

Reciclaje de nutrientes en plantaciones jóvenes con árboles nativos: estrategias para un manejo sustentable

Florencia MONTAGNINI*
Fredy SANCHO**

RESUMEN

Se midió la biomasa arbórea y el contenido de nutrientes (nitrógeno, calcio, magnesio, potasio y fósforo) de ramas, tronco y follaje de cuatro especies arbóreas nativas, en una plantación experimental de cuatro años, situada en la Estación Biológica La Selva, de la Organización de Estudios Tropicales (OTS) situada en las tierras bajas atlánticas de Costa Rica, Centro América. Las cuatro especies —*Stryphnodendron excelsum* Harms, *Vochysia hondurensis* Sprague, *Vochysia ferruginea* Mart and *Hyeronima alchorneoides* (0), se compararon con respecto a su biomasa y contenido de nutrientes de la parte arbórea, así como a los compartimentos de la hojarasca del piso (mantillo) y vegetación de sotobosque. *S. excelsum* tuvo la mayor acumulación de nitrógeno en el tronco, ramas y total de biomasa arbórea. *V. hondurensis* tuvo la mayor acumulación de calcio y magnesio en la biomasa aérea, mientras que *H. alchorneoides* tuvo el mayor contenido de potasio y fósforo en el tronco. A pesar de su contenido relativamente menor de nitrógeno en el tejido, *V. ferruginea* y *H. alchorneoides* mostraron un mayor potencial para el reciclaje de nitrógeno, debido a su distribución

más pareja de nitrógeno en el tronco, ramas y follaje. La acumulación de nutrientes en el sotobosque fue muy baja, en comparación con la biomasa arbórea y el mantillo.

Palabras clave: Especies nativas, Costa Rica, reciclaje de nutrientes, nitrógeno, fósforo, calcio, magnesio, potasio.

SUMMARY

Aboveground-tree biomass and nutrient content (nitrogen, phosphorus, calcium, magnesium and potassium) were measured in 4-year-old stands of four indigenous tree species: *Stryphnodendron excelsum* Harms, *Vochysia hondurensis* Sprague, *Vochysia ferruginea* Mart and *Hyeronima alchorneoides* (0), growing on infertile soils in an experimental plantation in the Atlantic humid lowlands of Costa Rica. Biomass and nutrient content among the species, and among above-ground tree biomass. *V. hondurensis* had the highest accumulation of Ca and Mg in the biomass, while *H. alchorneoides* had the highest stem K and P. In spite of their relatively lower N tissue concentrations, *V. ferruginea* and *H. alchorneoides* showed a high potential for N recycling due to its more even distribution of N in stems,

* Prof. Escuela Forestal y de Estudios Ambientales, Universidad de Yale.

** Investigador Centro de Investigaciones Agronómicas, Costa Rica.

branches and leaves. Nutrient accumulation by the understory represented a minor component in comparison with above-ground tree tissue and the forest-floor litter.

Key words: Native species, Costa Rica, nutrient recycling, nitrogen, phosphorus, calcium, magnesium, potassium.

INTRODUCCION

Nuestro estudio está enfocado a un área de tierras tropicales bajas y húmedas de Centro América, en Costa Rica, donde predominan las plantaciones de banano. La deforestación y la consecuente degradación del suelo a causa del manejo inadecuado — agricultura intensiva y pastoreo — son problemas comunes. Una precipitación de 4000 mm/año acelera la erosión de los suelos ya agotados por repetidas cosechas.

La restauración de suelos a su antigua productividad y balance ecológico se ha convertido en un interés primordial en la región. Existen agricultores dispuestos a dedicar una parte de sus tierras (10-15%) a plantaciones arbóreas, ya que las consideran como una forma de inversión. Los servicios forestales regionales alientan la plantación de especies exóticas: *Pinus caribaea*, *Eucalyptus deglupta*, *Gmelina arborea*, así como *Cordia alliodora*, una especie arbórea nativa de rotación de 30 años que crece en tierras fértiles, siendo inadecuada para tierras degradadas. La elección de especies adecuadas para sistemas de reforestación incluye los siguientes criterios: valor económico de las especies regionales; disponibilidad de semillas o plántulas; información sobre tasas de crecimiento; así como sus efectos sobre los suelos. Ciertas especies arbóreas nativas de la región bajo estudio tienen potencial para crecer bien en suelos pobres y degradados. Estas son especies de crecimiento rápido que contribuyen materia orgánica al suelo dentro de un período relativamente corto. En este trabajo describimos estas especies y su capacidad para crecer en plantaciones a cielo abierto y reciclar nutrientes en estadios tempranos de la rotación.

Beneficios de las plantaciones arbóreas

En la actualidad, un número de esfuerzos gubernamentales y privados están por

moviendo la plantación de árboles para el desarrollo rural en los trópicos, incluyendo plantaciones mixtas de árboles y cultivos practicados en sistemas agroforestales. Los árboles son considerados fuente de dinero, ahorro y bienes para la población rural (Chambers y Leach 1990). Ya que las plantaciones tropicales manejadas para alto rendimiento pueden ser por lo menos de cuatro a diez veces más productivas que los bosques naturales no manejados (Wadsworth 1983), éstas también pueden ayudar a satisfacer la creciente demanda global de madera. Se espera que este tipo de manejo contribuya a disminuir la presión sobre los bosques naturales (Evans 1987).

El manejo sustentado de plantaciones arbóreas se convierte en una alternativa biológica y socialmente plausible en suelos que no son apropiados para la práctica continua de agricultura que usa las tecnologías locales predominantes (Gladstone y Ledig 1990). En especial, las plantaciones de árboles y las plantaciones mixtas de árboles y cultivos representan alternativas productivas para el uso de tierras deforestadas donde la regeneración natural es pobre debido a la degradación intensa o a la distancia de fuentes de propagación. La baja fertilidad, la compactación del suelo a causa del pastoreo y la invasión por malas hierbas — todos índices de degradación — pueden ser serios obstáculos en la reforestación y en la agricultura convencional. Cuanto más se expande el área de degradación, más se incrementa el énfasis en la plantación de especies arbóreas capaces de crecer en condiciones pobres y ofrecen productos con potencial financiero (madera, combustible y demás) así como también beneficios ambientales (conservación de suelos, protección de cuencas) (Evans, 1987).

La selección apropiada de especies arbóreas para la plantación forestal o agroforestal depende del conocimiento sobre el rendimiento de la especie y de los beneficios económicos y ambientales que ésta ofrezca. En situaciones locales, la selección de una especie arbórea es determinada por la disponibilidad de semillas o plántulas y por la información disponible acerca de sus características silviculturales y manejo — por ejemplo, crecimiento rápido y posibilidad de

cultivo mixto durante las etapas tempranas de establecimiento. La mayoría de los programas y subvenciones de reforestación promueven el uso de especies bien conocidas y con frecuencia exóticas. Alrededor del 85% de las plantaciones forestales en los trópicos está dominada por tres géneros: *Pinus*, *Eucalyptus* y *Tectona* (Evans, 1987), mientras que existen miles de especies indígenas apropiadas para fines similares. Los árboles nativos pueden ser más apropiados que los exóticos ya que están mejor adaptados a las condiciones ambientales locales, las semillas y plántulas están localmente disponibles y los agricultores están familiarizados con ellos y con sus usos. Además, el uso de árboles nativos en sistemas productivos ayuda a la preservación de la diversidad genética y fomenta un mejor balance con la flora y fauna local.

Consecuencias ecológicas de las plantaciones arbóreas de crecimiento rápido

Los factores que influyen sobre la productividad de las plantaciones forestales tropicales son poco entendidos. Algunos estudios informan sobre rendimientos o producción de biomasa en relación a factores climatológicos, pero pocos refieren las características del sitio, tales como la elevación y el tipo de suelo (Lugo et al., 1988). Los árboles pueden influenciar las características del sitio a través del reciclaje de nutrientes y sus interacciones con el medio ambiente.

