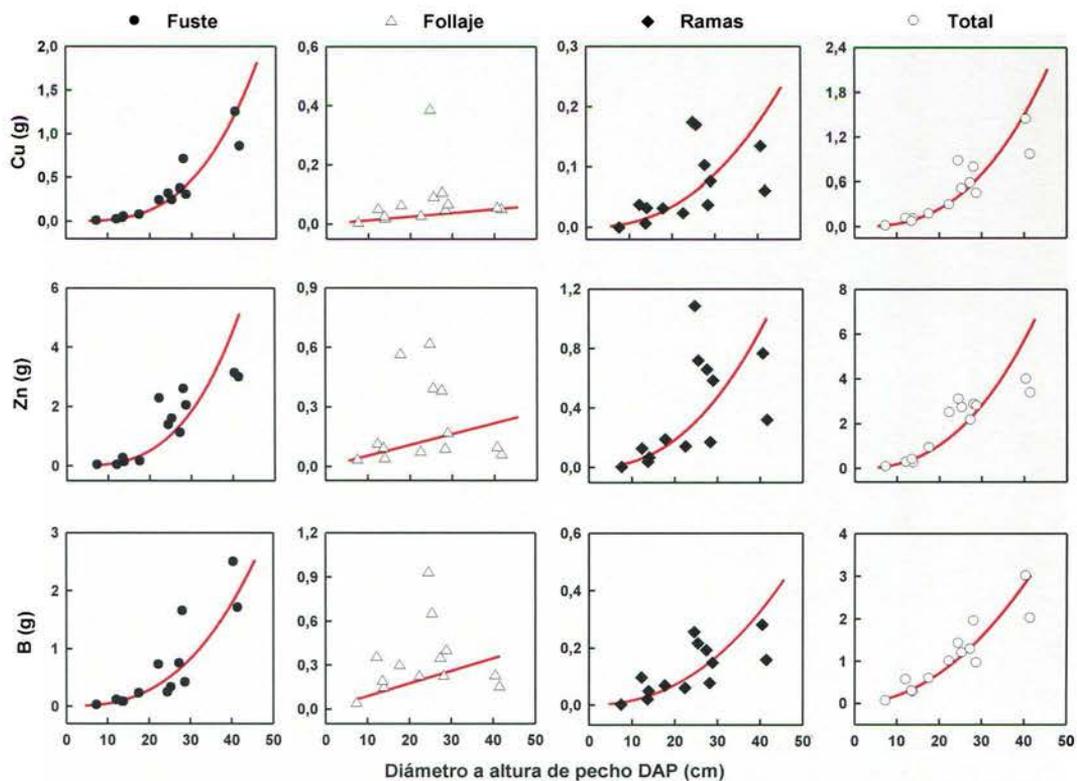


Figura 14. Variación de la acumulación de Cu-Zn-B en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas, fuste y total en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste.

El Fe se acumuló principalmente en el fuste ($140 \text{ g. árbol}^{-1}$), seguido por las ramas ($4,9 \text{ g. árbol}^{-1}$), y follaje ($4,5 \text{ g árbol}^{-1}$). De forma similar, para el Mn se obtuvo como resultado acumulaciones para el fuste, follaje y ramas 165 ; $5,8$ y $55,8 \text{ g árbol}^{-1}$ respectivamente. Se observó que el Al acumulado en el fuste ($2773 \text{ g árbol}^{-1}$) fue el más elevado, seguido por el follaje ($1103 \text{ g árbol}^{-1}$) y la las ramas (273 g árbol^{-1}) Al igual que los tres micro elementos anteriormente mencionados el componente fuste aporta el mayor porcentaje del acumulado total (Figura 15).

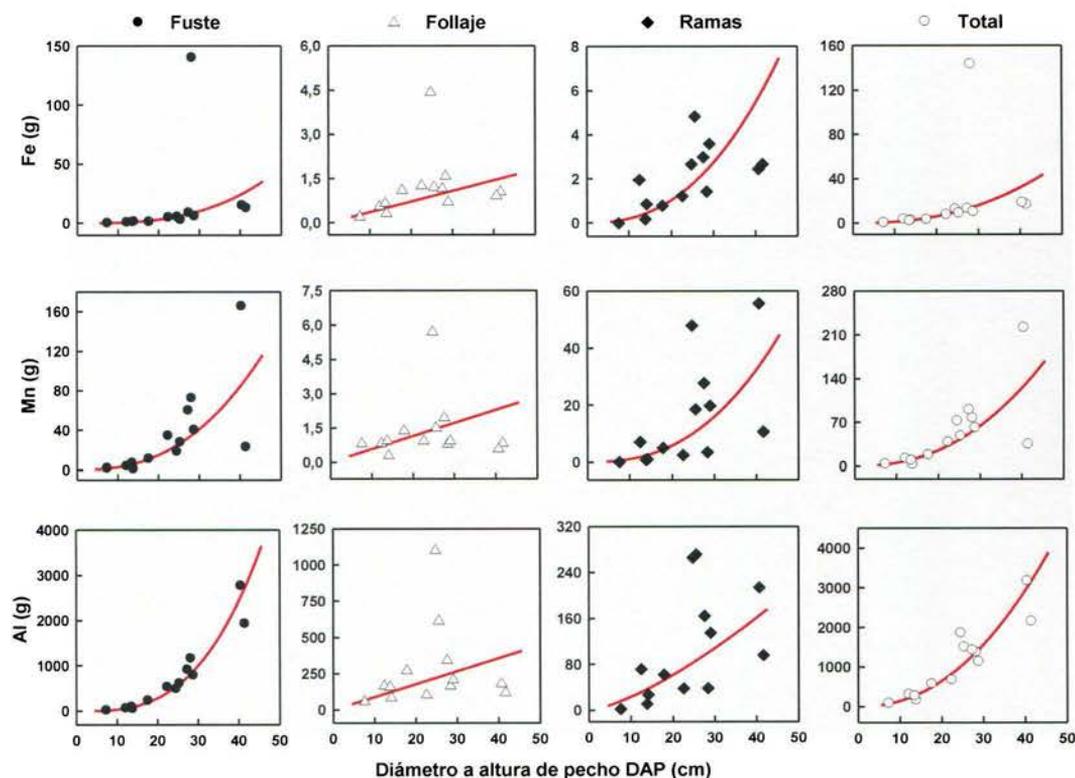


Figura 15. Variación de la acumulación de Fe-Mn-Al en función del DAP (cm) para los componentes follaje, ramas, fuste y total en árboles de *V. guatemalensis*. Líneas en rojo representan el mejor modelo de ajuste

La acumulación total de micro elementos mostró la siguiente tendencia: $\text{Al} \gg \text{Mn} \gg \text{Fe} > \text{Zn} > \text{B} > \text{Cu}$. Resultados similares sin incluir el Al, fueron reportados por Badilla (2012) contrario a lo encontrado para otras especies como *Alnus acuminata* y *Tectona grandis* en las que se muestran una secuencias de acumulación de $\text{Fe} > \text{Zn} > \text{Mn} > \text{Cu} > \text{B}$ y $\text{Fe} > \text{Zn} > \text{B} > \text{Mn} > \text{Cu}$ respectivamente (Segura 2005; Portuguez 2012).

Como resultado se obtuvo que, dentro de los elementos menores estudiados, los que más se acumulan en la totalidad de la biomasa aérea son el Al y el Mn. El comportamiento hiperacumulador de Al para *V. guatemalensis* detallado en capítulos anteriores ha sido reportado por otros autores (Cherney y Sporne 1976; Pérez et al. 1993; González y Fisher 1997).

Gran cantidad de estudios sobre acumulación de nutrimentos para esta especie (Montagnini y Sancho 1994,1995; Di Stéfano y Fournier 1998; Montagnini 2000; Arias et al. 2011) y en otras especies forestales (Montagnini 2000; Ponette et al. 2001; Laclau et al. 2003; Peri et al. 2006) se ha centrado en la dinámica de la acumulación del N, Ca, Mg, K; P y S, dejando por fuera los micro elementos y sus funciones en los distintos componentes de la biomasa aérea. Sin embargo se reportan estudios sobre acumulación de elementos menores para varias especies forestales en Costa Rica (Segura 2005; Badilla 2012; Portuguez 2012).

Mediante los modelos obtenidos en el Cuadro 13 se calculó la acumulación de nutrimentos 5 escenarios (diámetros) del crecimiento del árbol, con la finalidad de generar información básica para la nutrición y el manejo de la fertilización de una plantación forestal de esta especie (Cuadro 14).

Bertsch (2003) explica que en el ámbito de la nutrición mineral de los cultivos, los datos que se generan en estos estudios resultan de suma importancia debido a que constituyen una medición real de lo consumido por un cultivo a lo largo de su ciclo, y por ende, representa las cantidades mínimas a las que debe tener acceso un cultivo para producir un determinado rendimiento, o bien las cantidades que se extraen como cosecha y que se deben reponer para un segundo ciclo de producción.

Para especies forestales se ha encontrado trabajos sobre acumulación y dinámica de nutrimentos, los cuales se utilizan principalmente para estimar la cantidad de nutrimentos exportados por la cosecha, el ciclaje de nutrimentos en componentes no exportables y la cantidad mínima de fertilizantes necesaria para la producción de un turno de corta (Laclau et al. 2003; Arias et al. 2011; Alvarado 2012).

