

Investigaciones sobre reforestación con especies de árboles nativos en las Zonas de Operación del Canal de Panamá: 2001-2004

Un trabajo colaborativo entre la Autoridad del
Canal de Panamá (ACP) y el Proyecto de
Reforestación con Especies Nativas (PRORENA)

Informe final del contrato: ACP-STRI # SAA-82784

Por

El Proyecto de Reforestación con Especies Nativas
Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales
P.O. Box 2072, Balboa, Republica de Panamá

Agosto 2004

1.0 RESUMEN EJECUTIVO

La Autoridad del Canal de Panamá (ACP), desarrolla desde 1998 un novedoso programa de restauración ecológica en el sector de Corte Culebra. Este incluye el uso de más de 20 especies arbóreas nativas en proyectos de reforestación para estabilización y protección de los suelos, para minimizar los procesos y riesgos de erosión, deslizamientos y lavado de los suelos, y para prevenir la invasión de malezas exóticas, especialmente la gramínea *Saccharum spontaneum* (paja canalera) y el ciclo de incendios asociada con la presencia de esta

Este programa contribuye al funcionamiento del Canal de Panamá, mediante el uso de estrategias de protección de su principal recurso: el agua. A la vez facilita el mejoramiento de la biodiversidad del área, y la resistencia de las comunidades bióticas a perturbaciones, lo cual cumple metas del plan nacional de la biodiversidad.

A partir del año 2001 la Autoridad del Canal de Panamá inició una colaboración estratégica con el proyecto de Reforestación con Especies Nativas (PRORENA), un proyecto de investigación científica liderizado por el instituto Smithsonian de investigaciones Tropicales y el Instituto de Recursos Tropicales de la Universidad de Yale. La misión de PRORENA es el desarrollo de estrategias para la restauración y reforestación de áreas degradadas mediante la utilización de especies nativas, dentro del contexto ecológico, social y económico de Panamá.

Mediante este contrato de servicios entre ambas instituciones se permite la obtención de datos sobre silvicultura y comportamiento de las especies nativas utilizadas en los proyectos de reforestación en las áreas de ACP. La obtención de este tipo de información técnica y científica es de vital importancia para el soporte de la planificación institucional, lo que permitirá identificar especies con mayor potencial de crecimiento y sobrevivencia en el área de la Cuenca del Canal, identificar especies que faciliten el desarrollo de un sotobosque y comunidad biótica más rápidamente y con mayor diversidad, e identificar las estrategias de reforestación que pueden reemplazar la especie *Saccharum spontaneum* y estabilizar los suelos más rápidamente y con mayor eficiencia. Esto aumentará la efectividad de los programas de reforestación, y sustentar con mayor énfasis la visión y misión referente al desarrollo sostenible para la conservación de la Cuenca del Canal.

Los resultados de esos primeros tres años de investigación han permitido identificar un grupo de especies con alto potencial de en las áreas de corte y relleno utilizadas por la ACP, las cuales incluyen especies de rápido crecimiento en términos de altura, especialmente *Ochroma pyramidale* (balso - promedio de 15 m a 4 años de edad en Río Mandinga), *Schizolobium parahyba* (tinecú - promedio de 9.9 m a 2 años de edad en la Bordada de Cucaracha), y *Muntingia calabura* (periquito - 6.5 m de altura a 2 años de edad en la Bordada de Culebra Noreste), y especies muy coposas que crean sombra para dominar la *Saccharum spontaneum*, especialmente la *Inga punctata* (guabita cansaboca) y la *Muntingia calabura*. En pajonales sembrados por la ACP en área de Tanque Rojo, hemos encontrado que la densidad de la *Saccharum spontaneum* bajó en un 84% en las áreas plantadas ($p < 0.0001$), y la diversidad de plantas aumentó más de 100% ($p < 0.0001$). Los resultados de los estudios también han mostrado que sembrar árboles utilizando mezclas complejas de especies promueve la formación rápida de un dosel cerrado, lo cual ayuda la regeneración de una diversidad de plantas, y disminuye el crecimiento de la *Saccharum spontaneum*.

Aunque varias parcelas en Tanque Rojo han sido afectadas por la construcción del segundo puente sobre el Canal de Panamá y otras en Mandinga y Culebra Noreste han sido afectadas por los proyectos internos de ACP, PRORENA espera seguir colaborando con la ACP en el monitoreo de las áreas reforestadas que quedan en los años próximos.

TABLA DE CONTENIDOS

1.0	Resumen ejecutivo.....	1
2.0	Introducción.....	3
3.0	Trabajo realizado dentro del contrato ACP-STRI # SAA-82784	4
3.1	Trabajo realizado.....	5
4.0	Resultados	7
4.1	ACP-01: Parcela mixta	7
4.2	ACP-02: Parcelas permanentes de monitoreo.....	9
4.3	ACP-04: Desarrollo del Sotobosque en Red Tank.....	11
4.4	ACP-03 y ACP-06: Parcelas Puras y mixtas.....	13
5.0	Extensión y Capacitación.....	16
6.0	Estado actual de las parcelas	18
7.0	Conclusiones.....	18
	Anexo 1: “Facilitating natural regeneration in <i>Saccharum spontaneum</i> (L.) grasslands within the Panama Canal Watershed: effects of tree species and tree structure on vegetation recruitment patterns”.....	20

2.0 INTRODUCCIÓN

La Autoridad del Canal de Panamá, desarrolla desde 1998 un novedoso programa de restauración ecológica en el sector de Corte Culebra. Este incluye el uso de más de 20 especies arbóreas nativas en proyectos de reforestación para:

- Estabilización y protección de los suelos
- Minimizar los procesos y riesgos de erosión, deslizamientos y lavado de los suelos
- Prevenir la invasión de malezas exóticas, especialmente la gramínea *Saccharum spontaneum* (paja canalera) y el ciclo de incendios asociada con la presencia de esta

Este programa contribuye al funcionamiento del Canal de Panamá, mediante el uso de estrategias de protección de su principal recurso: el agua. A la vez facilita el mejoramiento de la biodiversidad del área, y la resistencia de las comunidades bióticas a perturbaciones, lo cual cumple metas del plan nacional de la biodiversidad.

A partir del año 2001 la Autoridad del Canal de Panamá inició una colaboración estratégica con el proyecto de Reforestación con Especies Nativas (PRORENA), un proyecto de investigación científica liderizado por el instituto Smithsonian de investigaciones Tropicales y el Instituto de Recursos Tropicales de la Universidad de Yale. La misión de PRORENA es el desarrollo de estrategias para la restauración y reforestación de áreas degradadas mediante la utilización de especies nativas, dentro del contexto ecológico, social y económico de Panamá.

Mediante este contrato de servicios entre ambas instituciones se permite la obtención de datos sobre silvicultura y comportamiento de las especies nativas utilizadas en los proyectos de reforestación en las áreas de ACP. La obtención de este tipo de información técnica y científica es de vital importancia para el soporte de la planificación institucional, lo que esta permitiendo:

- Identificar especies con mayor potencial de crecimiento y supervivencia en áreas perturbadas de la Cuenca del Canal
- Identificar especies que faciliten el desarrollo de un sotobosque y comunidad biótica más rápidamente y con mayor diversidad
- Identificar las estrategias de reforestación que pueden reemplazar la especie *Saccharum spontaneum* y estabilizar los suelos más rápidamente y con mayor eficiencia.
- Aumentar la efectividad de los programas de reforestación, y sustentar con mayor énfasis la visión y misión referente al desarrollo sostenible para la conservación de la Cuenca del Canal.
- Mejorar el conocimiento sobre el manejo de las especies arbóreas nativas de Panamá, y permitir la divulgación de esta información a otros proyectos de reforestación, agroforestales, y desarrollo sostenible en el país.
- Documentar el manejo sostenible de la Cuenca realizado por la ACP.