Los efectos beneficiosos más importantes de los árboles sobre los suelos pueden incluir el mejoramiento de la estructura del suelo y el incremento de nutrientes disponibles (Fassbender, 1984, Nair, 1989, Sánchez et al., 1985, Sánchez, 1987). La fijación simbiótica de nitrógeno por los árboles resulta, en muchos casos, en el incremento del nitrógeno disponible en el suelo (Alpizar et al., 1986, Montagnini et al., 1986, Domergues, 1987). Por otro lado, las plantaciones jóvenes de árboles tropicales, las cuales incorporan cantidades considerables de nutrientes en su biomasa sobre un período de tiempo relativamente corto, son ecosistemas de crecimiento rápido (Bruijnzeel, 1991). Durante las etapas tempranas de

desarrollo, la cantidad de nutrientes absorbida del suelo generalmente sobrepasa la cantidad de nutrientes suplementada al suelo por la hojarasca y por la lluvia (Bruijnzeel, 1991).

El deterioro de la fertilidad del suelo puede ser una limitación seria para la plantación forestal sustentada en regiones tropicales: la fertilidad del suelo puede ser disminuida a través de la eliminación excesiva de biomasa, especialmente si los nutrientes del dosel arbóreo son perdidos a través de la cosecha o de la preparación del sitio para el cultivo (Perry y Maghembe, 1989). Por otro lado, Wadsworth (1983) sugiere que, con la posible excepción del fósforo, las cosechas repetidas generalmente no resultarían en serias deficiencias de nutrientes en el suelo.

Lundgren (1980) propuso que los efectos beneficiosos de las plantaciones forestales ocurren sólo durante el período de cinco a diez años inmediatamente después del cierre del dosel (la fase de enriquecimiento por barbecho). Durante la fase de producción máxima, puede deteriorarse la calidad del sitio: los minerales nutritivos son absorbidos por los árboles mientras que la hojarasca se acumula en el suelo del bosque, pero las condiciones no son apropiadas para la descomposición de la materia orgánica (Lundgren, 1980). Sánchez et al. (1985) concluyeron que los efectos perjudiciales en los suelos ocurren sólo durante el establecimiento de la plantación, aunque también enfatizaron que la extracción de nutrientes a través de la cosecha y las pérdidas por lixiviación antes del cierre del dosel provocan un agotamiento de nutrientes claves, especialmente de potasio, que deberían ser repuestos si el nivel de rendimiento ha de ser mantenido en las rotaciones siguientes.

Las especies arbóreas varían en sus tasas de absorción y capacidad de reciclaje de nutrientes. La posibilidad de usar ciertas especies para la acumulación de nutrientes fue sugerida por Sánchez et al. (1985) quienes observaron que ciertas especies tienen la habilidad (por ejemplo, *Gmelina arborea*) de acumular calcio y magnesio, mientras que otras favorecen la acumulación de potasio y fósforo. Todavía son escasos los datos sobre segundas y ter-

ceras rotaciones, así que no tenemos suficientes indicios acerca de cuáles son los nutrientes críticos para el mantenimiento de la producción del sitio. La información sobre las tasas de absorción y capacidad de reciclaje de nutrientes por las diferentes especies arbóreas ayudará a diseñar las mejores estrategias de manejo que tomarán ventaja de los efectos beneficiosos de los árboles sobre la fertilidad del suelo o evitarán el deterioro del sitio en el momento de la cosecha.

Efectos de las plantaciones arbóreas sobre los nutrientes del sitio: un ejemplo de Costa Rica

Las pruebas locales y regionales de especies arbóreas para la reforestación muchas veces revelan rendimientos sobresalientes de los árboles nativos. Por ejemplo, de trece especies arbóreas nativas en una plantación experimental en la estación biológica La Selva de la Organización de Estudios Tropicales (OTS) situada en las tierras bajas atlánticas de Costa Rica, Centro América, por lo menos cuatro —*Stryphnodendron excelsum*, *Vochysia hondurensis*, *Vochysia ferruginea* y *Hyeronima alchorneoides*— presentaron tasas de crecimiento iguales o mayores que las especies exóticas recomendadas para la región (Espinoza y Butterfield, 1989). Este trabajo demuestra el potencial de muchos árboles nativos para uso comercial. Además se destaca que ciertas especies nativas crecen bien en sitios degradados de suelos pobres y ácidos que no podrían sustentar la agricultura convencional. Los resultados de nuestros estudios en el mismo sitio demostraron que después de dos años y medio estas especies contribuyeron a la restauración de la fertilidad del suelo a través del incremento de la materia orgánica, el nitrógeno y los niveles de cationes a valores aproximados a aquellos considerados apropiados para los cultivos agrícolas (Montagnini y Sancho, 1990a, 1990b).

En las siguientes secciones se compara la biomasa y contenido de nutrientes de estas especies, la hojarasca, la vegetación del sotobosque y las reservas de nutrientes del suelo. Esta información puede ser utilizada para diseñar estrategias de manejo

que tomen ventaja de los efectos beneficiosos de los árboles sobre los suelos y para evitar el agotamiento de los nutrientes del sitio en el momento de la cosecha. Estas estrategias deberían ser valiosas para la promoción del uso de sistemas —mixtos o de plantaciones puras, sistemas agroforestales— que incluyan estas especies madereras de crecimiento rápido en la zona y en otras regiones tropicales con características ecológicas similares.

El sitio experimental

La plantación experimental fue establecida en diciembre de 1985, sobre un área de pastos abandonados en la Estación Biológica La Selva de la Organización para Estudios Tropicales (10 26'N, 86 59'O, 50 metros de altura media, 24 °C de temperatura media anual, 4000 mm de precipitación media anual, con precipitación máxima en julio y mínima en marzo) (Informes climatológicos de la Estación Biológica La Selva). Los suelos son Fluventic Dystropepts, derivados de material volcánico depositados aluvialmente; son profundos, bien drenados, y sin piedras, tienen un contenido de materia orgánica bajo o medio, textura moderadamente pesada, y son generalmente ácidos y poco fértiles (Sancho y Mata, 1987). El área se deforestó en la década del 50, y fue utilizada para pastoreo de ganado hasta 1984. Se realizó una limpieza manual del terreno antes de la plantación. Las especies arbóreas se plantaron al azar con cinco (5) réplicas, cada parcela (14 m × 14 m) con siete filas de siete árboles y con dos metros entre árboles. Cinco parcelas similares de 14 m × 14 m también fueron establecidas en un área adyacente con pastos y en un bosque secundario. Durante el primer año, se desmalezó manualmente cuatro veces. Después, este proceso se llevó a cabo mecánicamente hasta el cierre del dosel.

Las especies arbóreas

Las especies para este estudio eran de buen crecimiento inicial (Espinoza, Camacho y Butterfield, 1989, González et al., 1990), y valor comercial (González et al., 1990, Chudnoff, 1984, Holdridge y Poveda, 1975).

Stryphnodendron excelsum Harms (Leguminosae, subfamilia Mimosoideae)

("vainillo") se encuentra sólo en Costa Rica, aunque representantes de este género son nativos en todo América tropical (Brasil, Costa Rica, Guayana) (Allen y Allen, 1981). Esta especie crece en regiones de climas muy húmedos y aparentemente se adapta tanto a suelos aluviales como también a cerros bajos y a suelos degradados por el pastoreo (González et al., 1990). Su madera es primordialmente utilizada en construcción general y también para muebles pequeños y tornería (Allen y Allen, 1981). Su fruto sirve de alimento a muchas especies, sobre todo pequeños mamíferos.

Vochysia ferruginea Mart (Vochysiaceae) ("botarrama") crece en los bosques de tierras bajas desde Nicaragua hasta Brasil (Whitmore y Hartshorn, 1969). Se encuentran en suelos ácidos, bien drenados, y de baja fertilidad, aunque se puede adaptar a una variedad de suelos (González et al., 1990). Es una especie pionera que se autopoda y forma rodales uniformes, de edad pareja en campos abandonados su madera se usa para madera contrachapada y construcción.