Cuadro 14. Acumulación de nutrimentos y Al en árboles de *V. guatemalensis* bajo 5 escenarios (diámetros) del desarrollo de una plantación. Los datos se calcularon utilizando los modelos estadísticos resumidos en el Cuadro 12.

DAP (cm)	N	P	Ca	Mg	K	S	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al
	kg.árbol ⁻¹						g.árbol ⁻¹					
Fuste												
7	0.02	0.00	0.01	0.00	0.02	0.00	0.16	0.01	0.02	1.23	0.02	14
15	0.12	0.01	0.06	0.03	0.12	0.02	1.31	0.05	0.21	7.20	0.13	119
25	0.44	0.04	0.25	0.13	0.43	0.06	6.03	0.26	1.04	25.90	0.50	575
35	1.03	0.10	0.65	0.39	1.01	0.14	16.45	0.78	2.99	60.17	1.24	1621
45	1.94	0.20	1.34	0.88	1.89	0.28	34.82	1.75	6.58	112.92	2.44	3517
Ramas												
7	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.10	0.00	0.02	0.51	0.01	16
15	0.04	0.01	0.03	0.01	0.04	0.01	0.53	0.02	0.10	2.91	0.04	42
25	0.16	0.04	0.12	0.06	0.13	0.04	1.78	0.06	0.31	10.24	0.11	85
35	0.37	0.13	0.29	0.15	0.30	0.14	3.98	0.13	0.68	23.46	0.24	134
45	0.69	0.32	0.55	0.31	0.56	0.34	7.26	0.23	1.21	43.58	0.43	190
Follaje												
7	0.06	0.00	0.03	0.01	0.01	0.00	0.27	0.01	0.04	0.42	0.06	66
15	0.12	0.00	0.07	0.02	0.02	0.01	0.54	0.02	0.08	0.86	0.13	134
25	0.20	0.01	0.11	0.03	0.04	0.02	0.90	0.03	0.14	1.43	0.22	223
35	0.27	0.01	0.16	0.04	0.05	0.02	1.27	0.04	0.19	2.00	0.30	312
45	0.35	0.01	0.21	0.05	0.06	0.03	1.63	0.06	0.25	2.58	0.39	401
Total												
7	0.09	0.00	0.05	0.01	0.04	0.01	0.52	0.02	0.08	2.16	0.09	95
15	0.28	0.02	0.16	0.06	0.18	0.03	2.38	0.09	0.39	10.97	0.29	295
25	0.80	0.09	0.49	0.22	0.60	0.12	8.71	0.35	1.49	37.57	0.83	882
35	1.68	0.24	1.10	0.58	1.35	0.31	21.69	0.95	3.86	85.63	1.79	2068
45	2.99	0.53	2.09	1.24	2.51	0.65	43.70	2.04	8.03	159.08	3.26	4108

7.3.2 Exportación de nutrimentos y Al en la biomasa del fuste de árboles de *V. guatemalensis*.

Como consecuencia de la cosecha o corta de los árboles de *V. guatemalensis* al final del turno, se exporta en el componente fuste gran cantidad de los nutrimentos acumulados. La cantidad de elementos exportados varió en función del DAP seleccionado para la cosecha de la plantación (Cuadro 14).

En estos tres escenarios, se observó el incremento general en el porcentaje de nutrimentos exportados en el fuste conforme al incremento del DAP seleccionado. Esto se debe principalmente al comportamiento exponencial encontrado en los modelos seleccionados para la estimación de la acumulación de nutrimentos.

La exportación de nutrimentos al final del turno de corta representa entre 28 y 93% dependiendo del nutrimento y el DAP seleccionado (Cuadro 15). El resto de nutrimentos acumulados en las ramas y follaje permanecen generalmente en el sitio y podrían eventualmente ser reciclados durante un segundo turno de corta si se realiza un apropiado manejo de estos residuos (Jordan 1985; Fölster y Khana 1997). De acuerdo con Montagnini (2007) para *V. guatemalensis* hasta 50 % de los nutrimentos totales acumulados se localizan en estos dos componentes. Esta discrepancia puede deberse a que los trabajos de esta autora se realizaron con árboles de edades tempranas (y por tanto diámetros bajos) en lugar de tener en cuenta períodos más tardíos en la rotación, como se ha hecho en el presente trabajo. La cosecha y la extracción de nutrientes asociada a la misma, es más probable que suceda en estas etapas finales de la rotación, con DAP de 35 cm, según la recomendación de Solís y Moya (2006); aunque los raleos (DAP de 25 cm) también pueden suponer una considerable salida de nutrientes del sistema en edades más tempranas.

La cosecha de las plantaciones corresponde al mayor evento de salida de pérdida de nutrimentos del sistema forestal. Dependiendo del diámetro seleccionado y la densidad de siembra, la exportación de nutrimentos podría alcanzar hasta 499 kg N ha⁻¹, 46 kg P ha⁻¹, 314 kg Ca ha⁻¹, 188 kg Mg ha⁻¹, 485 kg K ha⁻¹ y 69 kg S ha⁻¹ (Cuadro 15).

Cuadro 15. Exportación de nutrimentos y Al por corta de árboles de *V guatemalensis* y comparación entre la acumulación total de nutrimentos y la cantidad exportada en el fuste bajo tres escenarios de cosecha de plantaciones. Los datos de exportación se calcularon utilizando los modelos estadísticos resumidos en el Cuadro 12 y dos densidades de siembra: 483 árboles ha⁻¹ para 25 y 35 cm, 200 árboles ha⁻¹ para 45 cm.

Nutrimento	DAP 25 cm*			DAP 35 cm			DAP 45 cm		
	Total	Fuste	Exportación Fuste	Total	Fuste	Exportación Fuste	Total	Fuste	Exportación Fuste
	Nutrimento ha ⁻¹	Nutrimento ha ⁻¹	Nutrimento por cosecha (%)	Nutrimento ha ⁻¹	Nutrimento ha ⁻¹	Nutrimento por cosecha (%)	Nutrimento ha ⁻¹	Nutrimento ha ⁻¹	Nutrimento por cosecha (%)
N (kg)	431	214	50	818	499	61	547	388	71
P (kg)	49	18	36	114	46	40	89	39	44
Ca (kg)	279	119	43	552	314	57	381	267	70
Mg (kg)	125	64	51	284	188	66	216	175	81
K (kg)	321	209	65	686	485	71	501	377	75
S (kg)	70	28	41	152	69	45	113	55	49
Fe (g)	5099	2911	57	11441	7944	69	8664	6963	80
Cu (g)	210	126	60	511	375	73	410	350	85
Zn (g)	878	504	57	2002	1447	72	1534	1316	86
Mn (g)	43235	12510	29	101757	29061	29	79854	22584	28
B (g)	529	243	46	1032	601	58	705	489	69
Al (g)	513292	277721	54	1063454	783122	74	758735	703374	93

Rotaciones sucesivas podrían repercutir en la fertilidad del suelo (Miller 1984) y por ende en la productividad de estos con miras a futuras producciones. Por lo anterior se han desarrollado indicadores de sostenibilidad como el índice de estabilidad de la plantación (Fassbender y Bornemisza 1987; Fosler y Khana 1997; Arias et al. 2011) los cuales estiman la posibilidad de una segunda producción en base al contenido de nutrimentos del sitio. Con los datos de extracción de nutrimentos encontrados en el presente estudio, especial consideración se le debe dar a la extracción de P y K (**Cuadro 16**) en adición a los bajos contenidos de estos nutrimentos en el suelo (Cuadro 6).

Cuadro 16. Índice de estabilidad de nutrimentos para plantaciones de *V. guatemalensis*.

DAP (cm)	Índice de estabilidad de nutrimentos (%)							
	P	Ca	Mg	K	Fe	Cu	Zn	Mn
25	298	9	18	268	1	1	8	18
35	772	23	52	622	3	2	24	42
45	650	20	49	483	3	2	22	32

Los índices de estabilidad de nutrimentos y los modelos desarrollados para estimar la acumulación de nutrimentos resultan en herramientas fundamentales para mejorar el manejo de los nutrimentos en las plantaciones, lográndose producciones de forma sostenible.

La extracción de Al del suelo por *V. guatemalensis* podría funcionar como un proceso de bioremediación. El Al exportado como madera representa el 93 % del total acumulado por árbol, por lo que grandes cantidades de este elemento salen del sitio de plantación como cosecha, reduciendo en gran magnitud el Al intercambiable del suelo y sus efectos fitotóxicos para otras especies o bien para un segundo periodo de rotación.

Este efecto se ha reportado en plantaciones con otras especies como *T. grandis* ubicadas en suelos con grandes cantidades de metales pesados como Zn y Cu. Se han encontrado acumulaciones potenciales de Zn y Cu por esta especie y su efecto sobre la solución del suelo y la reducción de metales pesados (Kumar et al. 2006).

7.4 Conclusiones

Se observó la dinámica de los nutrientes acumulados en los distintos componentes de la biomasa aérea en árboles de *V. guatemalensis* a través del uso de series falsas de tiempo (cronosecuencias). De manera general la acumulación de los nutrientes en los distintos componentes está fuertemente relacionada con el crecimiento del árbol expresado en como incremento en el DAP.

Se encontró una secuencia de acumulación total de macronutrientes de: $N > Ca = K > Mg > S > P$ hasta que el árbol alcanzó un DAP de 14 cm. Posteriormente, la tendencia de acumulación cambió a: $N > K > Ca > Mg > S > P$.