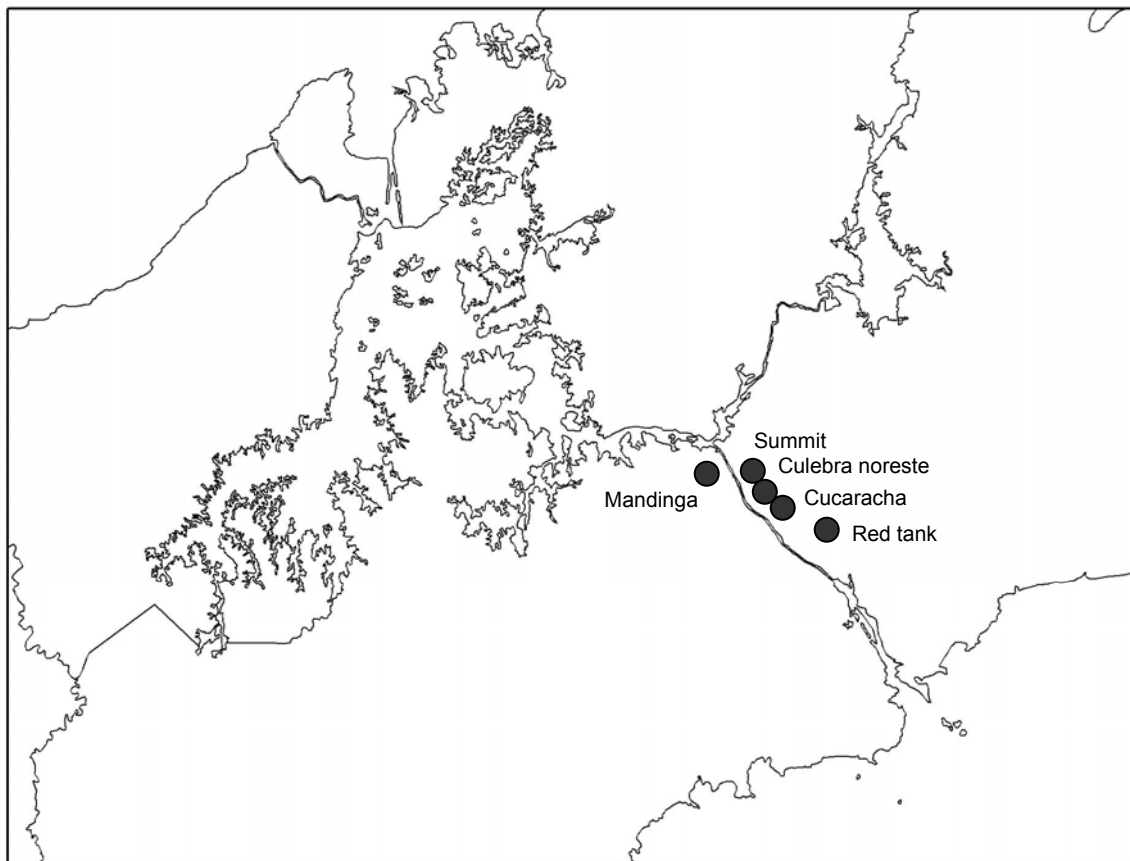
Este informe describe los resultados de tres años de colaboración entre la ACP y el proyecto PRORENA, e identifica especies y técnicas de reforestación más adecuadas para recuperar áreas altamente perturbadas y/o ocupadas por *Saccharum spontaneum*.

3.0 TRABAJO REALIZADO DENTRO DEL CONTRATO ACP-STRI # SAA-82784

Desde 2001 la ACP conjuntamente con el proyecto PRORENA han establecidos 5 ensayos en 5 sitios en las riberas del Canal de Panamá identificadas por la ACP como prioritarios para la reforestación (Figura 1). Los objetivos de estos ensayos son:

- Identificar las especies de árboles con mayor potencial de crecimiento y sobrevivencia en los programas de reforestación de ACP.
- Identificar especies que faciliten el desarrollo de un sotobosque y comunidad biótica más rápidamente y con mayor diversidad, lo cual implicará una resistencia mayor a perturbaciones como fuegos, derrumbes, u otros.
- Identificar las estrategias de reforestación que pueden reemplazar a *Saccharum spontaneum* y estabilizar los suelos más rápidamente y con mayor eficiencia.
- Aumentar la efectividad de los programas de reforestación, y sustentar con mayor énfasis la visión y misión referente al desarrollo sostenible para la conservación de la Cuenca del Canal.

Figura 1. Mapa del área del Canal de Panamá, con las ubicaciones de los sitios de reforestación de la ACP.

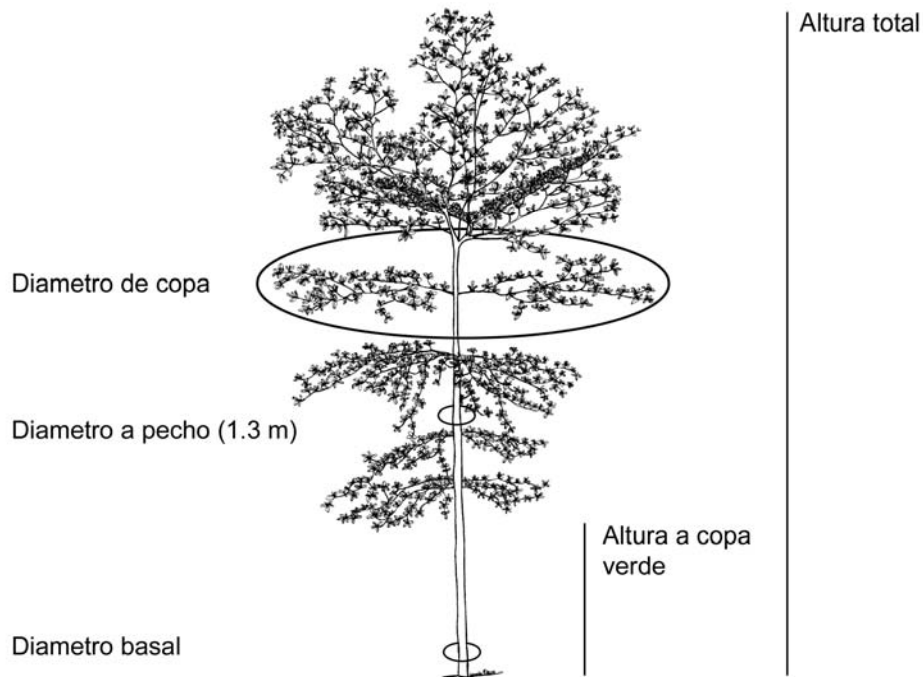


3.1 Trabajo realizado

Durante este período de tres años de colaboración entre ACP y PRORENA, se trabajó en 5 ensayos:

1. **ACP-01: Parcela mixta** ubicada en el borde este del Corte Culebra. Plantada en agosto de 2000, este ensayo involucra una parcela de media hectárea y 17 especies arbóreas nativas. PRORENA ha realizado mediciones en el momento de la plantación, y a los 6, 12, 18, 24 y 36 meses después. Las mediciones incluyen la altura total, altura copa viva (de fuste), diámetro de copa, diámetro basal, y diámetro a la altura del pecho (1.3 m) para todos los árboles, y regeneración natural de aquellos individuos con más de 1.3 m de altura, lo que involucra más de 450 individuos.
2. **ACP-02: Parcelas Permanentes de Monitoreo** en cinco sitios plantados bajo las especificaciones de ACP durante el periodo 1998-2002. Los sitios incluyen Tanque Rojo, Mandinga, Cucaracha, Culebra Noreste y Summit, donde fueron colectados datos para evaluación de sobrevivencia y crecimiento de 24 especies arbóreas nativas. Desde 2001, PRORENA ha establecido 156 parcelas permanentes de monitoreo en estas áreas, con 20 árboles plantados, y hasta 24 árboles de regeneración dentro de cada parcela. PRORENA estableció las parcelas de monitoreo y realizó mediciones en junio 2001, junio 2002 y junio 2003. Las mediciones incluyen altura total, altura de copa viva (fuste), diámetro de copa, diámetro basal, y diámetro a la altura del pecho (1.3 m) para todos los árboles, y regeneración natural de aquellos individuos con más de 1.3 m de altura, esto involucra más de 3000 individuos.

Figura 2. Diagrama mostrando las mediciones morfológicas tomadas de todos los árboles medidos.



En el 2003, con apoyo financiero de STRI, PRORENA colectó más que 250 muestras de suelos dentro de la red de parcelas de ACP-02, para poder relacionar el comportamiento de las especies con características y condiciones de suelo. Estas muestras están en el proceso de análisis químico, y se espera tener resultados en los meses próximos.