Vochysia hondurensis Sprague (Vochysiaceae) ("mayo") se encuentra desde Méjico hasta Panamá, en elevaciones hasta de 900 m (Whitmore y Hartshorn, 1969). Usualmente crece en áreas húmedas y de baja altitud, en suelos aluviales o residuales (menos fértiles). Como es considerado un sustituto de la caoba, su madera es muy apreciada para carpintería, madera contrachapada y mueblería.

H. alchorneoides (O) (Euphorbiaceae) ("pilón") abarca desde el sur de Méjico hasta el sur de Brasil (Chudnoff, 1984). Esta especie crece bien en cerros y en pastos abandonados, pero no se sabe mucho sobre sus requisitos edáficos. Su madera es usada en construcción pesada, mueblería, enchapados decorativos y tornería (Chudnoff, 1984). Las características botánicas de estas especies están descritas en Holdridge y Poveda (1975), Hartshorn (1983), Standley (1937-38) y Hartshorn y Hammel (no publicado). Estudios detallados sobre las semillas y las características de germinación son presentados en González (1991).

METODOS

Los procedimientos de muestreo y métodos químicos están descritos en Montagnini y Sancho (1990a, 1990b), y en Montagnini et al. (1991). Los suelos se muestrearon bajo las cuatro especies arbóreas mencionadas, en área de pastos libre de árboles y en bosque secundario de veinte años. La biomasa de los árboles y el contenido de nutrientes en tallos, ramas y hojas fueron medidos al momento del raleo de las parcelas, cuando la plantación tenía cuatro años. También se midió la biomasa y la concentración de nutrientes del sotobosque. El reciclaje de nutrientes fue calculado multiplicando la biomasa de cada compartimento por la concentración de nutrientes en el mismo (nitrógeno, calcio, magnesio, potasio, fósforo).

RESULTADOS Y DISCUSION

Biomasa arbórea

Los valores de la biomasa de árboles enteros presentados aquí (Tabla 1) son mayores que los reportados para *Albizia lebbek* de cuatro años (Parrota, 1989) y para *Leucaena leucocephala* de cinco años y medio (Wang et al., 1991), ambos creciendo en plantaciones densas para la producción de biomasa en Puerto Rico. Los valores de productividad (biomasa arbórea dividida por la edad del árbol) concuerdan con otros valores presentados en la literatura para plantaciones monoespecíficas en los trópicos húmedos. El valor para *V. hondurensis* es similar al valor reportado para *Gmelina arborea* (12,8 toneladas/ha/año) en la región amazónica del Brasil (Russell, 1987) así como también al valor para *Gmelina arborea* (12,7 toneladas/ha) y para *Albizia falcataria*, ambos en las Filipinas (11,3) (Kawajara et al., 1981, en Young, 1989). Sin embargo, los incrementos presentados aquí son menores que aquellos reportados para algunas especies de crecimiento rápido, tales como *Acacia mangium* (15,5 a 18,0 toneladas/ha en Malasia) y *Leucaena leucocephala* (20,0 a 30,0, y hasta 80,0 toneladas/ha en Hawaii y en otros sitios tropicales, Young, 1989).

Los incrementos anuales en madera para especies latifoliadas en los trópicos

Tabla 1. Promedio de diámetros a la altura del pecho (dap), altura, biomasa aérea y crecimiento anual.

Anual medio	Dap (cm)	Altura (m)	Biomasa aérea viva			Crecimiento		
			Fuste	Ramas (kg/ha)	Hojas	Total	Total (t/ha/año)	Fuste
<i>S. exc.</i>	12,0a	8,9b	35.250a	15.250a	4.325a	54.825	13,7	8,8
<i>V. fer.</i>	10,3a	8,1b	24.750b	14.250a	5.925a	44.925	11,2	6,2
<i>V. hon.</i>	10,8a	12,0a	41.750a	6.500b	7.250a	55.500	13,9	10,4
<i>H. alc.</i>	10,8a	9,0a	26.250b	12.250a	5.350a	43.850	12,0	6,5

Nota: En ésta y las siguientes tablas, las diferencias entre sitios para un parámetro dado son estadísticamente significativas cuando los promedios son seguidos por letras diferentes.

varía entre 1 y 28 toneladas/ha/año. Las especies de crecimiento rápido como *Gmelina arborea* y *E. saligna* varían entre 10 y 20 y entre 8 y 28 toneladas/ha respectivamente, y las especies de crecimiento relativamente más lento como *Swietenia* sp. y *Tectona grandis* varían entre 1 y 4 y entre 3 y 12 toneladas/ha respectivamente (Wadsworth, 1983). Otros valores para árboles de crecimiento rápido en regiones tropicales húmedas incluyen varias especies de *Eucalyptus* cultivadas en las Américas y en el Asia (entre 7,2 y 11,9 toneladas/ha); *Gmelina arborea* en Costa Rica (11,8 toneladas/ha) (Lugo et al., 1988); de 1,3 a 5,3 *Leucaena leucocephala* en sitios premontanos y en tierras bajas húmedas (entre 2,8 y 15,9 toneladas/ha); *Prosopis juliflora*, en sitios húmedos de India (9,4 toneladas/ha), y *Populus deltoides*, en sitios subtropicales de India (6,4 toneladas/ha) (Lugo et al., 1990). De modo que el promedio anual de los incrementos en madera para las especies en este estudio cae dentro de los valores reportados para otras especies arbóreas de crecimiento rápido en los trópicos húmedos.

Acumulación de nutrientes en la biomasa arbórea

Nitrógeno

Las mayores concentraciones de nitrógeno en tallos, en ramas y biomasa arbórea se encontraron en *S. excelsum*. Aproximadamente 200 kg/ha, o 60% del nitrógeno de la biomasa arbórea de *S. excelsum* (Figura 1)

permanecería en el sitio al momento de la cosecha si se dejaran las ramas y hojas en el suelo. *V. hondurensis* tenía una proporción similar de nitrógeno en su porción de hojas y ramas; al igual que en *S. excelsum* más del 50% del nitrógeno de la biomasa arbórea podría ser reciclado si se dejan los restos en el sitio al momento de la cosecha. *V. ferruginea*, con una biomasa de tallos relativamente menor, proporcionalmente tenía más nitrógeno en hojas (52,9%) y en ramas (42,1%), mientras que *H. alchorneoides* tenía una distribución más pareja en la biomasa arbórea (Figura 1).

Calcio

V. hondurensis, con una mayor biomasa de tronco y una concentración elevada de calcio (Ca), también tenía la mayor cantidad de calcio en la madera (más de 600 kg/ha, equivalente a 84% del Ca de la biomasa arbórea), aproximadamente el doble de la cantidad de *S. excelsum* y de *V. ferruginea*, y varias veces más que *H. alchorneoides* (Figura 2). En consecuencia, la cosecha total de árboles de *V. hondurensis* podría reducir considerablemente la cantidad de calcio en el sitio. Sin embargo, mientras los árboles de *V. hondurensis* estén vivos, cantidades relativamente grandes de calcio podrían ser recicladas porque, aunque sólo represente el 16% de la biomasa de la parte aérea, la cantidad conjunta de calcio en las hojas y las ramas sobrepasaba 100 kg/ha.