La acumulación total de elementos menores mostró la siguiente tendencia: $Al >> Mn >> Fe > Zn > B > Cu$. La acumulación de Al en el fuste fue elevada, representando entre el 74 y el 93% del elemento total acumulado en el árbol.

En el trabajo se establecen modelos desarrollados para estimar la acumulación de nutrientes y los índices de estabilidad de nutrientes, los cuales son herramientas para mejorar el manejo de los nutrientes en las plantaciones con miras a producción sostenible.

8 Discusión General y Conclusiones

Se encontró que los árboles muestreados para la elaboración de la cronosecuencia presentaron crecimientos buenos de acuerdo con los lineamientos desarrollados por Barraza y Díaz (1999) para esta especie (Anexo 3), por tanto los datos obtenidos en campo para generar los modelos de estimación de los distintos componentes de la biomasa aérea resultaron representativos de plantaciones con requerimientos nutricionales cercanos al máximo de la especie. Pese a los argumentos de Jonhson y Miyanishi (2008) basados en evidencia empírica sobre el uso de las cronosecuencias, son muchos los estudios en forestería elaborados mediante esta técnica (Laclau 2000; Laclau et al. 2001; Ponette et al. 2001; Laclau et al. 2003; Fernandez-Moya et al. 2014), la cual resulta como una opción de bajo costo y muy rápida (Letcher y Chazdon 2009) y en muchos casos ha sido verificada su validez (Foster y Tilman 2000; Laclau et al. 2001 Laclau et al. 2003). En ese sentido, Jonhson y Miyanishi (2008) reconocen la validez del método cuando las plantaciones analizadas se encuentran en condiciones edafoclimáticas comparables.

Son varios los trabajos realizados sobre modelos matemáticos que explican la acumulación de biomasa para esta especie (Petit y Montagnini 2004; Arias 2004; Calvo et al. 2007; Montero y Montagnini 2007; Fonseca et al. 2009), cuyos resultados concuerdan con los encontrados en el presente estudio.

Esta especie es muy promisoría, ya que muestra tasas de crecimiento elevadas (Di Stéfano y Fournier 1998; Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Arias et al. 2011). Se destaca a *V. guatemalensis* como una especie alternativa para la regeneración de sitios degradados, debido a su elevada productividad y su adaptación a suelos de baja fertilidad (Montagnini et al. 2003; Alice et al. 2004; Camacho 2013), así como el efecto de las plantaciones de dicha especie sobre los parámetros químicos del suelo tales como el pH, Mg y acidez intercambiable (Montagnini 2007). Los resultados obtenidos en la acumulación de biomasa en el presente estudio confirman lo anteriormente mencionado.

Como conclusión, los estudios alométricos para estimar biomasa aérea representan una herramienta fundamental para la gestión de sistemas forestales, reduciendo costos económicos como muestreos destructivos y tiempo, lográndose resultados confiables para su uso en otro tipo de estudios como los estudios de acumulación y reciclaje de

nutrimentos, además de otros como la programación de raleos y la estimación del C fijado en estas plantaciones, en el marco de políticas de adaptación y mitigación del cambio climático (Fonseca et al. 2012).

En general, la variación en la concentración de nutrimentos en los distintos componentes de la biomasa aérea de esta especie no se vio influenciada por el crecimiento del árbol expresado como DAP. Sin embargo, en ciertos casos como el del N y el K en el fuste, el efecto de dilución producto de la acumulación de biomasa y compuestos lignificados resultaron en un descenso de la concentración asociado al incremento del DAP (Mills y Jones 1996; Yuan et al. 2007). También se encontraron incrementos en la concentración de P, S y Cu asociados al crecimiento del árbol en el follaje, los cuales se involucran en diversos procesos fisiológicos como fotosíntesis y reacciones óxido-reducción (Marschner 1995; Droux 2004; Yruela 2004; Takahashi et al. 2011).

La concentración de nutrimentos está influenciada por diversos factores, entre ellos el componente genético. Para esta especie se ha reportado un efecto de las procedencias sobre la concentración de nutrimentos a nivel foliar (Cornelius y Mesén 1997; González y Fisher 1997). También el entorno edáfico y el ciclaje de nutrimentos ejercen su influencia sobre la dinámica de nutrientes (Montagnini y Sancho 1993; Montagnini y Sancho 1994). Por todo lo anterior, los modelos desarrollados en el presente estudio para explicar esta variación en la concentración presentaron R^2 muy bajos o bien no presentaron significancia estadística. Sin embargo la mayoría de los valores obtenidos se encontraron en el rango normal sugerido en la literatura para especies forestales tropicales (Drechsel y Zech 1991) con excepción del P el cual se encontró en el rango considerado como deficiente.

Con respecto al P, se han reportado en la literatura mecanismos internos involucrados en la acumulación del mismo en especies acumuladoras de Al, los cuales describen una reducción en su almacenamiento sin que se vea comprometido el metabolismo y desarrollo del árbol, lo cual se describe como un uso más eficiente del P (Foy et al. 1978; Watanabe y Osaki 2002; Kochian et al. 2004).

Destaca la concentración de Al en los componentes de la biomasa aérea, en particular en el follaje donde se encontraron los valores de concentración más elevados. Dichos valores se encuentran muy por encima del rango de toxicidad de Al para la mayoría de las especies forestales propuesto en follaje por Drechsel y Zech (1991). Las concentraciones encontradas en el presente estudio concuerdan con lo reportado para esta especie por otros autores (Chenery y Sporne 1976; Pérez et al. 1993; González y Fisher 1997; Cornelius y Mesén 1997).

En el follaje se encontraron interacciones positivas entre los nutrimentos, las cuales se asocian con procesos fisiológicos del follaje como las distintas reacciones de la fotosíntesis, entre ellas estabilización de las membranas de los cloroplastos, producción de clorofila y activación enzimática y fosforilación, así como mecanismos de absorción de elementos metálicos similares (Marschner 1995; Shen et al. 2002; Droux 2004; Todeschini et al. 2010; Takahashi et al. 2011). También se obtuvo como resultado, interacciones negativas entre nutrimentos, cuyos mecanismos de absorción presentan similitud, así como mecanismos internos de detoxificación como inmovilización y precipitación de elementos y reacciones con moléculas orgánicas reactivas (Wright y Donahue 1953; Foy et al. 1978; Cuenca et al. 1990; Marschner 1995; Jansen et al. 2002; Shen et al. 2002; Watanabe y Osaki 2002; Kochian et al. 2004).

De todo lo anteriormente mencionado respecto a la dinámica de la concentración de nutrimentos se concluye que el conocimiento de ésta a través de herramientas de diagnóstico como el análisis químico foliar resulta en una herramienta de gran utilidad para evaluar el estado nutricional de árboles en plantación, y valorar la respuesta a la fertilización.

De manera general, la acumulación de nutrimentos en los distintos componentes de la biomasa aérea de árboles de *V. guatemalensis* estudiados se vio fuertemente influenciada por el crecimiento del árbol expresado como DAP. Los componentes follaje y ramas presentaron mayor variación en su biomasa seca y por tanto en la cantidad acumulada de nutrimentos. Los modelos desarrollados para estimar la acumulación en función del DAP en estos dos últimos componentes presentaron valores de R^2 levemente inferiores a los obtenidos para el fuste y la acumulación total, los cuales fueron muy altos.

Se observó que el N y K son los macronutrientos que más se acumularon en esta especie, solamente superados por el Al. Estos resultados, excepto por la extraordinaria acumulación de Al que se comenta posteriormente, concuerdan con lo encontrado por otros autores para otras especies forestales (Laclau et al. 2000; Laclau et al. 2001; Guo et al. 2002; Laclau et al. 2003; Safou-Mantodo et al. 2005; Rubilar et al. 2005; Peri et al. 2006; Peri et al. 2008). Los valores de Al acumulado en la biomasa aérea total son considerablemente elevados, y refuerzan la hipótesis del comportamiento hiperacumulador de Al para *V. guatemalensis* reportado por otros autores (Cherney y Sporne 1976; Pérez et al. 1993; González y Fisher 1997).

A través de estos modelos desarrollados es posible estimar la cantidad de nutrientes exportados como fuste o madera, los cuales se deben reponer al sistema con miras a futuras rotaciones. Se encontró que nuevamente el N y K son los elementos que se exportan en mayor cantidad como fuste. Las cantidades encontradas en el fuste correspondieron a una elevada cantidad del nutriente total acumulado, sin embargo un porcentaje considerable se queda en el sitio como follaje y rama lo cuales podrían entrar en un proceso de reciclaje (Jordan 1985; Fölster y Khana 1997) y podrían considerarse un aporte importante de N, bases intercambiables y P al suelo (Montagnini 2007).

Se evaluó también los índices de estabilidad de sitio para las plantaciones en el presente estudio. La fertilidad del suelo en los sitios de estudio podría afectar la producción de un segundo turno viéndose limitada por el P y el K. Miller (1984) expone el efecto de rotaciones sucesivas sobre la en la fertilidad del suelo, la cual se vería comprometida con miras a futuras producciones.

Se concluye que los índices de estabilidad de nutrientes, los modelos desarrollados para estimar la acumulación de nutrientes y la estimación de la eficiencia de uso de nutrientes son herramientas útiles para mejorar el manejo de la nutrición mineral en las plantaciones, lográndose altas producciones, económicamente sustentables y ambientalmente sostenibles.