3. **ACP-03: Parcelas Puras y Mixtas** con un diseño establecido en conjunto PRORENA y ACP, en un área del sector de Corte Culebra en el año 2001, lo que permite evaluar el comportamiento de 4 especies de diferentes características, la productividad de cada una en parcelas puras y mixtas y la influencia de una de ellas, fijadora de nitrógeno, en el mejoramiento de la fertilidad del suelo. PRORENA ha realizado mediciones al momento de la plantación y a los 6, 12, 18, 24 y 36 meses después. Las mediciones incluyen altura total, altura copa viva (fuste), diámetro de copa, diámetro basal, y diámetro a la altura del pecho (1.3 m) para todos los árboles, y regeneración natural de aquellos individuos con más de 1.3 m de altura, lo que involucra más de 972 individuos.
4. **ACP-04: Desarrollo del sotobosque en Red Tank** establecido en 2001, con el objetivo de identificar las especies de árboles plantadas que facilitan mejor el desarrollo de un sotobosque denso y diverso, que permita proteger el suelo en los primeros años de la plantación, aumentar la resistencia de la plantación a perturbación, y aumentar la biodiversidad del sitio. PRORENA estableció 1680 parcelas de monitoreo bajo 7 especies plantadas en Red Tank, y 240 en áreas invadidas por *Saccharum spontaneum*, e identificó más de 4000 plantas de regeneración natural. En el 2004 los resultados de este ensayo fueron publicados en un artículo "Facilitating natural regeneration in *Saccharum spontaneum* (L.) grasslands within the Panama Canal Watershed: effects of tree species and structural characteristics on vegetation recruitment patterns" en la revista científica internacional *Forest Ecology and Management* (Anexo 1).
5. **ACP-06: Parcelas Puras y Mixtas** establecidas en 2002, también ubicadas en el sector de Culebra y con un diseño estadístico establecido en conjunto PRORENA-ACP, que busca los mismos objetivos que ACP-03, donde fueron utilizadas las mismas 4 especies, puesto que en el ACP-03 se sucedieron situaciones desde el momento de la siembra por el contratista que influyeron en un desarrollo no adecuado para un gran número de plantas, por lo que se decidió hacer una réplica en otro sitio en condiciones distintas de este ensayo. PRORENA ha realizado mediciones al momento de la plantación, y a los 6, 12, y 24 meses después. Las mediciones incluyen altura total, altura copa viva (fuste), diámetro de copa, diámetro basal, y diámetro a la altura del pecho (1.3 m) para todos los árboles, y regeneración natural de aquellos individuos con más de 1.3 m de altura, e involucra más de 972 individuos.

Además, Arturo Cerezo de la Sección de Manejo de Cuenca de la ACP está participando en el Comité Directivo de PRORENA, brindando su experiencia y conocimiento en la planificación de las actividades del proyecto, y ha participado con personal de PRORENA en la disseminación de los resultados de estas investigaciones por medio de conferencias, talleres y publicaciones.

4.0 RESULTADOS

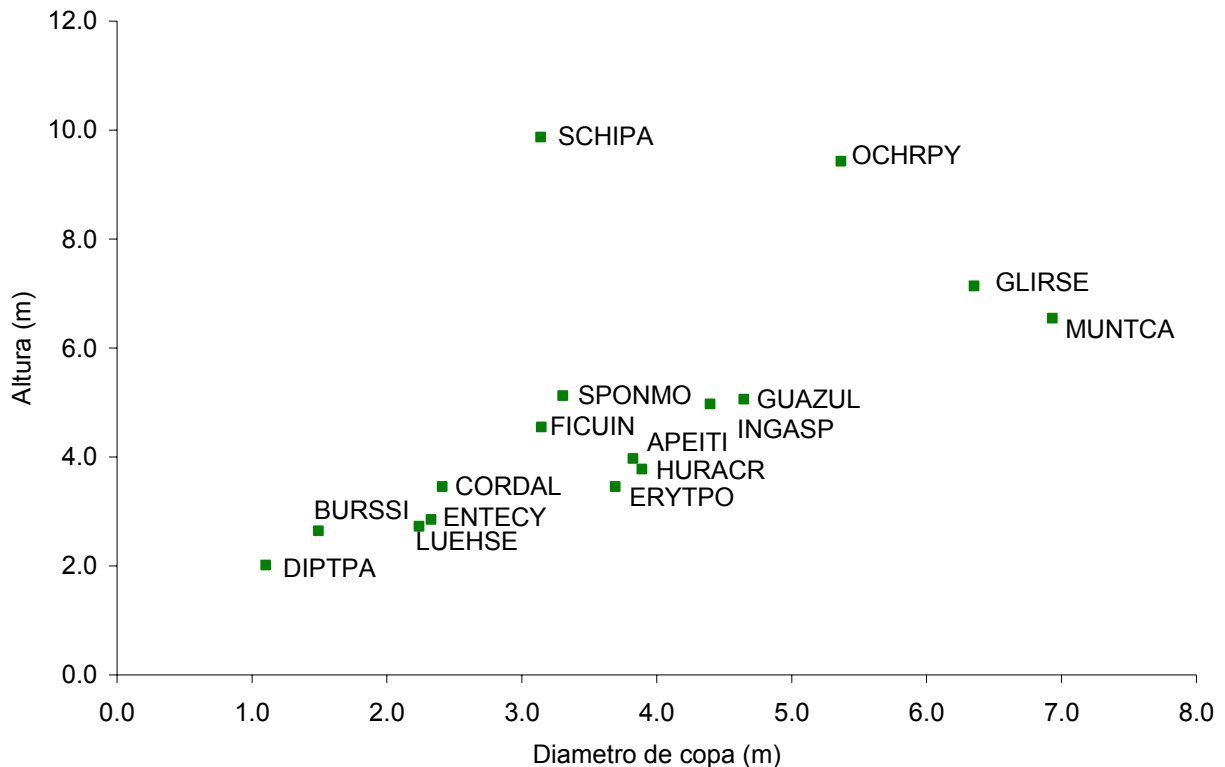
Desde el año 2001, la ACP y PRORENA han obtenido datos valiosos que han permitido la selección de especies y estrategias más exitosas para cumplir las metas de manejo de la ACP. Aunque los proyectos siguen en ejecución, los siguientes resúmenes contienen algunos de los resultados más valiosos obtenidos hasta la fecha.

4.1 ACP-01: Parcela mixta

ACP-01 fue establecida en agosto de 2000 con un diseño de plantación utilizando 17 especies, en el cual no hay dos individuos de la misma especie uno al lado del otro.

La Figura 3 muestra los promedios del crecimiento de las 17 especies utilizadas a 36 meses de edad, y muestra que un grupo (hacia la derecha y hacia arriba) son las más indicadas para el rápido crecimiento de un dosel cerrado en el área. Este grupo incluye *Muntingia calabura*

Figura 3. Los promedios de altura total (m) y diámetro de copa (m) de las 17 especies plantados en ACP-01, 36 meses después de la plantación.