La proporción de calcio en el tronco en relación a la biomasa total fue similar para

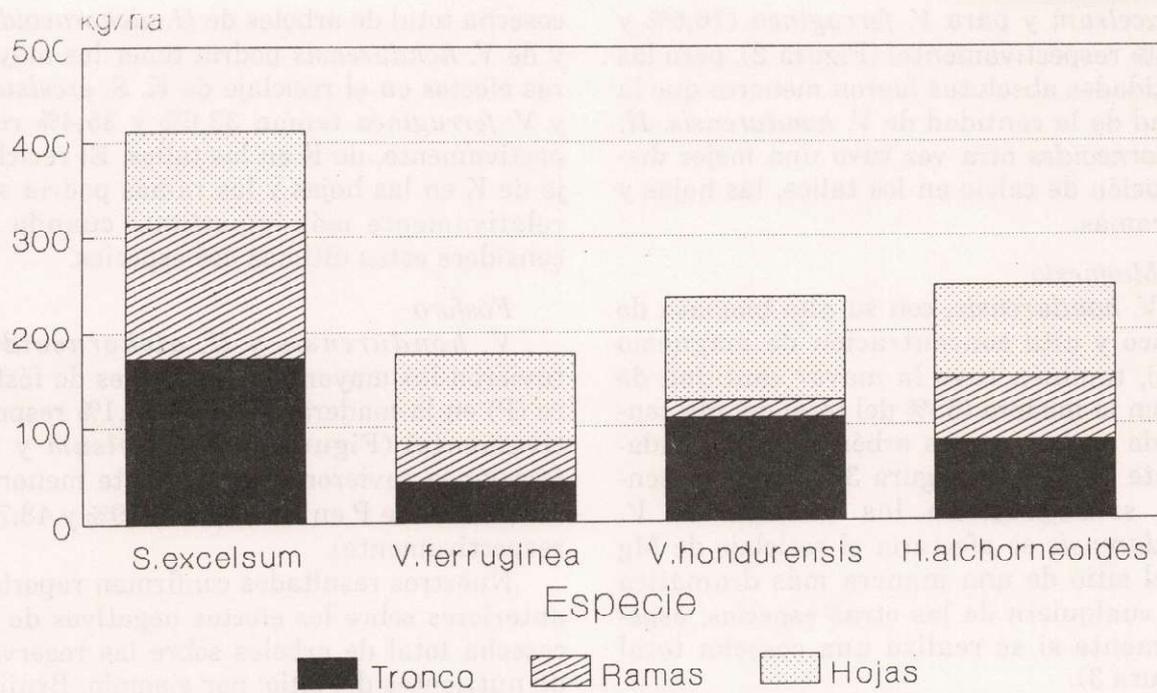


Figura 1. Nitrógeno en la biomasa arbórea.

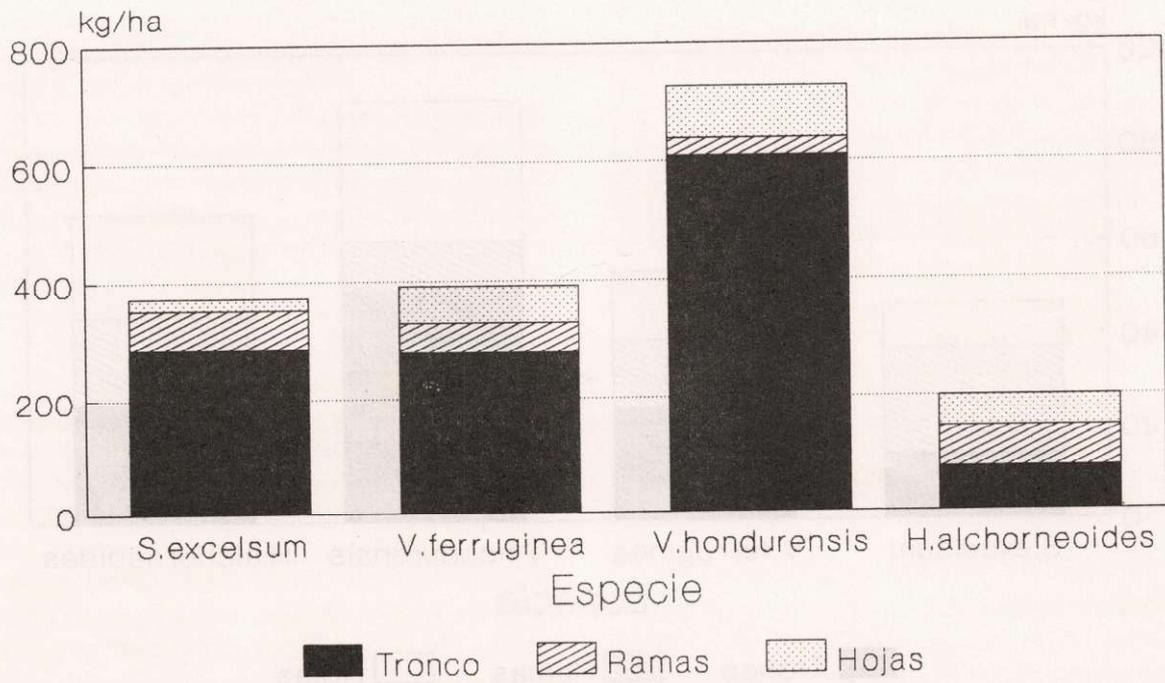


Figura 2. Calcio en la biomasa arbórea.

S. excelsum y para *V. ferruginea* (76,6% y 70,8% respectivamente) (Figura 2), pero las cantidades absolutas fueron menores que la mitad de la cantidad de *V. hondurensis*. *H. alchorneoides* otra vez tuvo una mejor distribución de calcio en los tallos, las hojas y las ramas.

Magnesio

V. hondurensis, con su alta biomasa de tronco y alta concentración de magnesio (Mg), también tuvo la mayor cantidad de Mg en la madera (55% del total del Mg contenido en la biomasa arbórea, aproximadamente 30 kg/ha) (Figura 3). En consecuencia, si se retiran los troncos de *V. hondurensis* se afectaría el reciclaje de Mg en el sitio de una manera más dramática que cualquiera de las otras especies, especialmente si se realiza una cosecha total (Figura 3).

Potasio

El panorama cambia con el potasio (K): la mayor acumulación de K en tallos fue hallado en *H. alchorneoides* (252 kg/ha, Figura 4), representando 58,7% del K arbóreo. Esta cantidad fue seguida por *V. hondurensis* con 175 kg/ha, la cual representa 76,8% del K arbóreo. En consecuencia, la

cosecha total de árboles de *H. alchorneoides* y de *V. hondurensis* podría tener los mayores efectos en el reciclaje de K. *S. excelsum* y *V. ferruginea* tenían 33,6% y 35,4% respectivamente, de K en los tallos. El reciclaje de K en las hojas y las ramas podría ser relativamente más importante cuando se considera estas últimas dos especies.

Fósforo

V. hondurensis y *H. alchorneoides* tuvieron las mayores proporciones de fósforo (P) en la madera (72,4% y 62,1% respectivamente) (Figura 5). *S. excelsum* y *V. ferruginea* tuvieron relativamente menores cantidades de P en los tallos (43,9% y 48,7% respectivamente).

Nuestros resultados confirman reportes anteriores sobre los efectos negativos de la cosecha total de árboles sobre las reservas de nutrientes del sitio: por ejemplo, Bruijnzel y Wiersum (1985) estudiaron las entradas/salidas de nutrientes en plantaciones de *Agathis dammara* en las tierras altas de Java. Sus resultados, calculados para una rotación de treinta años, indicaron que la cosecha total de los árboles eliminaría una cantidad de nutrientes equivalente a las entradas de potasio y calcio, casi la mitad de la entrada de magnesio, y el doble de la