9 Literatura citada

- Alice F, Montagnini F, Montero M. 2004. Productividad en plantaciones puras y mixtas de especies forestales nativas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 28(2):61-71.
- Alvarado A, 2012. Diagnóstico de la nutrición en plantaciones forestales. In: Nutrición y fertilización forestal en regiones tropicales (Alvarado A, Raigosa J, eds). Asociación Costarricense de las Ciencias del Suelo, San José, Costa Rica. pp: 25-51.
- Arias D. 2004. Estudio de las relaciones altura-diámetro para seis especies maderables utilizadas en programas de reforestación en la Zona Sur de Costa Rica. *Kurú: Revista Forestal (Costa Rica)* 1(2):1-11.
- Arias D, Calvo J. 2011. Productivity, aboveground biomass, nutrient uptake and carbon in fast-growing tree plantations of native and introduced species in the southern region of Costa Rica. *Biomass and Energy* 35:1779-1788.
- Arias D, Calvo J, Arguedas M, Salas B. 2005. Síndrome de la mortalidad de la teca en Costa Rica. Informe final de consultoría. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Centro de Investigación en Integración Bosque-Industria. 39 p.
- Arias F, Mata R, Alvarado A, Serrano E, Laguna J. 2010. Mineralogía de la fracción arcilla de algunos suelos cultivados con banano en las llanuras aluviales del Caribe de Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 34(2):197-222.
- Arias WA. 1994. Efecto de cinco sustratos en el crecimiento de *Vochysia guatemalensis* y censo de la reforestación en la Zona Sur de Costa Rica. Informe de Práctica de Especialidad. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 53 p.
- Badilla Y. 2012. Concentración y absorción de elementos en plantaciones de *Vochysia guatemalensis* de las zonas Caribe y Norte de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 76 p.
- Barraza D, Días J. 1999. Clasificación preliminar de sitios para plantaciones con *Hyeronima alchorneoides*, *Vochysia guatemalensis*, *Vochysia ferruginea*, *Virola koschnyi* y *Terminalia amazonia* en la zona Nor.-Atlántica de Costa Rica. Práctica de especialidad. Heredia, CR: UNA: Escuela de Ciencias Ambientales. 86 p.
- Baskerville GL. 1972. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research* 2(1): 49-53.
- Basuki TM, Van Laake PE, Skidmore AK, Hussin YA. 2009. Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland *Dipterocarp* forests. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1684-1694.

- Bergoing, J. P. 1998. Geomorfología de Costa Rica. San José, Costa Rica: Instituto Geográfico Nacional.
- Bertsch F. 1995. La fertilidad de los suelos y su manejo. San José, Costa Rica. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. pp. 83-110.
- Bertsch F. 2003. Absorción de nutrimentos por los cultivos. San José, Costa Rica. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. 307 p.
- Binkley D, Stape JL, Ryan MG, Barnard HR, Fownes J, 2002. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems* 5: 58-67.
- Boardman R, McGuire DO. 1990. The role of zinc in forestry. I. Zinc in forest environments, ecosystems and tree nutrition. *Forest Ecology and Management* 37(1): 167-205.
- Boley, J. D., Drew, A. P., & Andrus, R. E. 2009. Effects of active pasture, teak (*Tectona grandis*) and mixed native plantations on soil chemistry in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 257(11): 2254-2261.
- Bose J, Babourina O, Rengel, Z. 2011. Role of magnesium in alleviation of aluminium toxicity in plants. *Journal of experimental botany* 62(7): 2251-2264.
- Bruijnzeel, L. A. 1991. Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 7(1): 1-24.
- Butterfield RP, Espinoza M. 1995. Screening trial of 14 tropical hardwoods with an emphasis on species native to Costa Rica: fourth year's results. *New Forests* 9(2):135-145.
- Butterfield RP, Fisher RF. 1994. Untapped potential: native species for reforestation. *Journal of Forestry*, 92(6), 37-40.
- Byard R, Lewi KC, Montagnini F. 1996. Leaf litter decomposition and mulch performance from mixed and monospecific plantations of native tree species in Costa Rica. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 58(2/3):145-155.
- Cakmak I, Kirkby EA. 2008. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. *Physiologia plantarum* 133(4): 692-704.
- Calvo J, Arias D, Richter D. 2007. Early growth performance of native and introduced fast growing tree species in wet to sub-humid climates of the Southern region of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 242:227-235.
- Camacho M. 2013. *Vochysia guatemalensis* en sistemas silvopastoriles: algunos lineamientos para su manejo. *Germinar* 3(12):10-11.

- Carpenter LN, Nichols D, Sandi E. 2004. Early growth of native and exotic trees planted on degraded tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 196: 367-378
- Carvajal D, Calvo J. 2012. Intercepción de precipitación en dos especies forestales nativas: *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm. y *Vochysia ferruginea* Mart. *Kuru (Revista Forestal, Costa Rica)* 9(22):32-39.
- Chacón P, Leblanc HA, Russo RO. 2007. Fijación de carbono en un bosque secundario de la región tropical húmeda de Costa Rica. *Tierra Tropical* (3)1:1-11.
- Chapin FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 11:233-260.
- Chapin FS, Vitousek P, van Cleve K. 1986. The Nature of Nutrient Limitation in Plant Communities. *The American Naturalist*, Vol. 127(1): 48-58
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns M A, Chambers JQ, Eamus D, Yamakura T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1): 87-99.
- Chave J, Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Lao S, Perez R. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1443): 409-420.
- Chave J, Riéra B, Dubois MA. 2001. Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology* 17(1): 79-96.
- Chenery E, Sporke K. 1976. A note on the evolutionary status of aluminium-accumulators among dicotyledons. *New Phytologist* 76:551-554.
- Cornelius JP, Mesén JF. 1997. Provenance and family variation in growth rate stem straightness, and foliar mineral concentration in *Vochysia guatemalensis*. *Canadian Journal of Forest Research* 27(7):1103-1109.
- Cronan CS, Grigal DF. 1995. Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. *Journal of Environmental Quality* 24(2):209-226.
- Cuenca G, Herrera R, Medina E. 1990. Aluminium tolerance in trees of a tropical cloud forest. *Plant and Soil* 125(2): 169-175.
- Davidson EA, Reis de Carvalho CJ, Vieira IC, Figueiredo RDO, Moutinho P, Yoko Ishida F, Tuma Sabá R. 2004. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications* 14(sp4): 150-163.
- Delgado A, Montero M, Murillo O, Castillo M. 2003. Crecimiento de especies forestales nativas en la zona norte de Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 27(1):63-78.

- Di Stéfano JF, Fournier LA. 1994. Crecimiento inicial de *Vochysia guatemalensis* en Tabarcia de Mora, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 18(1):41-46.
- Di Stéfano JF, Fournier LA. 1998. Biomasa aérea, concentración de nutrimentos y daños en árboles de *Vochysia guatemalensis* en un monocultivo de cuatro años, Tabarcia, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 22 (2):235-241.
- Di Stéfano JF, Fournier LA. 2005. Caída de hojarasca y tasas de descomposición de las hojas de *Vochysia guatemalensis* en una plantación de 10 años, Tabarcia de Mora, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 29(1):9-16.
- Di Stéfano JF, Fournier LA. 2009. Regeneración natural de plantas leñosas en una plantación costarricense de *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae) y el efecto de la fertilización con P y NPK. *Revista de Biología Tropical* 57: 111-118.
- Dóndoli C, Malavassi E, Dengo G. 1968. Mapa geológico de Costa Rica.-Escala 1: 700 000, preliminar. ICAITI.
- Drechsel P, Zech W. 1991. Foliar nutrient levels of broad-leaved tropical trees: a tabular review. *Plant and Soil*, 131(1):29-46.
- Droppa M, Terry N, Horvath G. 1984. Effects of Cu deficiency on photosynthetic electron transport. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81(8): 2369-2373.
- Droux M. 2004. Sulfur assimilation and the role of sulfur in plant metabolism: a survey. *Photosynthesis Research* 79(3): 331-348.
- Ericsson T, Göransson A, Van Oene H, Gobran G. 1995. Interactions between Aluminium, Calcium and Magnesium: Impacts on Nutrition and Growth of Forest Trees. *Ecological Bulletins* 191-196.
- Fassbender HW, Bornemisza E. 1987. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. San José, Costa Rica: Instituto Latinoamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA). 420 p.
- Fernández-Moya J, Murillo R, Portuguez E, Fallas JL, Rios V, Kottman F, Verjans JM, Mata R, Alvarado A. 2013. Nutrient concentration age dynamics of teak (*Tectona grandis* L.f.) plantations in Central America. *Forest Systems* 22(1): 123-133.
- Fernández-Moya J, Murillo R, Portuguez E, Fallas JL, Rios V, Kottman F, Verjans JM, Mata R, Alvarado A. 2014. Nutrient accumulation and export in teak (*Tectona grandis* lf) plantations of Central America. *iForest-Biogeosciences and Forestry*: 494-505.
- Fisher RF. 1995. Ameliorization of degraded rain forest soils by plantations of native trees. *Soil Science Society of America Journal* 59(2):544-549.