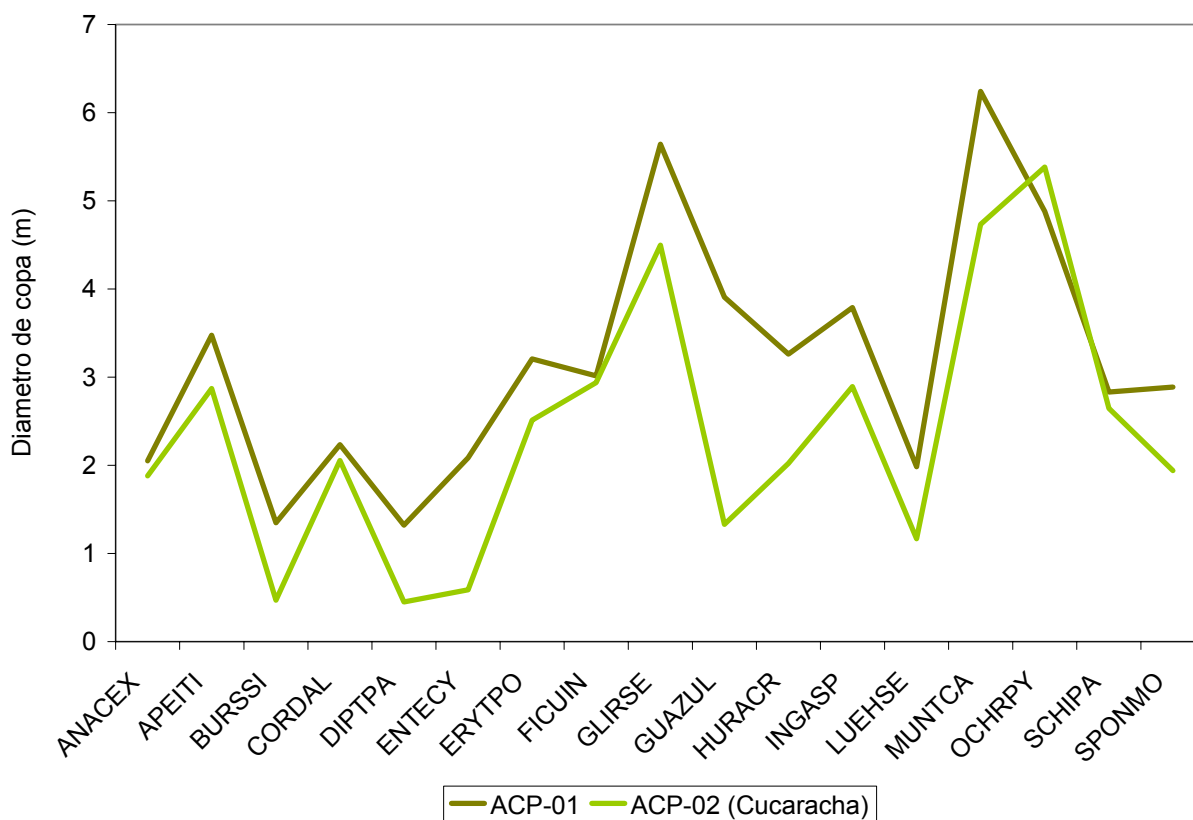


ANACEX = *Anacardium excelsum*, APEITI = *Apeiba tibourbou*, BURSSI = *Bursera simaruba*, CORDAL = *Cordia alliodora*, DIPTPA = *Dipteryx panamensis*, ENTECY = *Enterolobium cyclocarpum*, ERETPO = *Eritrina poupouria*, FICUIN = *Ficus insipida*, GLIRSE = *Gliricidia sepium*, GUAZUL = *Guazuma ulmifolia*, HURACR = *Hura crepitans*, INGAPU = *Inga punctata*, LUEHSE = *Luehea seemannii*, MUNTCA = *Muntingia calabura*, OCHRPY = *Ochroma pyramidale*, SCHIPA = *Schizolobium parahyba*, SPONMO = *Spondias mombin*

(periquito), *Gliricidia sepium* (balo), *Ochroma pyramidae* (balso), y *Guazuma ulmifolia* (guácimo), los cuales son especialmente recomendable cuando el objetivo es el desarrollo de un dosel lo más rápido posible, por ejemplo, en el caso de áreas invadidas por *Saccharum spontaneum*.

Figura 4 muestra los diámetros de copa de las 17 especies plantados en ACP-01 y en ACP-02 (Cucaracha) a 24 meses de edad. Ambos ensayos fueron plantados en el año 2000 y con las mismas especies, pero ACP-02 (Cucaracha) fue plantada con las especies en líneas en vez de mezclados. Figura 3 muestra que casi todas las especies han desarrollado copas más anchas en el ensayo ACP-01, lo cual sugiere que el diseño mixto ha favorecido un mejor desarrollo de copa.

Figura 4. Los promedios de diámetro de copa (m) de las 17 especies plantados en ACP-01 y en ACP-02 (Cucaracha) a 24 meses de edad.



ANACEX = *Anacardium excelsum*, APEITI = *Apeiba tibourbou*, BURSSI = *Bursera simaruba*, CORDAL = *Cordia alliodora*, DIPTPA = *Dipteryx panamensis*, ENTEKY = *Enterolobium cyclocarpum*, ERETPO = *Eritrina poeppigiana*, FICUIN = *Ficus insipida*, GLIRSE = *Gliricidia sepium*, GUAZUL = *Guazuma ulmifolia*, HURACR = *Hura crepitans*, INGAPU = *Inga punctata*, LUEHSE = *Luehea seemannii*, MUNTCA = *Muntingia calabura*, OCHRPY = *Ochroma pyramidale*, SCHIPA = *Schizolobium parahyba*, SPONMO = *Spondias mombin*

El promedio de diámetro de copa de los árboles plantados en ACP-01 a los 2 años de edad es 3.57 m, y en el área de ACP-02 plantado con las mismas especies y en el mismo año, pero en líneas de especies puras, es 3.22 m. Los resultados de estos dos ensayos consideramos que

son buenos; los árboles están plantados a distancia de 3 m, y entonces el promedio implica que antes de 2 años la copa ha cerrado en una gran parte de la plantación de ACP-01.

Los datos sugieren que este diseño mixto, aunque complica la logística de la plantación comparado con plantaciones puras (monocultivas) o de siembra en líneas, ha permitido el desarrollo de un dosel cerrado más rápidamente, lo cual es deseable porque da sombra a la *Saccharum spontaneum*, disminuyendo su crecimiento y los costos de mantenimiento, a la vez bajan el riesgo de incendios en el verano.

La ventaja de la plantación en forma mixta (en vez de en forma de líneas de especies puras) que ha mostrado ACP-01 es que, si hay una mortalidad de una especie en un sitio específico, otras especies a los lados pueden crecer más rápido, y ocupar el espacio más rápidamente. La desventaja es que requiere una supervisión más intensiva al momento de la plantación.

4.2 ACP-02: Parcelas permanentes de monitoreo

En 2001 PRORENA estableció una red de 156 parcelas permanentes de monitoreo dentro de las plantaciones establecidos por la ACP en Red Tank y las bordadas de Mandinga, Cucaracha Culebra Noreste y Summit entre 1998 y 2002. PRORENA ha medido la altura total (m), diámetro de copa (m), diámetro basal (cm), diámetro a la altura del pecho (cm), y nivel de competición con otros árboles de todos los individuos plantados en las parcelas, más todos los árboles de regeneración natural que tienen más de 1.3 m de altura (más de 5000 individuos en total) en junio y julio de 2001, 2002 y 2003.

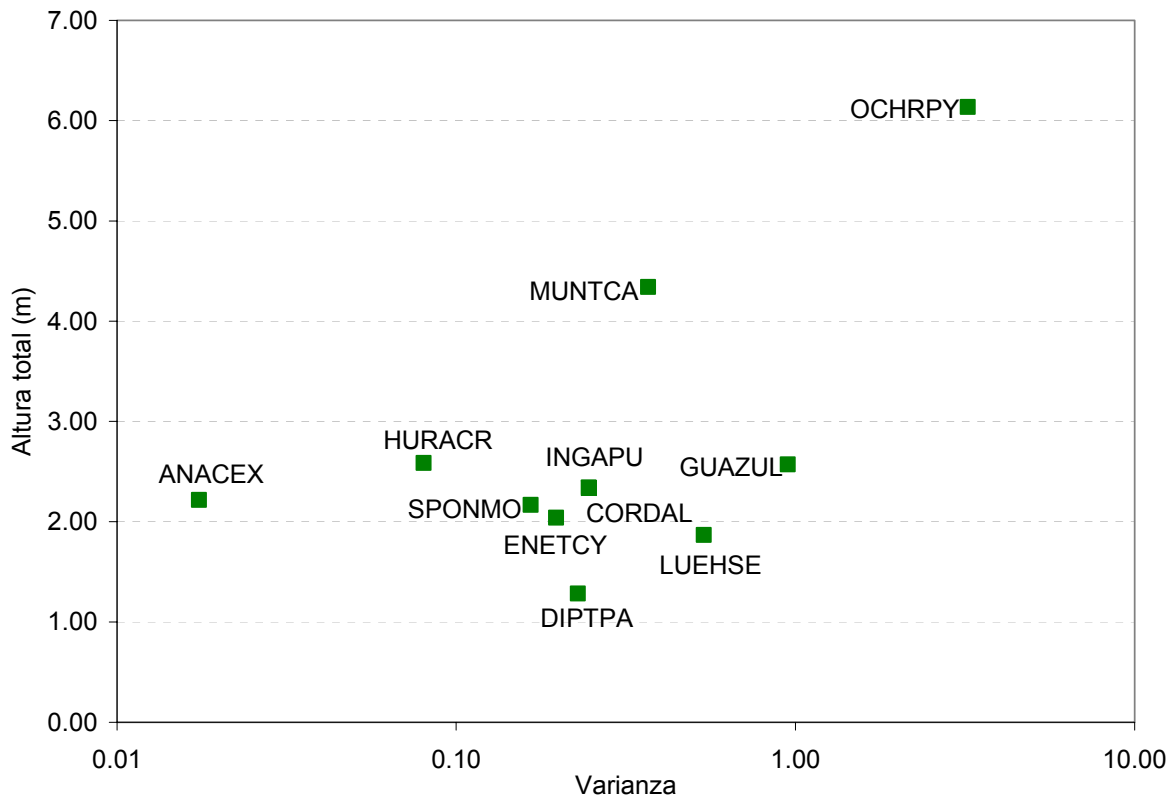
Los sitios de reforestación están ubicados en áreas de excavación o depósito de materiales (relleno), con suelos muy compactados y perturbados, los cuales presentan condiciones muy difíciles para el establecimiento de una plantación. Las observaciones sugieren que las condiciones de suelo varían significativamente entre los sitios; algunas áreas están más compactadas, rocosas, o tienen pendientes más fuertes, que otras. También, un análisis preliminar del crecimiento de los árboles indica que las respuestas de las especies a cambios en las condiciones del sitio varían. Algunas especies han mostrado mucha variación en su crecimiento entre sitios con condiciones diferentes, mientras que otras especies han tenido crecimientos parecidos en todos los sitios. Es decir, pareciera que algunas especies toleran un rango más amplio de condiciones perturbadas, mientras que otras son más exigentes.