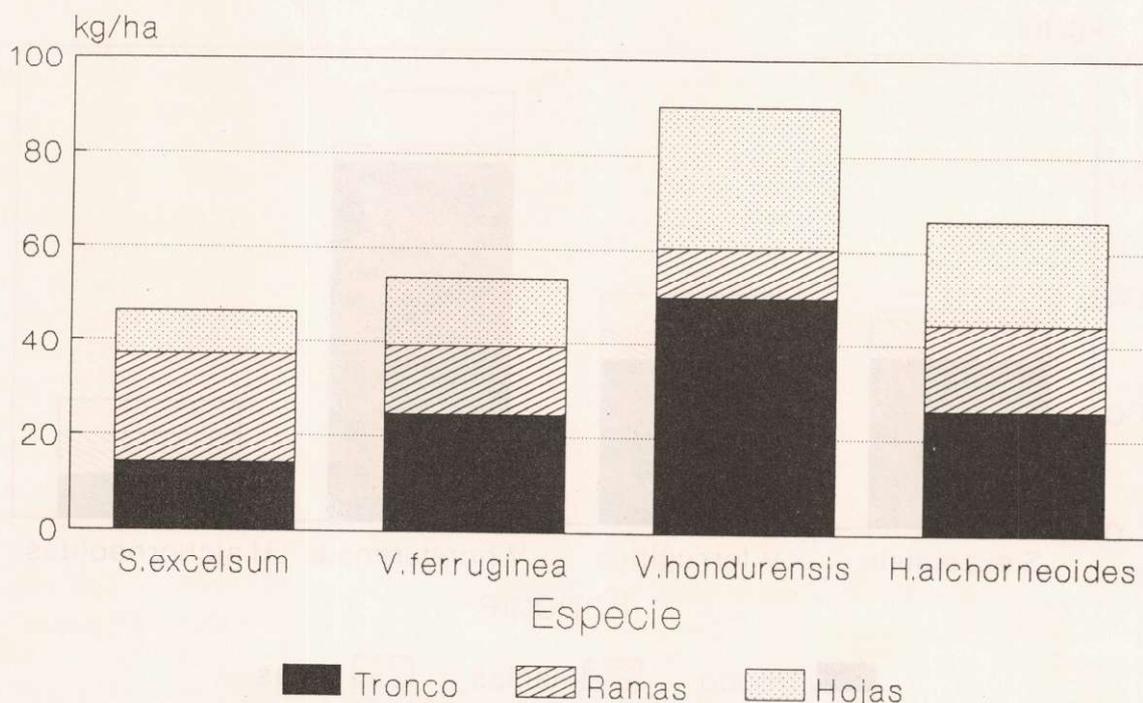


Figura 3. Magnesio en la biomasa arbórea.

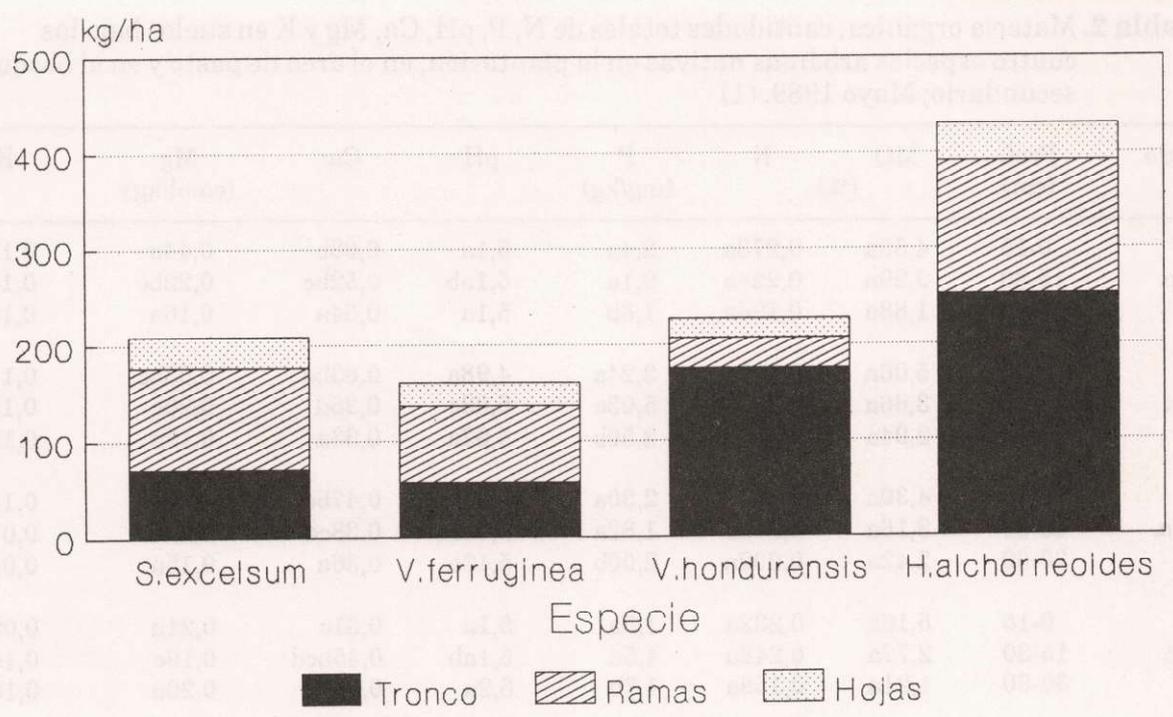


Figura 4. Potasio en la biomasa arbórea.

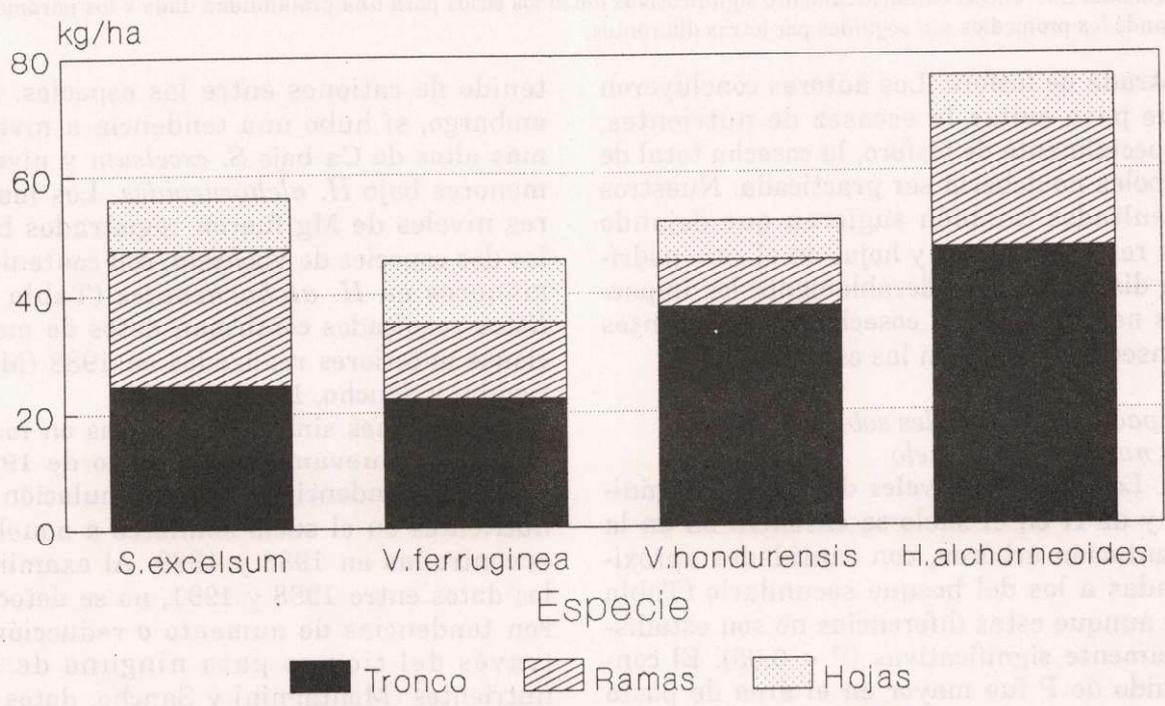


Figura 5. Fósforo en la biomasa arbórea.