- Fölster H, Khanna PK, 1997. Dynamics of nutrient supply in plantation soils. In: Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests (Nambiar EKS, Brown AG, eds). Australian Centre for International Agricultural Research, Australia: 339-379 p.
- Fonseca W, Alice F, Rey-Benayas JR. 2009. Modelos para estimar la biomasa de especies nativas en plantaciones y bosques secundarios en la zona Caribe de Costa Rica. *Bosque* 30(1):36-47.
- Fonseca W, Alice F, Rey-Benayas JR. 2012. Carbon accumulation in aboveground and belowground biomass and soil of different age native forest plantations in the humid tropical lowlands of Costa Rica. *New Forests* 43:197–211.
- Foster BL, Tilman D. 2000. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146(1): 1-10.
- Fournier LA, Di Stéfano JF. 2000. Defoliación parcial de los árboles de *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae) en una plantación de 7 años en Tabarcia de Mora, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 24(1):87-91.
- Foy CD, Chaney RT, White MC. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 29(1): 511-566.
- González E, Fisher RF. 1997. Variation in foliar elemental composition in mature wild trees and among families and provenances of *Vochysia guatemalensis* in Costa Rica. *Silvae Genetica* 46(1):45-50.
- Gower ST, McMurtrie RE, Murty D, 1996. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Tree* 11(9): 378-382.
- Guo LB, Sims REH, Horne DJ. 2002. Biomass production and nutrient cycling in *Eucalyptus* short rotation energy forests in New Zealand.: I: biomass and nutrient accumulation. *Bioresource technology* 85(3): 273-283.
- Hagg HP. 1983. Nutrição mineral de Eucalyptus, Pinus, Araucaria e Gmelina no Brasil. Fundação Cargill. Campinas, Brasil. 202 p.
- Hagg J, Wightman K, Fisher R. 1997. The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99(1-2): 55-64.
- Harrington RA, Fownes JH, Vitousek PM. 2001. Production and resource use efficiencies in N-and P-limited tropical forests: a comparison of responses to long-term fertilization. *Ecosystems* 4(7): 646-657.
- Hedin LO, Vitousek PM, Matson PA. 2003. Nutrient Losses over four milliom years. *Ecology* 84(9): 2231-2255.
- Herbert DA, Fownes JH. 1995. Phosphorus limitation of forest leaf area and net primary production on a highly weathered soil. *Biogeochemistry* 29(3): 223-235.

- Herbert DA, Fownes JH. 1999. Forest productivity and efficiency of resource use across a chronosequence of tropical montane soils. *Ecosystems* 2(3):242-254.
- Herrera B, Campos JJ, Finegan B, Alvarado A. 1999. Factors affecting site productivity of a Costa Rican secondary rain forest in relation to *Vochysia ferruginea*, a commercially valuable canopy tree species. *Forest Ecology and Management* 118:73-81.
- Hooper E, Condit R, Legendre P. 2002. Responses of 20 Native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12(6): 1626-1641.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica, CR). 2008. Atlas digital de Costa Rica. Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Escuela de Ingeniería Forestal. Cartago, CR
- Jansen S, Broadley MR, Robbrecht E, Smets E. 2002. Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: A review of its phylogenetic significance. *The Botanical Review* 68(2): 235-269.
- Jiménez C, Calvo J C, Arias D. 2006. Lavado de nutrientes en plantaciones forestales de *Vochysia ferruginea* Mart. y *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm., Sarapiquí, Costa Rica. *Kuru (Revista Forestal, Costa Rica)* 3(8):1-11.
- Johnson EA, Miyanishi K, 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecol Letters* 11(5): 419-431.
- Jordan CF. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. John Wiley & Sons. Inglaterra. 189 p.
- Jordan CF, Herrera, R. 1981. Tropical rain forests: are nutrients really critical? *American Naturalist* 117 (2): 167-180.
- Kalra Y. 1998. Handbook of reference methods for plant analysis. Soil and Plant Analysis Council, Inc. Boca Raton, FLA, CRC Press. 300 p.
- Kramer PJ, Decker JP. 1944. Relation between light intensity and rate of photosynthesis of loblolly pine and certain hardwoods. *Plant physiology* 19(2): 350.
- Kochian LV, Hoekenga OA, Piñeros MA. 2004. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55: 459-493.
- Kozlowski TT, Keller T. 1966. Food relations of woody plants. *The Botanical Review* 32(4): 293-382.
- Kumar YP, King P, Prasad VSRK. 2006. Zinc biosorption on *Tectona grandis* Lf leaves biomass: Equilibrium and kinetic studies. *Chemical Engineering Journal* 124(1): 63-70.

- Laclau JP, Bouillet JP, Ranger J. 2000. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of *Eucalyptus* in Congo. *Forest Ecology and Management*, 128(3): 181-196.
- Laclau JP, Bouillet JP, Ranger J, Joffre R, Gouma R, Saya A. 2001. Dynamics of nutrient translocation in stemwood across an age series of a *Eucalyptus* hybrid. *Annals of botany* 88(6): 1079-1092.
- Laclau JP, Deleporte P, Ranger J, Bouillet JP, Kazotti G. 2003. Nutrient dynamics throughout the rotation of *Eucalyptus* clonal stands in Congo. *Annals of Botany* 91(7): 879-892.
- Lenoble ME, Blevins DG, Miles RJ. 1996a. Prevention of aluminium toxicity with supplemental boron. I. Maintenance of root elongation and cellular structure. *Plant, Cell and Environment* 19:1132-1142.
- Lenoble ME, Blevins DG Miles RJ. 1996b. Prevention of aluminium toxicity with supplemental boron. II. Stimulation of root growth in an acidic, high- aluminum subsoil. *Plant, Cell and Environment* 19:1143-1148.
- Lehto T, Räisänen M, Lavola A, Julkunen-Tiitto R, Aphalo PJ. 2004. Boron mobility in deciduous forest trees in relation to their polyols. *New phytologist* 163(2): 333-339.
- Lehto T, Ruuhola T, Dell B. 2010. Boron in forest trees and forest ecosystems. *Forest ecology and management* 260(12): 2053-2069.
- Letcher SG, Chazdon RL. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41(5): 608-617.
- Loneragan JF, Grove TS, Robson AD, Snowball K. 1979. Phosphorus toxicity as a factor in zinc-phosphorus interactions in plants. *Soil Science Society of America Journal* 43(5): 966-972.
- Marschner H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Second edition, Academic Press, London. 832 p.
- Masunaga T, Kubota D, Hotta M, Wakatsuki T. 1998. Mineral composition of leaves and bark in aluminum accumulators in a tropical rain forest in Indonesia. *Soil Science and Plant Nutrition* 44(3): 347-358
- Miller HG. 1981. Forest fertilization: some guiding concepts. *Forestry*, 54(2): 157-167.
- Miller HG. 1984. Dynamics of nutrient cycling in plantations ecosystems. In Bowen GD & Nambiar ES. Eds. *Nutrition of plantation forests*. Academic Press. 516 p.
- Mills HA, Jones JB, 1996. *Handbook of Plant Analysis*. Micro-Macro Publishing Inc., Athens.

- Montagnini F. 2000. Accumulation in above-ground biomass and soil storage of mineral nutrients in pure and mixed plantations in humid tropical lowland. *Forest Ecology and Management* 134:257-270.
- Montagnini F. 2002. Tropical plantations with native trees: their function in ecosystem restoration. In: Reddy, M.V. (ed.). *Management of tropical plantation-forests and their soil-litter systems*. Science Publishers. New Hampshire, USA. Chapter 4. pp. 73-94.
- Montagnini, F. 2007. Soil sustainability in agroforestry systems: experiences on impacts of trees on soil fertility from a humid tropical site. *In Ecological Basis of Agroforestry*, ed. D. R. Batish, R. K. Kohli, S. Jose, and H. P. Singh pp. 239–251. CRC Press Boca Raton.
- Montagnini, F. 2008. Management for sustainability and restoration of degraded pastures in the neotropics. *In Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Ed. R. W. Myster. pp 265-295. Springer.
- Montagnini F, Finney C. 2011. Payments for environmental services in Latin America as a tool for restoration and rural development. *AMBIO* 40:285–297. In: MR Guariguata, G. Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Lluviosos Neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago, Costa Rica. pp. 167-191.
- Montagnini F, Nair PK. 2004. Carbon sequestration: an underexploited environmental benefit of agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 61:281–295.
- Montagnini F, Porras C. 1998. Evaluating the role of plantations as carbon sinks: An example of an integrative approach from the humid tropics. *Environmental Management* 22(3): 459–470
- Montagnini F, Sancho, F. 1990. Impacts of native trees on tropical soils: a study in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Ambio*, 386-390.
- Montagnini F, Sancho F. 1993. Reciclaje de nutrientes en plantaciones jóvenes con árboles nativos: estrategias para un manejo sustentable. *Yvyrareta. País de árboles*. *Revista forestal Argentina*. Set 4(4): 9-23.
- Montagnini, F, Sancho F. 1994. Net nitrogen mineralization in soils under six indigenous tree species, an abandoned pasture and a secondary forest in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Plant and Soil*, 162(1), 117-124
- Montagnini F, Ramstad K, Sancho F. 1993. Litterfall, litter decomposition and the use of mulch of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Agroforestry Systems* 23(1):39-61.
- Montagnini F, Jordan C, Matta R. 1999. Nutrient cycling and nutrient use efficiency in agroforestry systems. *In Montagnini, F, Ashton, M. S. (Eds.). The silvicultural basis for agroforestry systems*. CRC Press