La figura 5 muestra el promedio de la altura total a 24 meses de edad de las especies que fueron plantadas en Mandinga, Cucaracha, y Culebra Noreste (porque la mezcla de especies utilizadas ha variado cada año, estos tres sitios tienen solamente 11 especies en común), y la varianza en el promedio de altura entre sitios.

Podemos ver, por ejemplo, que aunque la especie *Ochroma pyramidale* tiene la mayor altura, también muestra una varianza muy alta, lo cual significa que ha crecido muy bien en algunos sitios, pero que no ha crecido muy bien en otros. En cambio, la especie *Anacardium excelsum* es la especie de más lento crecimiento, pero que ha mostrado un crecimiento muy coherente entre sitios. Estos resultados sugieren que el grupo de especies en el centro de la figura, como *Muntingia calabura*, *Guazuma ulmifolia*, *Inga punctata*, y *Hura crepitans* son de crecimiento adecuado, y que pueden tolerar un rango amplio de condiciones de sitio.

La figura 5 muestra el promedio de la altura en julio 2003 de todas las especies que aparecen en todos los sitios de reforestación (porque la mezcla de especies utilizadas ha variado un poco cada año, solo 6 de las 24 utilizadas fueron plantadas en todos los sitios). Dado que cada sitio fue plantado en un año diferente, tenemos algo como una crono-secuencia - los árboles en Summit fueron plantados en junio de 2002, y entonces tenían un año en 2003, los árboles en Culebra Noreste fueron plantados en junio de 2001, y entonces tenían dos años en 2003, etc. hasta los árboles en Red Tank, que tenían 5 años en 2003.

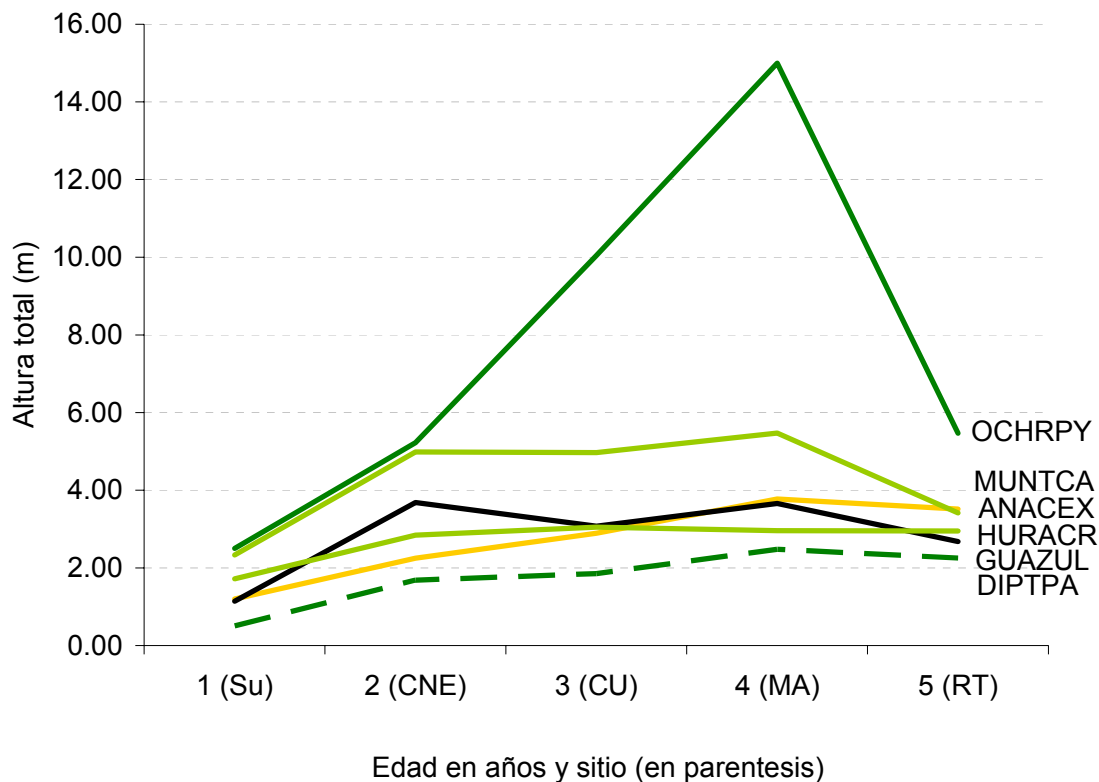
Figura 5. Promedio de la altura total a 24 meses de edad de 11 especies plantadas en Tanque Rojo, Cucaracha, y Mandinga, y la varianza en altura total entre los sitios.



ANACEX = *Anacardium excelsum*, CORDAL = *Cordia alliodora*, DIPTPA = *Dipteryx panamensis*, ENETCY = *Enterolobium cyclocarpum*, GUAZUL = *Guazuma ulmifolia*, HURACR = *Hura crepitans*, INGAPU = *Inga punctata*, LUEHSE = *Luehea semanii*, MUNTCA = *Muntingia calabura*, OCHRPY = *Ochroma pyramidale*, SPONMO = *Spondias mombin*

El patrón esperado es que la altura de los árboles va a aumentar cada año, pero la Figura 5 muestra que casi todos los árboles son más pequeños en Red Tank, aunque tenían 5 años, que en Mandinga, que tenían 4 años. Red Tank y el área de Mandinga están cercas, reciben aproximadamente la misma precipitación, etc., pero varios sitios en Red Tank, al haber sido compactados mecánicamente, son tal vez más perturbados y difíciles que en Mandinga. Sin embargo, hay dos especies, *Anacardium excelsum* y *Dipteryx panamensis* que han mostrado un patrón de crecimiento más parecido a lo esperado, aumentando cada año, y otra, *Ochroma pyramidae*, aunque el crecimiento no va aumentando cada año, ha sido alto en la mayoría de los sitios.

Figura 6. Promedio de la altura total por sitio en julio de 2003 de las 6 especies de árboles plantados que aparecen en todos los 5 sitios, en el orden en que estaban plantadas.



ANACEX = *Anacardium excelsum*, DIPTPA = *Dipteryx panamensis*, GUAZUL = *Guazuma ulmifolia*, HURACR = *Hura crepitans*, MUNTCA = *Muntingia calabura*, OCHRPY = *Ochroma pyramidale*; Su = Summit, CNE = Culebra Noreste, MA = Mandinga, RT = Red Tank (Tanque Rojo)

Entre octubre del 2003 y marzo de 2004 PRORENA colectó mas de 250 muestras de suelo dentro de la red de parcelas permanentes de ACP-02 para ser analizados en el laboratorio de suelos de la Universidad de Georgia en Athens, Georgia, USA. El laboratorio esta analizando las muestras ahora, y los resultados deben permitir relacionar el crecimiento de las especies a características específicas del lugar, para que en proyectos a futuro, se puedan elegir las especies más exitosas para las condiciones encontradas, mejorando la efectividad y eficiencia de esfuerzos de reforestación.