Tabla 2. Materia orgánica, cantidades totales de N, P, pH, Ca, Mg y K en suelos bajo las cuatro especies arbóreas nativas en la plantación, en el área de pasto y en el bosque secundario; Mayo 1989. (1)

Sitio	Prof. (cm)	MO (%)	N	P (mg/kg)	pH	Ca	Mg (cmol/kg)	K
<i>S. exc.</i>	0-15	4,50a	0,278a	2,4a	5,1a	0,68b	0,44a	0,13a
	15-30	3,29a	0,224a	2,1a	5,1ab	0,52bc	0,22bc	0,14a
	30-60	1,88a	0,196a	1,8b	5,1a	0,54a	0,16a	0,14a
<i>V. fer.</i>	0-15	5,06a	0,320a	3,24a	4,98a	0,63bc	0,53bc	0,16a
	15-30	3,66a	0,248a	5,03c	5,03c	0,35d	0,20c	0,10a
	30-60	2,94a	0,200a	2,50b	5,07a	0,33a	0,16a	0,15a
<i>V. hon.</i>	0-15	4,30a	0,304a	2,30a	5,20a	0,47bc	0,50bc	0,10a
	15-30	3,16a	0,232a	1,82a	5,08ab	0,38cd	0,22bc	0,07a
	30-60	2,42a	0,202a	2,00b	5,13a	0,36a	0,15a	0,06a
<i>H. alc.</i>	0-15	5,16a	0,232a	1,5a	5,1a	0,31c	0,21a	0,09a
	15-30	2,77a	0,248a	1,5a	5,1ab	0,45bcd	0,19c	0,10a
	30-60	1,21a	0,158a	1,7b	5,2a	0,46a	0,20a	0,10a
Pasto	0-15	3,98a	0,296a	4,1a	5,2a	0,57bc	0,38a	0,22a
	15-30	2,94a	0,236a	3,4a	5,1ab	0,51bcd	0,27bc	0,17a
	30-60	2,46a	0,194a	8,9a	5,2a	0,47a	0,20a	0,13a
Bosque	0-15	5,11a	0,288a	2,3a	5,2a	1,16a	0,49a	0,21a
	15-30	3,83a	0,244a	2,0a	5,2a	0,92a	0,45a	0,17a
	30-60	2,48a	0,206a	1,4b	5,2a	0,62a	0,27a	0,12a

1. Existen diferencias estadísticamente significativas entre los sitios para una profundidad dada y los parámetros cuando los promedios son seguidos por letras diferentes.

entrada de fósforo. Los autores concluyeron que para evitar la escasez de nutrientes, especialmente de fósforo, la cosecha total de árboles no debería ser practicada. Nuestros resultados también sugieren que dejando los restos de ramas y hojas en el sitio podrían disminuir considerablemente los impactos negativos de la cosecha, con diferentes consecuencias según las especies.

Impacto de los árboles sobre los nutrientes del suelo

Los mayores niveles de materia orgánica y de N en el suelo se encontraron en la plantación arbórea, con cantidades aproximadas a los del bosque secundario (Tabla 2), aunque estas diferencias no son estadísticamente significativas ($P < 0,05$). El contenido de P fue mayor en el área de pasto que en la plantación o que en el bosque (Tabla 2). Dentro de la plantación arbórea, no hubo diferencias significativas en el con-

tenido de cationes entre las especies. Sin embargo, sí hubo una tendencia a niveles más altos de Ca bajo *S. excelsum* y niveles menores bajo *H. alchorneoides*. Los mayores niveles de Mg fueron registrados bajo las dos especies de *Vochysia*, con contenidos menores en *H. alchorneoides* (Tabla 2). Estos resultados confirman datos de mediciones anteriores realizados en 1988 (Montagnini y Sancho, 1990a, 1990b).

Mediciones similares tomadas en mayo de 1990 y nuevamente en mayo de 1991, revelaron tendencias en la acumulación de nutrientes en el suelo similares a aquellas encontradas en 1988 y 1989. Al examinar los datos entre 1988 y 1991, no se detectaron tendencias de aumento o reducción a través del tiempo para ninguno de los nutrientes (Montagnini y Sancho, datos no publicados). Aparentemente, el aumento del nivel de nutrientes del sitio fue observado en 1988, cuando los árboles tenían dos

años y medio y habían cerrado el dosel, pero después de este efecto inicial no se pudo detectar ningún otro cambio positivo.

Los impactos de la plantación de especies arbóreas sobre las reservas de nutrientes del suelo dependerán de la absorción de nutrientes por los árboles en relación a la capacidad del suelo para suplir nutrientes, del reciclaje de nutrientes (mientras los árboles estén vivos), y de las partes cosechadas del árbol, ya sea el árbol entero o la madera, y su biomasa y contenido de nutrientes al momento de la cosecha. Esto se puede ilustrar tomando como ejemplo estas relaciones para *V. hondurensis*, la especie de crecimiento más rápido y aparentemente de mayores requerimientos nutricionales en este estudio. La retención de nutrientes por *V. hondurensis* (calculado dividiendo el total de nutrientes en la biomasa por la edad de la plantación) fue un promedio de 58 kg de N, 181 kg de Ca, 57 kg de K, 22 kg de Mg y 13 kg de P/ha/año. Las cantidades de N, Ca, Mg y K son el doble de aquellas reportadas por Wadsworth (1983) para plantaciones de teca, pero el valor de P es similar. Aunque estas cantidades de nutrientes son altas, éstas deberían ser comparadas con la capacidad del suelo para suplir nutrientes. Por ejemplo, Wadsworth

(1983) comparó datos de la tasa de absorción anual de nutrientes de varios cultivos agrícolas en suelos Ultisoles y Oxisoles en Puerto Rico (N = 90 - 120 kg/ha/año, K = 50 - 90, Ca = 86 - 109, Mg = 68 - 98), con las tasas de retención media anual de nutrientes de plantaciones de teca y de pino. Al examinar esos datos se concluye que la capacidad de los suelos para suplir nutrientes era suficiente para las necesidades de las plantaciones, y que los árboles podían ser cosechados sin crear deficiencias en el suelo, con la posible excepción de P. Wang et al. (1991) también repotaron que la tasa anual de absorción de N, P, Ca, Mg y K para plantaciones de *Casuarina* y *Albizia* en Puerto Rico era similar a la tasa de absorción de cultivos como el maíz y el sorgo.

En nuestro análisis, no estamos considerando la capacidad para suplir nutrientes de los suelos, pues no se dispone hasta la fecha de registros que permitan esta comparación.

Biomasa y concentración de nutrientes en la vegetación del sotobosque

La acumulación de nitrógeno en la biomasa aérea del sotobosque fue mayor bajo las parcelas de *S. excelsum* (14,9 kg/ha), aunque esta cantidad representa sólo 3,6% del N en la biomasa arbórea (Tabla 3). Para

Tabla 3. Biomasa y contenidos de nutrientes en la vegetación del sotobosque y la hojarasca del suelo del bosque (1)

(a) Vegetación del sotobosque						
	Biomasa (kg/ha)	N	Ca	Mg (kg/ha)	K	P
<i>S. exc.</i>	874	14,9 (3,6)	2,9 (0,8)	3,6 (7,7)	8,8 (4,2)	1,1 (2,0)
<i>H. alc.</i>	425	5,7 (2,3)	3,3 (1,6)	1,9 (2,9)	3,3 (0,8)	3,1 (4,1)
(b) Hojarasca del suelo del bosque (2)						
	Biomasa (kg/ha)	N	Ca	Mg (kg/ha)	K	P
<i>S. exc.</i>	5 612	95,1 (23,0)	41,6 (11,1)	8,2 (17,6)	6,6 (3,1)	4,3 (7,6)
<i>V. fer.</i>	17 215	240,3 (137,0)	187,6 (47,9)	19,1 (35,5)	12,1 (7,5)	15,5 (33,8)
<i>V. hond.</i>	11 084	134,0 (57,0)	170,0 (23,4)	26,4 (24,3)	9,7 (4,2)	11,6 (22,3)
<i>H. alc.</i>	4 238	39,2 (15,8)	55,0 (27,0)	11,9 (17,9)	6,8 (1,6)	12,9 (16,9)

1. Los números entre paréntesis son porcentajes en relación a la biomasa total de nutrientes del árbol.
2. Totales, incluyendo hojas, fragmentos y ramas.

H. alchorneoides, el N en la biomasa del sotobosque fue 5,7 kg/ha, o 2,3% de la biomasa arbórea. Para los otros nutrientes, la acumulación en la biomasa del sotobosque bajo *S. excelsum* varió entre 0,8% y 7,7%, y bajo *H. alchorneoides*, varió entre 0,85% y 4,1% (Tabla 3).