- Montagnini F, Stijfhoorn E, Sancho F. 1989. Soil chemical properties and root biomass under plantations of native tree species, grass cover and secondary forest vegetation in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Belowground Ecology Bulletin* 1(1):6-8.
- Montagnini F, Ugalde L, Navarro C. 2003. Growth characteristics of some native tree species used in silvopastoral systems in the humid lowlands of Costa Rica. *Agroforestry Systems* 59: 163–170.
- Montero M, 1999. Factores de sitio que influyen en el crecimiento de *Tectona grandis* L.f. y *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand, en Costa Rica. MSc thesis. Universidad Austral de Chile/CATIE.
- Montero M, F Montagnini. 2006. Modelos alométricos para la estimación de biomasa de diez especies nativas en plantaciones en la región Atlántica de Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* 45: 118-125.
- Moreira I, Arnáez E. 2007. Estudio radicular de *Vochysia guatemalensis* (cebo) en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. *Tecnología en Marcha* 19(1):3-11.
- Osman KT. 2013. Nutrient Dynamics in Forest Soil. In *Forest Soils* (pp. 97-121). Springer International Publishing.
- Pérez J, Bornemisza E, Sollins P. 1993. Identificación de especies forestales acumuladoras de aluminio en una plantación experimental ubicada en Sarapiquí, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 17(2):99-104.
- Peri PL, Gargaglione V, Pastur GM. 2006. Dynamics of above-and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus Antarctica* forest of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 233(1): 85-99.
- Peri PL, Gargaglione V, Pastur GM. 2008. Above-and belowground nutrients storage and biomass accumulation in marginal *Nothofagus antarctica* forests in Southern Patagonia. *Forest ecology and management*, 255(7): 2502-2511.
- Petit B, Montagnini F. 2004. Growth equations and rotation ages of ten native tree species in mixed and pure plantations in the humid neotropics. *Forest Ecology and Management* 199:243–257.
- Piotto D, Craven D, Montagnini F, Alice F. 2010. Silvicultural and economic aspects of pure and mixed native tree species plantations on degraded pasturelands in humid Costa Rica. *New Forest* 39:369-385.
- Ponette Q, Ranger J, Ottorini JM, Ulrich E. 2001. Aboveground biomass and nutrient content of five Douglas-fir stands in France. *Forest Ecology and Management* 142(1): 109-127.
- Portuguez E. 2012. Estimación de la extracción de nutrimentos por parte aérea en plantaciones de teca (*Tectona grandis* Linn. f.) de las empresas Panamerican

Woods y C&M Investment Group Ltda. en la península de Nicoya, Guanacaste, Costa Rica. Práctica dirigida Licenciatura en ingeniería agronómica con énfasis en fitotecnia. Universidad de Costa Rica. 92 p.

Powers JS. 2001. Geographic variation in soil organic carbon dynamics following land-use change in Costa Rica. Thesis Ph. D. Duke University, Graduate School and Management of Biology, Durham, N.C. 281 p.

Powers JS. 2004. Changes in soil carbon and nitrogen after contrasting land-use transitions in northeastern Costa Rica. *Ecosystems* 7(2):134-146.

Raich JW, Russell AE, Valverde O. 2009. Fine root decay rates vary widely among lowland tropical tree species. *Oecologia* 161(2): 325-330.

Ranger J, Marques R, Colin-Belgrand M, Flammang N, Gelhaye D. 1995. The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. *Forest Ecology and Management* 72(2): 167-183.

Ryan MG, Binkley D, Fownes JH, 1997. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Adv Ecol Res* 27: 213-262.

Redondo A. 2007. Growth, carbon sequestration, and management of native tree plantations in humid regions of Costa Rica. *New Forests* 34(3): 253-268.

Rengel Z. 1996. Tansley review No. 89. Uptake of aluminium by plant cells. *New Phytologist*: 389-406.

Rodríguez J, Álvarez J. 2010. Nutrición y fertilización de las plantaciones forestales. Grafica LOM. Santiago, Chile: 521 p.

Rubilar RA, Allen HL, Kelting DL. 2005. Comparison of biomass and nutrient content equations for successive rotations of loblolly pine plantations on an Upper Coastal Plain Site. *Biomass and Bioenergy* 28(6): 548-564.

Ruiz L. 2011. Modelos alométricos para la estimación de biomasa en *Alnus acuminata* (kunth) en Costa Rica: Tesis de licenciatura. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 73 p.

Sader SA, Joyce AT. 1988. Deforestation rates and trends in Costa Rica, 1940-1983. *Biotropica* 20(1):111-119.

Safou-Matondo R, Deleporte P, Laclau JP, Bouillet JP. 2005. Hybrid and clonal variability of nutrient content and nutrient use efficiency in *Eucalyptus* stands in Congo. *Forest ecology and management*, 210(1): 193-204.

Sánchez PA. 1981. Suelos del trópico: características y manejo (No. 48). IICA Biblioteca Venezuela.634 p.

- Sancho F, Mata R, Molina E, Salas R. 1989. Estudio de suelos finca de la Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda Guácimo, provincia de Limón. San José. 151 p.
- Schlesinger WH. 1997. Biogeochemistry: an analysis of global change. Academic Press. San Diego, USA: 588 p
- Segura M. 2005. Respuesta del Jaúl (*Alnus acuminata*. spp arguta) a la fertilización fosfórica en Andisoles del cantón de Coronado, Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. 151 p.
- Segura M, Castillo A, Alvarado A, Blanco F. 2005. Extracción de nutrimentos en plantaciones de jaúl (*Alnus acuminata*) en la cuenca del río Virilla, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 29(2):109-120.
- Segura M, Kanninen M, Suarez D. 2006. Allometric models for estimating aboveground biomass of shade trees and coffee bushes grown together. *Agroforestry Systems* 68:143–150.
- Sharma SC, Pande PK. 1989. Patterns of litter nutrient concentration in some plantation ecosystems. *Forest Ecology and Management* 29(3):151-163.
- Shen R, Ma J, Kyo M, Iwashita T. 2002. Compartmentation of aluminium in leaves of an Al-accumulator, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Planta*, 215(3): 394-398.
- Sprugel DG. 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology* 64(1): 209-210.
- Solís M, Moya R. 2006. *Vochysia guatemalensis* en Costa Rica (en línea). San José, Costa Rica, FONAFIFO. 100 p. Consultado el 3 de agosto del 2007 Disponible en ManualVochysia.pdf
- Stone EL. 1990. Boron deficiency and excess in forest trees: a review. *Forest Ecology and Management* 37(1):49-75.
- Switzer GL, Nelson LE, Smith WH. 1968. The mineral cycle in forest stands. *In* Authority, T. V. Forest fertilization—theory and practice. In Symposium on Forest Fertilization. Muscle Shoals, AL: The Authority.
- Takahashi H, Kopriva S, Giordano M, Saito K, Hell R. 2011. Sulfur assimilation in photosynthetic organisms: molecular functions and regulations of transporters and assimilatory enzymes. *Annual review of plant biology* 62: 157-184.
- Todeschini V, Lingua G, D'Agostino G, Carniato F, Roccotiello E, Berta G. 2011. Effects of high zinc concentration on poplar leaves: a morphological and biochemical study. *Environmental and experimental botany* 71(1): 50-56.
- Turner J, Lambert M.J. 2008. Nutrient cycling in age sequences of two *Eucalyptus* plantation species. *Forest Ecology and Management* 255(5): 1701-1712.

- Ugalde LA, Montagnini F, Reicha CR. 2002. Preliminary models for the estimation of bio-mass of ten species native to the Atlantic Zone of Costa Rica. Memoria del Taller Seminario Especies Forestales Nativas. Heredia, Costa Rica. pp 73-75.
- Van der Driessche. 1984. Nutrient storage, retranslocation and relationship of stress to nutritions. In Bowen GD & Nambiar ES. Eds. Nutrition of plantation forests. Academic Press.516 p
- Van Praag HJ, Weissen F. 1985. Aluminium effects on spruce and beech seedlings. Plant and Soil 83: 331-356.
- Van Praag HJ, Weissen F.1986. Foliar mineral composition, fertilization and dieback of Norway spruce in the Belgian Ardennes. Tree physiology 1(2):169-176.
- Vaughan C. 1990. Patterns in natural resource destruction and conservation in Central America: a case for optimism?. Trans.55th. Wildlife and Natural Resources Conference. pp. 409-421.
- Vitousek PM. 1984. Litterfall nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. Ecology 65:285-298.
- Vitousek PM, Farrington H. 1997. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. Biogeochemistry 37(1): 63-75.
- Vitousek PM, Sanford RL. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17:137-67.
- Vitousek P M, Turner D R, Kitayama K. 1995. Foliar nutrients during long-term soil development in Hawaiian montane rain forest. Ecology 76(3): 712-720.
- Watanabe T, Osaki M. 2002. Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils: a review. Communications in Soil Science and Plant Analysis 33(7-8): 1247-1260.
- Wright KE, Donahue BA. 1953. Aluminum toxicity studies with radioactive phosphorus. Plant physiology 28(4): 674.
- Wunder S. 2006. Are direct payments for environmental services spelling doom for sustainable forest management in the tropics? Ecology and Society 11(2): 23.
- Yang ZB, Rao IM, Horst WJ. 2013. Interaction of aluminium and drought stress on root growth and crop yield on acid soils. Plant and Soil 372(1-2): 3-25.
- Yuan Z, Liu W, Niu S, Wan S. 2007. Plant nitrogen dynamics and nitrogen-use strategies under altered nitrogen seasonality and competition. Annals of botany 100(4): 821-830.
- Yurela I. 2005. Cooper in plants. Brazilian Journal of Plant Physiology 17(1): 145-156.