4.3 ACP-04: Desarrollo del Sotobosque en Red Tank

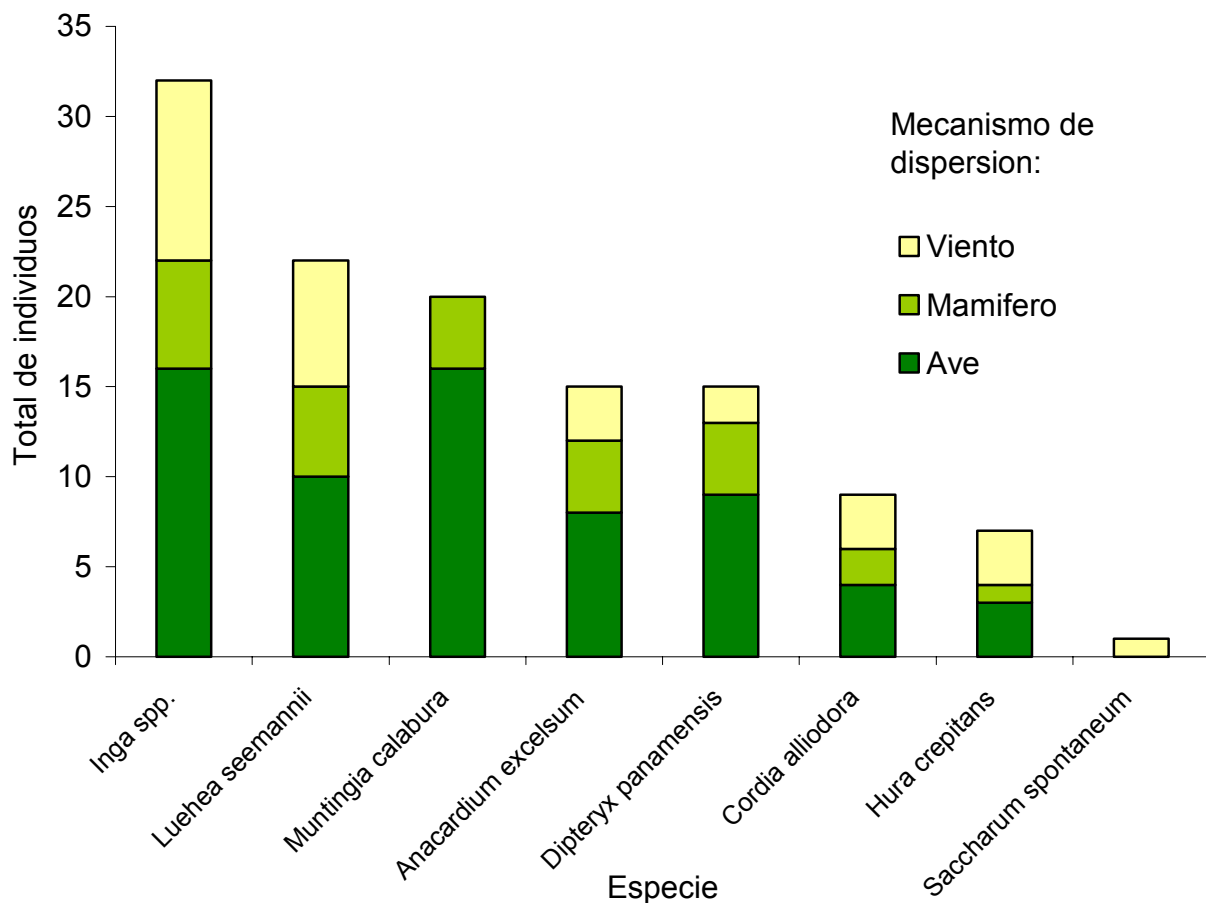
El rápido desarrollo de un sotobosque denso y diverso es muy deseable en las plantaciones de ACP; la vegetación nativa del sotobosque al reemplazar la *Saccharum spontaneum*, disminuye la erosión porque protege el suelo en los primeros años después del establecimiento de la plantación, y aumenta la resistencia de las áreas a perturbaciones.

Entre Junio y Agosto de 2001, PRORENA estableció 1680 parcelas de 0.10 m² bajo 7 especies de árboles plantadas en Red Tank, y 240 parcelas en áreas dominadas por *Saccharum spontaneum*. Todas las plantas en regeneración dentro de estas parcelas fueron identificadas, y la densidad de estas plantas y de *Saccharum spontaneum* fue medida. Más de 4000 plantas fueron identificadas en total. El objetivo de este ensayo fue identificar las especies de árboles plantadas en Red Tank que mejor facilitan el desarrollo del sotobosque, y específicamente la regeneración natural de árboles y arbustos.

Los resultados de este ensayo están detallados en el Anexo 1. Algunos de los resultados mas significativos son:

- La densidad del *Saccharum spontaneum* bajó en un 84% en las áreas plantadas ($p < 0.0001$).
- La diversidad de plantas aumentó más de 100% ($p < 0.0001$).
- La densidad de árboles y arbustos aumentó hasta 4000% ($p < 0.0003$)

Figura 7. Mecanismo de dispersión de semillas de árboles que regeneran en Tanque Rojo.



La Figura 7 muestra un patrón muy interesante; el total de individuos de árboles encontrados regenerando debajo de los árboles plantados en Red Tank. Podemos ver no solo que hay más árboles regenerando bajo todos los árboles plantados que los que hay bajo la *Saccharum spontaneum*, sino también que una especie, *Inga punctata* tiene mucho más árboles regenerando en su sotobosque que todas las otras especies plantadas ($p < 0.0001$), y de estos árboles aproximadamente 65% tienen semillas dispersadas por aves o mamíferos, lo cual implica que las plantaciones de ACP están restaurando las interacciones entre la flora y la fauna, y aumentando la biodiversidad del área.

Los resultados de este ensayo fueron publicados en un artículo "Facilitating natural regeneration in *Saccharum spontaneum* (L.) grasslands within the Panama Canal Watershed: effects of tree species and tree structure on vegetation recruitment patterns" en la revista científica internacional "Forest Ecology and Management" (número 191, páginas 171-183), lo cual está incluido como Anexo 1. Los autores incluyen personal de ACP y PRORENA, y el artículo sirve para difundir los resultados de los esfuerzos de la ACP a la comunidad científica nacional e internacional.

4.4 ACP-03 y ACP-06: Parcelas Puras y mixtas

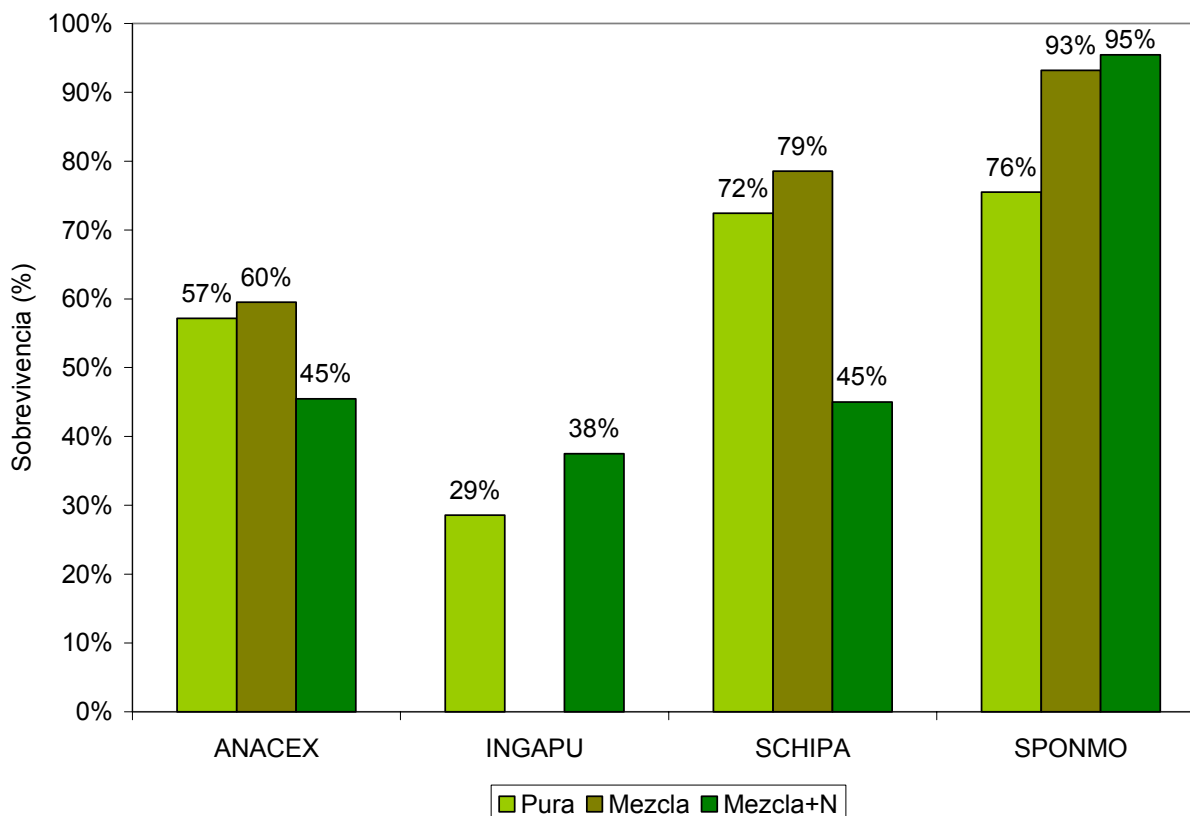
Estos dos ensayos tienen un diseño estadístico establecido en conjunto por PRORENA y ACP, que permitirá evaluar 4 especies de diferentes características, la productividad de cada una en parcelas puras y mixtas y la influencia de una de ellas, fijadora de nitrógeno en el mejoramiento de la fertilidad del suelo. Los mismos se encuentran ubicados en el área de Culebra Noreste, en la ribera este. Es un área con características de haber sido sometida a cortes y relleno. Parte del sitio se presenta plano, pero en su mayor parte presenta ligeras pendientes y también sectores con dificultad de drenaje.