Ya que la vegetación del sotobosque aparentemente representa una proporción relativamente pequeña de nutrientes en relación al árbol entero, las manipulaciones del sotobosque deberían tener poco efecto sobre el reciclaje de nutrientes en el sitio. Por ejemplo, el desmalezado debería tener un efecto relativamente menor sobre el reciclaje de nutrientes, a menos que el sotobosque sea eliminado varias veces al año. Esta hipótesis también sugiere que el intercultivo de especies herbáceas anuales que alcanzan cantidades similares de biomasa a las del sotobosque bajo *S. excelsum* o *H. alchorneoides* no tendrán un efecto negativo considerable en el balance de nutrientes del sitio. Debido a que las muestras de biomasa del sotobosque fueron tomadas cuando la biomasa estaba en su apogeo, las cantidades reportadas aquí son consideradas una aproximación a las que podrían ser obtenidas en cultivos. Sin embargo, este factor merece más estudio, ya que los requerimientos de nutrientes y las partes de plantas y árboles eliminados con la cosecha variarán con los cultivos. Nuestros resultados, sin embargo, tienden a concordar con Bruijnzel y Wiersum (1985), quienes concluyeron que el uso de intercultivos en plantaciones arbóreas en Java, acompañado de medidas preventivas para reducir la erosión del suelo, era una manera aceptable de conservar nutrientes. Ellos argumentan que además de sus beneficios socioeconómicos, el uso de prácticas "taungya" podrían también resultar ventajoso ya que los agricultores podrían estar dispuestos a usar fertilizantes para los cultivos y los efectos dispuestos a usar fertilizantes para los cultivos y los efectos residuales de estos nutrientes aplicados podrían incrementar la producción de los árboles.

Acumulación de nutrientes en la hojarasca del bosque

La mayor acumulación de nutrientes y

biomasa de hojarasca del suelo fue bajo *V. ferruginea*. El N en la hojarasca bajo *V. ferruginea* fue mayor que en la biomasa arbórea de la misma (Tabla 3). Como fue notado anteriormente, la biomasa de las hojas y ramas de *V. ferruginea* representa una gran porción de su biomasa arbórea. Esta especie de auto-poda, una característica que aumenta el despoje de hojas y ramas, y la poda ocasional puede haber añadido aún más hojarasca al suelo forestal. Los resultados de nuestros estudios de tasas de caída de hojarasca y de la descomposición de la misma (Montagnini et al., 1991) sugieren que la descomposición de la hojarasca es relativamente lenta bajo *V. ferruginea*, un factor que explica las altas acumulaciones mencionadas anteriormente. *V. hondurensis*, *H. alchorneoides* y *S. excelsum* exhibieron tasas de descomposición de hojarasca más aceleradas. El Ca, Mg y P de la hojarasca bajo *V. ferruginea* eran considerables (Tabla 3), un dato especialmente relevante para P, ya que existen probabilidades de deficiencias de este elemento en el sitio, tal como fue mencionado anteriormente. Los nutrientes de la biomasa del suelo forestal también fueron mayores bajo *V. hondurensis*. De nuevo, este resultado fue más significativo para N, Ca, Mg y P. Por ende, a pesar del crecimiento rápido de esta especie, el reciclaje de nutrientes proveniente de la hojarasca puede por lo menos compensar parcialmente el agotamiento de nutrientes del suelo. Mientras que lo contrario es cierto para P, el N de la hojarasca del suelo forestal fue más que el doble bajo *S. excelsum* que bajo *H. alchorneoides*, a pesar de que ambas especies tenían cantidades similares de biomasa en la hojarasca (Tabla 3).

Estos resultados sugieren que el suelo forestal es un compartimiento importante para la acumulación y el reciclaje de nutrientes, particularmente para el N, Ca, Mg y P, pero menos para el K, con marcadas diferencias entre especies arbóreas. Si el suelo forestal es afectado por quemadas o limpiezas, puede ocurrir una pérdida sustancial de materia orgánica y nutrientes. Wang et al. (1991) también encontraron que con la excepción de K, los nutrientes en la hojarasca eran equivalentes a una

gran porción (16-50%) de los nutrientes contenidos en la biomasa arbórea. Ellos concluyeron que si la hojarasca fuera dejada sobre el suelo después de la cosecha, esto representaría una reserva sustancial de nutrientes para la siguiente rotación.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. Algunas especies arbóreas nativas maderables de buen valor comercial pueden crecer en plantaciones abiertas, en sitios de baja fertilidad y pueden exhibir crecimiento rápido y efectos potencialmente beneficiosos sobre los nutrientes del suelo. Además, sus efectos sobre los nutrientes del suelo pueden ser observados en una etapa temprana de la rotación, al cierre del dosel.

2. Las especies arbóreas varían en sus contenidos de nutrientes en los tejidos y en sus tasas de acumulación de nutrientes en la biomasa. Para una especie dada, las mismas tendencias no son aplicables a todos los nutrientes: por ejemplo, una especie puede tener el mayor efecto sobre el Ca del sitio, pero su influencia sobre el K o el N puede ser mínima; otra especie puede tener una influencia más significativa sobre el K o el P del sitio.

3. El establecimiento de plantaciones arbóreas mixtas debería ser una estrategia apropiada para combinar los requerimientos de nutrientes de diferentes especies arbóreas con sus efectos sobre los nutrientes del suelo, de manera que no se creen deficiencias serias de ningún nutriente en particular. Sin embargo, aun con la mezcla de especies arbóreas es posible esperar deficiencias de K y P en el sitio a largo plazo.

4. La cosecha total de los árboles tendrá efectos negativos mayores sobre los nutrientes del sitio que la cosecha de los troncos. Los efectos variarán de acuerdo a la especie y a las partes cosechadas del árbol. El agotamiento de nutrientes del sitio será mayor con rotaciones cortas porque los árboles jóvenes tienen una propor-

ción mayor de tejido de hojas y ramas en relación a sus troncos que los árboles viejos, en otras palabras, la porción potencialmente "reciclable" del árbol es mayor en árboles jóvenes; y la cosecha de rotaciones cortas aumentará la frecuencia de la eliminación de nutrientes del sitio así como también las perturbaciones al sitio asociadas con las operaciones de cosecha (erosión del suelo, compactamiento, perturbación de la hojarasca del suelo, etc.).

5. Aparentemente, el crecimiento de la vegetación del sotobosque y la correspondiente acumulación de nutrientes juega un rol relativamente pequeño en el reciclaje de nutrientes del sitio. Por eso, las prácticas que afectan al sotobosque, tales como el desmalezado y el intercultivo con especies anuales, pueden no ser críticos para la preservación de nutrientes en el sitio. Esta situación variará con las especies cultivadas y con su manejo. El intercultivo durante etapas tempranas del crecimiento arbóreo, mientras que los requerimientos de nutrientes de los cultivos y su manejo no provoquen otros efectos adversos (erosión del suelo, eliminación excesiva de nutrientes con cosechas repetidas), es una alternativa para acelerar el retorno del capital invertido y por consiguiente actúa como un estímulo para la plantación de árboles.

6. La hojarasca representa un componente mayor en la acumulación de nutrientes y en el reciclaje de los mismos. Las prácticas que afectan a la hojarasca, tales como la quema para el control de las malezas, la cosecha de la hojarasca para utilizarla como leña o "mulch" (mantillo), etc., pueden tener efectos adversos serios sobre los nutrientes del suelo.

7. La medición de la biomasa arbórea y de las concentraciones de nutrientes en etapas tempranas de la rotación (por ejemplo, durante el raleo) pueden ofrecer una buena indicación del impacto potencial de las prácticas de manejo sobre la conservación de nutrientes del sitio.

8. Las referencias a las tasas de extracción de nutrientes por cultivos agrícolas

comunes en la región pueden servir como indicadores de la capacidad para suplir nutrientes de los suelos y ser comparados con las tasas de absorción de nutrientes de las especies arbóreas, para poder estimar las deficiencias potenciales de nutrientes en el sitio.