Anexo 1.

Correlación entre valores estimados mediante los modelos y valores observados para los componentes de la biomasa de árboles de *V. guatemalensis* y parámetros de precisión de los modelos encontrados.

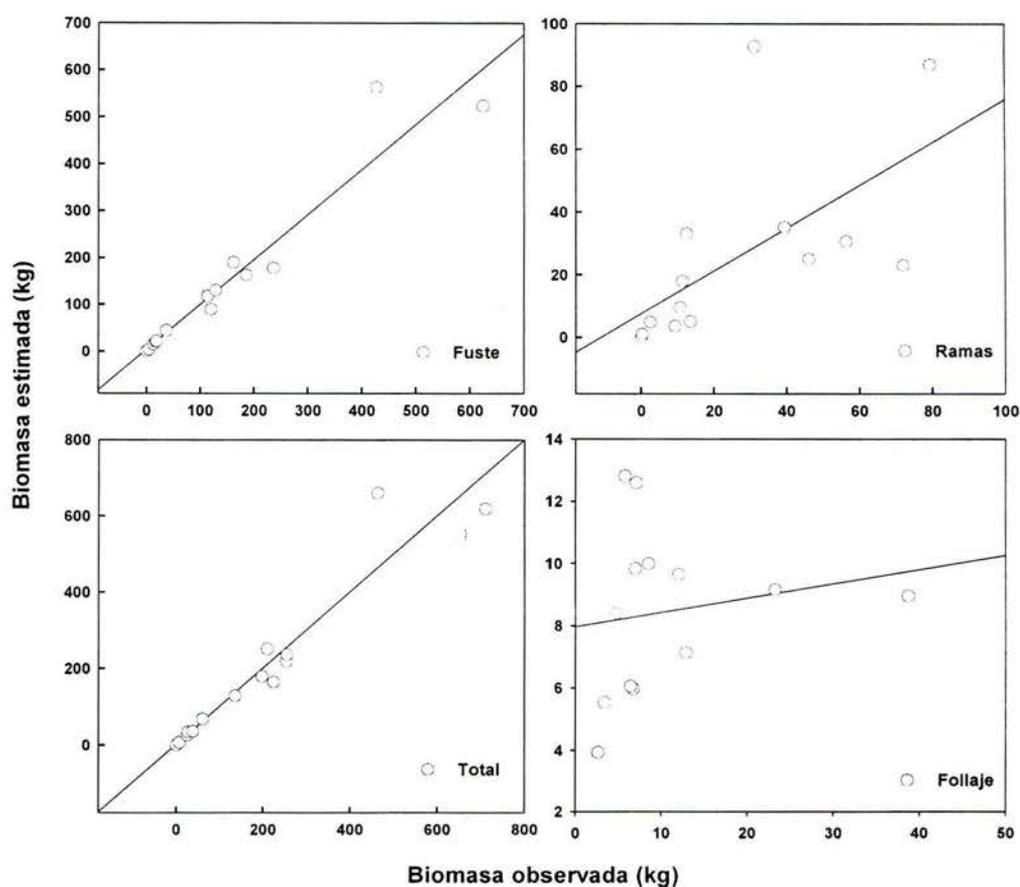


Figura Anexo 1. Correlación entre valores observados y valores estimados con los modelos desarrollados en el presente trabajo para los componentes de la biomasa de árboles de *V. guatemalensis*

Cuadro Anexo 1. Parametros estadísticos de los modelos alometricos seleccionados para la estimacion de biomasa de los distintos componentes de árboles de *V. guatemalensis*.

Componente	Modelo seleccionado	R ²	RCM	ECM	DA
Hojas	$y = e^{(b_1 \ln x)}$	0.920	0.663	9.74	2.23
Ramas	$y = e^{b_0 + b_1 \ln x}$	0.719	0.870	24.73	1.21
Fuste	$y = e^{b_0 + b_1 \ln x}$	0.983	0.206	51.45	2.20
Total	$y = e^{b_0 + b_1 \ln x}$	0.981	0.190	64.73	-1.50

R² = coeficiente de determinación, RCM error estándar de la estimación, ECM= error cuadrático medio, DA= diferencia agregada

Anexo 2.

Coefficientes de correlación de Spearman entre la concentración de nutrimentos y Al para cada componente de la biomasa aérea en arboles de *V. guatemalensis*.

Cuadro Anexo 2.1. Coeficientes de correlacion de Spearman para concentracion de nutrimentos y Al asociados al fuste de arboles de *V. guatemalensis*.

Spearman Rank Order Correlation Saturday, October 19, 2013, 8:51:22 PM

Data source: Datos Fuste in Graficos Concentracion

Cell Contents:
Correlation Coefficient
P Value
Number of Samples

	P	Ca	Mg	K	S	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al
N	0.296 0.313 13	0.308 0.295 13	0.0888 0.764 13	0.421 0.143 13	0.311 0.286 13	0.407 0.16 13	0.0347 0.906 13	-0.0495 0.863 13	0.11 0.709 13	0.139 0.643 13	-0.223 0.447 13
P	-	-0.335 0.252 13	0.114 0.696 13	0.806 > 0.001 13	0.197 0.504 13	0.0725 0.806 13	0.148 0.616 13	-0.192 0.516 13	0.357 0.221 13	-0.0309 0.906 13	0.215 0.469 13
Ca	-	-	0.108 0.709 13	-0.462 0.107 13	0.0908 0.751 13	0.011 0.964 13	-0.078 0.792 13	-0.159 0.591 13	0.033 0.906 13	0.373 0.199 13	-0.247 0.403 13
Mg	-	-	-	0.0609 0.835 13	0.617 >0.05 13	0.385 0.186 13	0.507 0.0739 13	0.0748 0.792 13	0.186 0.528 13	0.317 0.278 13	0.759 >0.05 13
K	-	-	-	-	0.322 0.269 13	0.165 0.578 13	0.0433 0.878 13	0.126 0.669 13	0.374 0.199 13	-0.0692 0.806 13	0.242 0.414 13
S	-	-	-	-	-	0.492 0.0813 13	0.224 0.447 13	0.121 0.682 13	0.118 0.682 13	0.526 0.0605 13	0.289 0.323 13
Fe	-	-	-	-	-	-	0.621 0.0222 13	0.181 0.541 13	0.0934 0.751 13	0.456 0.111 13	0.143 0.629 13
Cu	-	-	-	-	-	-	-	0.13 0.656 13	-0.225 0.447 13	0.284 0.332 13	0.223 0.458 13
Zn	-	-	-	-	-	-	-	-	0.0989 0.737 13	-0.111 0.709 13	0.154 0.603 13
Mn	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.266 0.372 13	0.412 0.154 13
B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.00553 0.978 13
Al	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

The pair(s) of variables with positive correlation coefficients and P values below 0.050 tend to increase together. For the pairs with negative correlation coefficients and P values below 0.050, one variable tends to decrease while the other increases. For pairs with P values greater than 0.050, there is no significant relationship between the two variables.

Cuadro Anexo 2.2. Coeficientes de correlacion de Spearman para concentracion de nutrimentos y Al asociados a las ramas de arboles de *V. guatemalensis*

Spearman Rank Order Correlation Saturday, October 19, 2013, 8:51:22 PM

Data source: Datos Fuste in Graficos Concentracion

Cell Contents:

Correlation Coefficient

P Value

Number of Samples

	P	Ca	Mg	K	S	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al
N	0.704 > 0.001 13	-0.259 0.382 13	0.346 0.236 13	-0.00826 0.964 13	0.386 0.186 13	0.746 > 0.001 13	0.444 0.121 13	-0.612 > 0.05 13	0.126 0.669 13	0.275 0.352 13	-0.11 0.709 13
P	-	-0.431 0.137 13	0.36 0.214 13	0.513 0.0704 13	0.449 0.116 13	0.671 > 0.05 13	0.305 0.304 13	-0.504 0.0739 13	-0.184 0.528 13	0.297 0.313 13	-0.106 0.723 13
Ca	-	-	0.137 0.643 13	-0.0648 0.821 13	-0.577 0.0369 13	-0.66 > 0.05 13	-0.0528 0.849 13	0.565 > 0.05 13	-0.088 0.764 13	0.255 0.392 13	0.597 0.0289 13
Mg	-	-	-	0.338 0.244 13	0.257 0.382 13	0.429 0.137 13	0.187 0.528 13	-0.132 0.656 13	0.346 0.236 13	0.479 0.0934 13	0.133 0.656 13
K	-	-	-	-	-0.101 0.737 13	0.0634 0.821 13	-0.132 0.656 13	0.135 0.643 13	-0.303 0.304 13	0.224 0.447 13	-0.262 0.372 13
S	-	-	-	-	-	0.791 >0.001 13	0.292 0.323 13	-0.396 0.173 13	0.179 0.541 13	0.0553 0.849 13	-0.0745 0.792 13
Fe	-	-	-	-	-	-	0.408 0.16 13	-0.548 >0.05 13	0.239 0.414 13	0.214 0.469 13	-0.264 0.372 13
Cu	-	-	-	-	-	-	-	0.0476 0.863 13	0.13 0.656 13	0.231 0.435 13	0.316 0.278 13
Zn	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.0776 0.792 13	0.0819 0.778 13	0.288 0.332 13
Mn	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.229 0.435 13	-0.258 0.382 13
B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.22 0.458 13
Al	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

The pair(s) of variables with positive correlation coefficients and P values below 0.050 tend to increase together. For the pairs with negative correlation coefficients and P values below 0.050, one variable tends to decrease while the other increases. For pairs with P values greater than 0.050, there is no significant relationship between the two variables.