Fueron escogidas 4 especies, una especie fijadora de nitrógeno (*Inga punctata*), una especie que es fuente de alimento para la fauna (*Spondias mombin*), y dos maderables (*Anacardium excelsum* y *Schizolobium parahybum*), siendo que *A. excelsum* es de crecimiento un poco más lento que el *S. parahybum*, pero además contribuye como alimento para la fauna.

El ACP-03 se estableció en 2001, sin embargo se presentaron algunas complicaciones con el contratista encargado de la plantación, lo que motivó diseñar este nuevamente con la denominación ACP-06 cerca del área donde se estableció ACP-03, el cual fue establecido en julio-agosto de 2002. Desafortunadamente, durante la estación seca del 2004, se produjo un incendio que alcanzó el área del ensayo ACP-06, lo que resultó en una alta mortalidad, afectando a más del 95% de los árboles en uno de los 3 bloques de parcelas, también se produjeron varios ataques severos de arrieros.

Fueron establecidas 18 parcelas de investigación en cada uno de los ensayos (3 repeticiones de 6 parcelas cada una) con el objetivo de comparar la sobrevivencia y crecimiento de las 4 especies plantadas individualmente y en parcelas mixtas. El ensayo incluye la evaluación de la influencia de *Inga punctata*, una especie fijadora de nitrógeno sobre el suelo, pensamos que este aspecto es muy importante para el mejoramiento de la fertilidad del suelo en áreas que han sido sometidas a operaciones de cortes o rellenos.

Figura 8. Supervivencia (%) de las especies *Schizolobium parahybum* (SCHIPA), *Inga punctata* (INGAPU), *Anacardium excelsum* (ANACEX) y *Spondias mombin* (SPONMO) en bloques 1 y 2, a los 24 meses de edad en ACP-06.

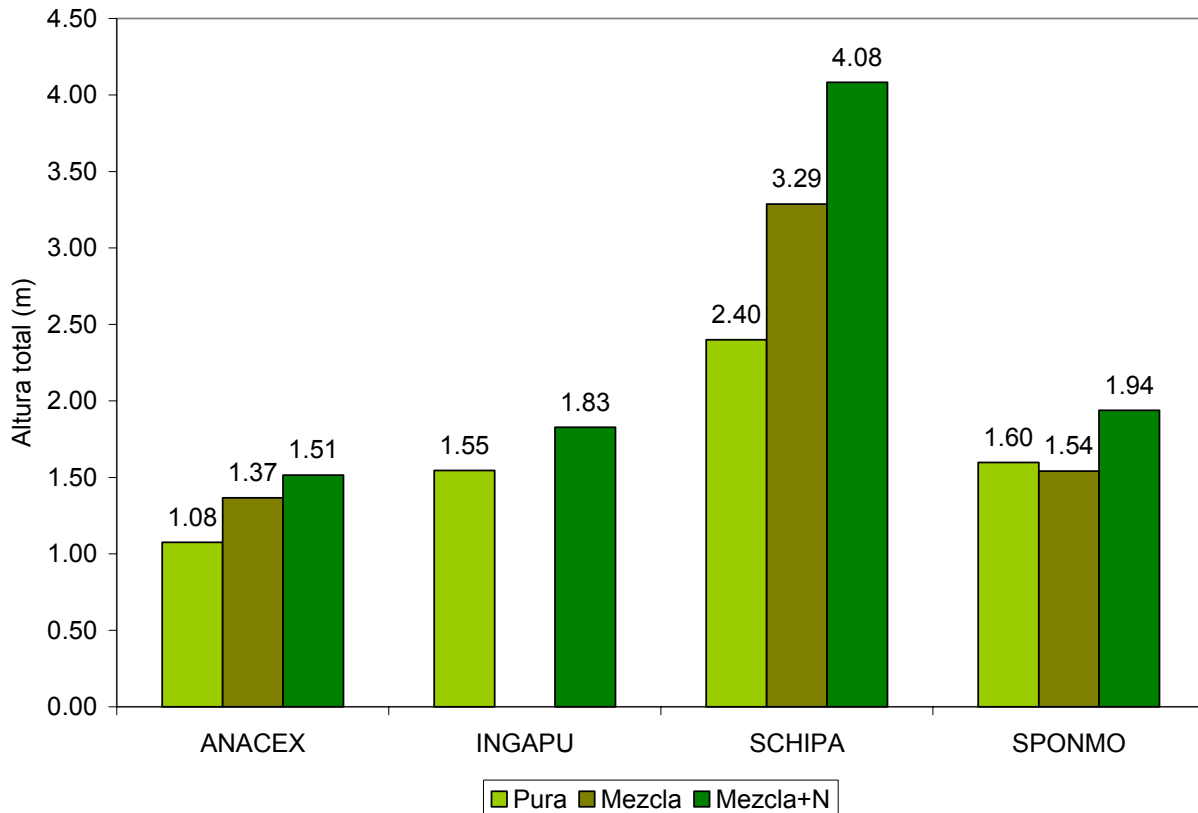


Las parcelas puras fueron plantadas en bloques de 7 x 7 árboles y las mixtas en bloques de 8 x 8 árboles, siendo que en cada repetición existe una parcela combinada con presencia de *I. punctata* y otra sin esta especie. Todas las parcelas fueron plantadas con una línea de borde, por lo tanto en las parcelas puras el bloque de medición es de 5x5 individuos y en las mixtas de 6x6 individuos.

Para ACP-03 se han realizado 3 mediciones, la inicial, a los 6, 12 y 18 meses. En el caso de ACP-06, se han realizado 4 mediciones. La medición inicial realizada en agosto 2002 y 6, 12, y 24 meses después. Fueron tomadas mediciones de diámetro de base en cm., y altura total en metros.

Figura 8 muestra la supervivencia de las 4 especies en los dos bloques no quemados a los 24 meses de edad. Aunque un análisis de varianza (SAS Institute 2000) encontraran diferencias entre los especies ($P=0.0171$), no detectó diferencias entre los tratamientos dado a la alta variación entre parcelas, y la pérdida completa de uno de los bloques, lo cual bajó la cantidad de replicas de las parcelas. También, se notó una alta incidencia de ataque por arrieras (*Atta* spp.) en las parcelas de *Inga punctata* en el momento de la siembra, lo cual posiblemente bajó la supervivencia de esta especie.

Figura 9. Altura total a 24 meses de las especies *Schizolobium parahybum* (SCHIPA), *Inga punctata* (INGAPU), *Anacardium excelsum* (ANACEX) y *Spondias mombin* (SPONMO), en parcelas puras, parcelas mixtas, y parcelas mixtas incluyendo la fijadora de nitrógeno *Inga punctata* (mezcla + N).



A nivel de altura total, las especies presentaron diferencias significativas ($P=0.0312$). Destaca aquí el alto crecimiento de la especie *S. parahybum* que alcanzó una altura promedio de 3.25 m a 24 meses de edad. Sin embargo, no fue posible destacar diferencias significativas entre tratamientos, dado la alta variación entre parcelas y la falta de réplicas suficientes.

5.0 EXTENSIÓN Y CAPACITACIÓN

Otro resultado importante de las investigaciones colaborativas entre la ACP y PRORENA ha sido la amplia divulgación de la información generada por estos ensayos hacia comunidades académicas, profesionales, y nacionales tanto como internacionales. Los siguientes son algunos de las formas en que esta información ha sido transferida a otros interesados en temas de reforestación.