AGRADECIMIENTO

Los fondos de este proyecto fueron donados por la Fundación Internacional para las Ciencias (IFS) y por la Fundación A. W. Mellon a la Escuela Forestal y Estudios del Medio Ambiente de la Universidad de Yale (Yale University School of Forestry and Environmental Studies). Por su colaboración, agradecemos a: H. y V. Alvarado (Estación Biológica La Selva); al personal del Laboratorio de Suelos, del Centro de Investigaciones Agrícolas, Universidad de Costa Rica y a H. Asbjornsen y B. Auer que ayudaron en el análisis de datos.

BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, O. N. and E. K. ALLEN. 1981. The leguminosae: A source book of characteristics, uses, and nodulation. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin. 812 pp.
- ALPIZAR, L., FASSBENDER, H. W.; HEUVELDOP, J.; FOLSTER, H. and ENRIQUEZ, G. 1986. Modelling agroforestry systems of cacao (*Theobroma cacao*) with laurel (*Cordia alliodora*) and poro (*Erythrina peoppigiana*) in Costa Rica. I. Inventory of organic matter and nutrients. *Agroforestry Systems* 4:175-189.
- BRUIJNZEL, L. A. and K. F. WIER-SUM. 1985. A nutrient balance sheet for *Agathis dammara* Warb. plantation forest under various management conditions. *Forest Ecology and Management* 10: 195-208.
- BRUJIZNEL, L. A. 1991. Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: a review. *Journal of Tropical Ecology* 7: 1-24.
- CHAMBERS, R. and M. LEACH. 1990. Trees as savings and security for the rural poor. *Unasylva* 41: 39-52.
- CHUDNOFF, M. 1984. Tropical timbers of the world. USDA Forest Service, Agricultural Handbook 605, Washington, DC.
- DOMMERGUES, Y. R. 1987. The role of biological fixation in agroforestry. pp. 245-271 *In* Steppeler, H. A., and P. K. R. Nair (eds.). *Agroforestry. A decade of development*. International Council for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya.
- ESPINOZA CAMACHO, M. y BUTTERFIELD, R. 1989. Adaptabilidad de 13 especies nativas maderables bajo condiciones de plantación en las tierras bajas húmedas del Atlántico, Costa Rica. pp. 159-172 *In* R. Salazar (ed.). *Manejo y aprovechamiento de plantaciones forestales con especies de uso múltiple*. Actas Reunión IUFRO, Guatemala, 3-7 de abril 1989. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- EVANS, J. 1987. Site and species selection-Changing perspectives. *Forest Ecology and Management* 21: 299-310.
- FASSBENDER, H. W. 1984. Bases edafológicas de los sistemas de producción agroforestales. Serie Materiales de Enseñanza N° 21. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica. 191 pp.
- GLADSTONE, W. T. and F. T. LEDIG. 1990. Reducing pressure on natural forests through high-yield forestry. *Forest Ecology and Management* 35: 69-78.
- GONZALEZ, E. Preliminary seed trials for 36 native tree species. *Revista de Biología Tropical (Costa Rica)* 39 (1): 47-51.
- GONZALEZ, E., R. BUTTERFIELD, J. SEGLEAU y M. ESPINOZA. 1990. Primer Encuentro Regional sobre Especies Forestales Nativas de la Zona Norte y Atlántica. Memoria. 28-29 julio 1989. Chilamate, Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 46 pp.
- HARTSHORN, G. 1983. Plants. pp. 118-157 *In* D. Janzen (ed.). *Costa Rica Natural History*. University of Chicago Press.
- HARTSHORN, G. and B. HAMMEL. Trees of La Selva. Unpublished manuscript, La Selva Biological Station, OTS, Apdo. 676, 2050 San Pedro, Costa Rica.
- HOLDRIDGE, L. R. y POVEDA, L. J. 1975. *Arboles de Costa Rica*. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 546 pp.
- LUGO, A. E., S. BROWN and J. CHAPMAN. 1988. An analytical review of production rates and stemwood biomass of tropical forest plantations. *Forest Ecology and Management* 23: 179-200.
- LUGO, A. E., D. WANG and F. BORMANN. 1990. A comparative analysis of biomass production in five tropical tree species. *Forest Ecology and Management* 31: 153-166.

LUNDGREN, B. 1980. Plantation forestry in tropical countries-physical and biological potentials and risks. Swedish University of Agricultural Sciences. International Rural Development Centre. Rural Development Series 8. Uppsala. 134 pp.

MONTAGNINI, F., HAINES, B. L., BORING, L. R. and SWANK, W. T. 1986. Nitrification potentials in successional black locust and mixed hardwood forest stands in the southern Appalachians, U.S.A. *Biogeochemistry* 2: 197-210.

MONTAGNINI, F. and SANCHO, F. 1990a. Influencia de seis especies de árboles nativos sobre la fertilidad del suelo en una plantación experimental en la llanura del Atlántico de Costa Rica. *Yvyraretá* (Argentina) 1 (1): 29-49.

MONTAGNINI, F. and SANCHO, F. 1990b. Impacts of native trees on tropical soils: a study in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Ambio* 19 (8): 386-390.

MONTAGNINI, F., SANCHO, K., RAMSTAD and E. STIJFHOORN. 1991. Multipurpose trees for soil restoration in the humid lowlands of Costa Rica. pp. 41-58 *In* D. A. Taylor and K. G. Mc Dicken (eds.). *Research on multipurpose trees in Asia*. Proceedings of an International Symposium. November 19-23, 1990, Los Banos, Philippines. Winrock International Institute for Agricultural Development. Bangkok.

Nair, P. K. R. 1989. The role of trees in soil productivity and protection. pp. 567-589 *In* Nair, P. K. R. (ed.). *Agroforestry systems in the tropics*. Kluwer Academic Publishers/International.

PARROTTA, J. A. 1989. The influence of management practices on the biogeochemical stability of tropical fuelwood plantations. *Tropical Ecology* 30: 1-12.

PERRY, D. A. and J. MAGHEMBE. 1989. Ecosystem concepts and current trends in forest management: time for reappraisal. *Forest Ecology and Management* 26: 123-140.

RUSSELL, C. E. 1987. Plantation forestry. The Jari project, para, Brazil. pp.

76-89 *In* Jordan, C. F. (ed.). *Amazonian rain forests. Ecosystem disturbance and recovery*. Ecological Studies 60. Springer-Verlag, New York.

SANCHEZ, P. A., C. A. PALM, C. B. DAVEY, L. T. SZOTT and C. E. RUSSELL. 1985. Tree crops as soil improvers in the humid tropics pp. 327-350 *In* Cannell, M. G. R. and J. E. Jackson (eds.). *Attributes of trees as crop plants*. Institute of Terrestrial Ecology, Natural Environmental Research Council, Abbots Ripton, Huntingdon, England.

SANCHEZ, P. A. 1987. Soil productivity and sustainability in agroforestry. pp. 205-223 *In* Steppler, H. A., and P. K. R. Nair (eds.). *Agroforestry. A decade of development*. International Council for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya.

SANCHO, F. and R. MATA. 1987. Estudio detallado de suelos. Estación Biológica La Selva. Organización para Estudios Tropicales, San José, Costa Rica. 162 pp.

STANDLEY, P. C. 1937-38. *Flora of Costa Rica*. Field Museum of Natural History. Chicago.

WADSWORTH, F. H. 1983. Production of usable wood from tropical forests. pp. 278-288 *In* F. B. Golley (ed.). *Tropical Rain Forest Ecosystems. Structure and Function*. Ecosystem of the World 14A. Elsevier. New York.

WANG, D., F. H. BORMANN, A. E. LUGO and R. D. BOWDEN. 1991. Comparison of nutrient-use efficiency and biomass production in five tropical tree taxa. *Forest Ecology and Management* 46: 1-21.

WHITMORE, J. L. and G. S. HARTSHORN. 1969. Literature review of common tropical trees. *Tropical Forestry Series, Contribution N° 8*. Institute of Forest Products. College of Forest Resources, University of Washington, Seattle. 113 pp.

YOUNG, A. 1989. *Agroforestry for soil conservation*. ICRAF, Science and Practice of Agroforestry. C.A.B. International and International Council for research in Agroforestry. Wallingford, UK. 276 pp.