Cuadro Anexo 2.3. Coeficientes de correlacion de Spearman para concentracion de nutrimentos y Al asociados al follaje de arboles de *V. guatemalensis*

Spearman Rank Order Correlation Saturday, October 19, 2013, 8:51:22 PM

Data source: Datos Fuste in Graficos Concentracion

Cell Contents:

Correlation Coefficient

P Value

Number of Samples

	P	Ca	Mg	K	S	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al
N	0.511 0.0704 13	0.786 >0.001 13	0.571 >0.05 13	0.181 0.541 13	0.434 0.132 13	0.236 0.424 13	0.473 0.0977 13	-0.143 0.629 13	-0.258 0.382 13	0.286 0.332 13	-0.0604 0.835 13
P	-	0.522 0.0637 13	0.846 >0.001 13	0.495 0.0813 13	0.813 >0.001 13	0.313 0.286 13	-0.182 0.541 13	-0.753 >0.05 13	-0.467 0.102 13	-0.209 0.481 13	-0.775 >0.001 13
Ca	-	-	0.714 0.00528 13	0.0769 0.792 13	0.687 >0.001 13	0.231 0.435 13	0.27 0.362 13	-0.253 0.392 13	-0.192 0.516 13	0.11 0.709 13	-0.126 0.669 13
Mg	-	-	-	0.489 0.0852 13	0.879 >0.001 13	0.11 0.709 13	-0.0963 0.737 13	-0.648 >0.05 13	-0.379 0.192 13	-0.0495 0.863 13	-0.654 >0.05 13
K	-	-	-	-	0.324 0.269 13	0.549 >0.05 13	0.0715 0.806 13	-0.357 0.221 13	-0.637 >0.05 13	0.396 0.173 13	-0.297 0.313 13
S	-	-	-	-	-	0.148 0.616 13	-0.0413 0.878 13	-0.516 0.067 13	-0.495 0.0813 13	-0.225 0.447 13	-0.637 >0.05 13
Fe	-	-	-	-	-	-	0.429 0.137 13	-0.187 0.528 13	-0.599 >0.05 13	0.467 0.102 13	0.159 0.591 13
Cu	-	-	-	-	-	-	-	0.374 0.199 13	-0.41 0.154 13	0.539 0.0545 13	0.556 >0.05 13
Zn	-	-	-	-	-	-	-	-	0.258 0.382 13	0.357 0.221 13	0.797 >0.001 13
Mn	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.143 0.629 13	0.275 0.352 13
B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.615 >0.05 13
Al	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

The pair(s) of variables with positive correlation coefficients and P values below 0.050 tend to increase together. For the pairs with negative correlation coefficients and P values below 0.050, one variable tends to decrease while the other increases. For pairs with P values greater than 0.050, there is no significant relationship between the two variables.

Anexo 3.

Índices de sitio para las plantaciones estudiadas de arboles de *V. guatemalensis*.

Cuadro Anexo 3.1. Índices de sitio estimados para las plantaciones estudiadas de *V. guatemalensis*.

Edad	DAP	Altura (m)	IS*
2	7.4	4.2	1.4
3	12.2	4.8	2.1
4	13.6	7.2	3.4
3	13.9	7.6	2.5
5	17.7	12.3	5.5
10	22.4	17.3	15.1
8	24.6	18.7	12.9
9	25.4	19.3	15.3
14	27.4	19.2	28.2
11	28.2	23.3	21.3
16	28.8	21.8	35.2
21	40.5	29.3	69.8
13	41.5	27.4	36.4

*IS= índice de sitio estimado según Barraza y Díaz (1999).

Cuadro Anexo 3.2. Parámetros para clasificar la productividad de los sitios en estudio en (m). Adaptado de Barraza y Díaz (1999)

Especie	baja	media	alta
<i>V. guatemalensis</i>	< 13	13-22	> 22

Modelo para la estimación de índice de sitio para plantaciones de *V. guatemalensis* adaptado de Barraza y Díaz (1999):

$$\log(\text{IS}) = 0,3118 + \frac{\log(\text{edad})}{\log(\text{edad base})} * \log(\text{altura dominante}) - 0,3118$$

Anexo 4.

Biomasa aérea y concentraciones de los distintos árboles ubicados en plantaciones estudiadas de arboles de *V. guatemalensis*.

Cuadro Anexo 4.1. Biomasa seca de los distintos componentes de los árboles de *V. guatemalensis* estudiados.

DAP	Follaje	Ramas	Fuste	Total
cm	Biomasa aérea total y por componente (kg árbol ⁻¹)			
7	3	0	4	7
12	3	9	13	25
14	6	13	18	38
14	7	2	17	26
18	13	11	37	60
22	5	11	120	136
25	39	72	114	224
25	23	46	128	197
27	12	56	185	254
28	7	12	235	255
29	9	39	162	209
41	7	79	624	710
42	6	31	426	463

Cuadro Anexo 4.2. Concentración de los distintos nutrimentos y Al en el fuste de los árboles de *V. guatemalensis* estudiados.

DAP	N	P	Ca	Mg	K	S	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al*
7	0,58	0,03	0,28	0,06	0,44	0,04	26	1	8	473	5	3826
12	0,44	0,02	0,19	0,07	0,38	0,06	42	1	2	214	6	3434
14	0,50	0,04	0,13	0,12	0,64	0,07	61	2	15	405	5	5437
14	0,65	0,03	0,28	0,12	0,4	0,07	109	4	10	98	6	3826
18	0,44	0,07	0,21	0,17	0,62	0,08	35	2	4	305	6	6237
22	0,28	0,03	0,19	0,1	0,42	0,06	41	2	19	289	6	4439
25	0,49	0,04	0,19	0,09	0,60	0,04	47	3	12	161	2	4301
25	0,30	0,02	0,16	0,10	0,44	0,05	23	2	12	217	3	4775
27	0,32	0,04	0,16	0,11	0,47	0,05	48	2	6	324	4	4931
28	0,34	0,02	0,24	0,12	0,35	0,05	596	3	11	308	7	4948
29	0,35	0,02	0,35	0,12	0,18	0,06	37	2	13	249	3	4880
41	0,29	0,03	0,2	0,11	0,11	0,04	24	2	5	265	4	4444
42	0,29	0,03	0,17	0,1	0,37	0,02	30	2	7	54	4	4531

Cuadro Anexo 4.3. Concentración de los distintos nutrimentos y Al en el follaje de los árboles de *V. guatemalensis* estudiados.

DAP	N	P	Ca	Mg	K	S	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al*
7	2,03	0,07	1,23	0,27	0,29	0,13	84	2	14	320	15	23235
12	1,96	0,08	1,46	0,39	0,53	0,16	89	8	18	131	55	26359
14	1,85	0,08	1,10	0,36	0,41	0,27	101	4	14	143	28	24255
14	2,56	0,10	1,59	0,36	0,45	0,21	101	6	13	92	43	26454
18	1,92	0,08	1,13	0,26	0,68	0,18	87	5	44	109	23	21472
22	2,36	0,11	1,10	0,45	0,68	0,26	268	6	16	200	46	22505
25	2,16	0,09	1,11	0,34	0,36	0,25	115	10	16	148	24	28507
25	1,74	0,10	1,44	0,34	0,86	0,18	53	4	17	66	28	26652
27	2,06	0,09	1,65	0,47	0,43	0,21	98	9	32	164	29	28826
28	2,45	0,13	0,96	0,50	0,82	0,22	230	7	13	117	32	24219
29	2,04	0,09	1,54	0,34	0,53	0,20	85	8	20	113	47	24924
41	2,27	0,10	0,88	0,23	0,30	0,24	132	8	14	85	32	26028
42	2,37	0,12	0,86	0,35	0,64	0,24	187	9	11	150	26	21297

Cuadro Anexo 4.4. Concentración de los distintos nutrimentos y Al en el componente ramas de los árboles de *V. guatemalensis* estudiados.

DAP	N	P	Ca	Mg	K	S	Fe	Cu	Zn	Mn	B	Al*
7	0,84	0,06	1,02	0,24	0,45	0,08	68	3	33	1171	7	12346
12	0,62	0,12	0,53	0,20	0,65	0,07	147	3	10	544	7	5396
14	0,70	0,07	0,24	0,14	0,75	0,06	79	3	18	461	8	4991
14	1,00	0,42	0,74	0,51	0,79	0,45	95	4	8	137	5	3024
18	0,55	0,05	0,49	0,18	0,54	0,10	76	3	18	493	6	5951
22	0,69	0,41	0,59	0,46	0,89	0,42	110	2	13	242	5	3457
25	0,57	0,05	0,35	0,08	0,26	0,06	37	2	15	669	4	3713
25	0,75	0,08	0,56	0,12	0,37	0,09	106	4	16	408	5	5918
27	0,58	0,31	0,47	0,35	0,61	0,30	54	2	12	498	3	2943
28	0,81	0,45	0,71	0,49	0,68	0,48	117	3	14	300	6	3188
29	0,52	0,07	0,41	0,10	0,57	0,08	92	2	15	509	4	3465
41	0,75	0,45	0,67	0,49	0,45	0,45	31	2	10	702	4	2710
42	0,61	0,31	0,53	0,32	0,48	0,33	87	2	10	350	5	3111