- **Capacitación de funcionarios de la Región Metropolitana de la Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM)** -- Personal de ACP y PRORENA presentaron el seminario de capacitación “Restaurar a bosques nativos áreas dominadas por *Saccharum spontaneum*” el 27 de agosto del 2003. Participaron 18 funcionarios del ANAM con responsabilidad por el manejo y restauración de bosques dentro de los pajonales de los Parques Nacionales Soberanía y Camino de Cruces, y el Parque Natural Metropolitano. Se realizó una visita a las parcelas de ACP establecidas en Cucaracha.
- **Siembras ceremoniales con la sociedad civil –**
 - Personal de ACP y PRORENA participaron en siembras ceremoniales de árboles nativos con miembros del Business and Professional Women’s Association - Panamá,
 - Con el Club Kiwanis del área del Canal, y casi 80 estudiantes del Colegio San Agustín de Costa del Este, Panamá.
- **Conferencias** – Resultados de las investigaciones le han llegado a más de 500 personas, a través de conferencias.
 - Al personal de la ACP el 5 de junio del 2002 en el Centro de Capacitación Ascanio Arosemena,
 - A más de 200 participantes en el Segundo Encuentro Anual de Reforestadores con Especies Nativas el 15 de noviembre del 2002 en el STRI
 - A más de 200 participantes en el Vº Congreso Forestal Centroamericano – COFOCA y Iº Congreso Forestal de Panamá el 23 de mayo de 2003, en el Hotel El Panamá
 - A 81 participantes del Seminario – Taller “Reforestación y protección de los recursos hídricos de la cuenca hidrográfica del canal de Panamá, en la celebración del Día Mundial del Ambiente el 8 de junio del 2004 en instalaciones de la ACP.
- **Publicaciones** -- Los resultados de las colaboraciones entre la ACP y PRORENA han sido divulgados en varias formas:
 - Artículos en periódicos como La Prensa (“Maleza de fuerza mayor” -- 23 de noviembre 2003)
 - En el boletín de PRORENA (La Jacaranda -- julio 2003)
 - El newsletter del Smithsonian (STRI News, varias en el 2003)
 - En la publicación de la ACP, El Faro (“Reforestar para el futuro” 20 de febrero a 4 de marzo 2004, “Agua y deforestación” 11 al 24 de junio 2004, “Pasos firmes hacia la reforestación” 25 de junio al 1 de julio 2004)
 - En la página web de PRORENA (www.prorena.org)
 - En la revista científica Forest Ecology and Management (Anexo 1).

- **Entrenamiento de estudiantes** -- Las investigaciones colaborativas también han sido aprovechadas para dar oportunidad a estudiantes de la Universidad de Panamá y la Universidad de Yale a realizar sus tesis. Desde 2001, tres estudiantes han cumplido tesis en las plantaciones de la ACP:
 - Norma Cedeño y Riviet De Liones (Licenciatura, Universidad de Panamá, 2003)
“Evaluación de crecimiento de seis especies arbóreas nativas en tres sitios establecidos por la Autoridad del Canal de Panamá,”
 - Elizabeth Jones (Maestría en Ciencias Forestales, Universidad de Yale, 2002)
“Facilitating natural regeneration in *Saccharum spontaneum* (L.) grasslands within the Panama Canal Watershed: effects of tree species and tree structure on vegetation recruitment patterns.”

6.0 ESTADO ACTUAL DE LAS PARCELAS

Desde el inicio de la colaboración entre la ACP y PRORENA, se han desarrollado varias actividades nuevas dentro de las áreas de operación del Canal de Panamá.

Desafortunadamente, estas operaciones han afectado a varias de las parcelas de investigación forestal, especialmente a la red de parcelas permanentes de ACP-02. Más del 60% de las parcelas en Tanque Rojo fueron afectadas por la construcción de la vía de acceso al Segundo Puente sobre el Canal de Panamá, más del 50% de las parcelas de Mandinga fueron afectadas por la deposición de materiales de dragado y 15 parcelas en Culebra Noreste fueron afectadas por proyectos internos de ACP. Sin embargo, las muestras de suelo ya colectadas de estas parcelas van a permitir la formulación de conclusiones más detalladas sobre el comportamiento de estas especies.

7.0 CONCLUSIONES

- Los tres años de investigaciones colaborativas entre la ACP y PRORENA realizadas dentro de sistema de contratos ACP-STRI, han permitido identificar técnicas de reforestación más efectivas para condiciones altamente difíciles (sitios impactados) como los presentados por las áreas de operación del Canal de Panamá. Estas áreas están caracterizadas por suelos pobres y compactados (áreas de corte y relleno), y por una vegetación dominada por la gramínea invasora *Saccharum spontaneum*, la cual presenta un obstáculo fuerte en la regeneración de bosques nativos, agravado por los efectos de las quemas.
- Los estudios de regeneración de sotobosque en el área de Tanque Rojo (están detallados en el Anexo 1) han encontrado que árboles con copas anchas y densas son los mejores para disminuir el crecimiento de la *Saccharum spontaneum* y promover el desarrollo de un sotobosque denso y diverso. De las especies estudiadas, *Inga punctata*, *Luehea seemannii* y *Muntingia calabura* han mostrado el mayor potencial que facilita el desarrollo del sotobosque.
- Los estudios de crecimiento de árboles en plantación (ACP-01, ACP-02, ACP-03 y ACP-06) han identificado un grupo de especies de rápido crecimiento en términos de altura total y diámetro de copa, entre los cuales se incluye *Gliricidia sepium*, *Schizolobium parahybum*, *Muntingia calabura* y *Ochroma pyramidale*.
- Aunque no son las especies más rápidas en términos de crecimiento de altura, *Anacardium excelsum*, *Hura crepitans* e *Inga punctata* han mostrado un buen ritmo de crecimiento que ha sido consistente entre sitios, lo cual sugiere que son especies aptas para un amplio rango de condiciones.
- Se ha encontrado que el dosel cierra más rápidamente en plantaciones mixtas que en plantaciones lineales, y sugieren que diseños mixtos deben ser favorecidos cuando la rápida formación de un dosel cerrado es un objetivo importante.

Desdichadamente la alta mortalidad en los ensayos ACP-03 y ACP-06 no ha permitido seguir monitoreándolos, por lo cual no va a ser posible concluir cuál es el efecto de las mezclas utilizadas en el crecimiento de los árboles, ni en su impacto en el sotobosque y el suelo.

- Sin embargo, los resultados de los estudios realizados hasta la fecha han sido incorporados en el diseño de nuevas plantaciones de la ACP, en el diseño de proyectos de reforestación en los pajonales dentro de los Parques Nacionales Soberanía y Camino de Cruces, y están siendo aprovechados por entidades del gobierno como la Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM), ONG, y empresas privadas trabajando no solo en la Cuenca del Canal, si no también en otras regiones del país donde la deforestación ha dejado crecer vegetación que impide los procesos de regeneración natural.

En los años venideros, el Proyecto de Reforestación con Especies Nativas (PRORENA) espera continuar esta colaboración tan valiosa con la Autoridad del Canal de Panamá en el desarrollo de estrategias nuevas y viables para la restauración de bosques, la estabilización de suelos, y el manejo de cuencas, y de esta manera poder contribuir a la conservación y desarrollo de Panamá.

ANEXO 1: “FACILITATING NATURAL REGENERATION IN *SACCHARUM SPONTANEUM* (L.) GRASSLANDS WITHIN THE PANAMA CANAL WATERSHED: EFFECTS OF TREE SPECIES AND TREE STRUCTURE ON VEGETATION RECRUITMENT PATTERNS”



Facilitating natural regeneration in *Saccharum spontaneum* (L.) grasslands within the Panama Canal Watershed: effects of tree species and tree structure on vegetation recruitment patterns

Elizabeth R. Jones^a, Mark H. Wishnie^{a,b,*}, José Deago^b,
Adriana Sautu^b, Arturo Cerezo^c

^a*Yale School of Forestry and Environmental Studies, B2, 205 Prospect Street, New Haven, CT 06511, USA*

^b*The Native Species Reforestation Project (PRORENA), Center for Tropical Forest Science, Smithsonian Tropical Research Institute, Unit 0948, APO AA, Panama City 34002-0948, Panama*

^c*Panama Canal Authority, PCC-ESMW, P.O. Box 025594, Miami, FL 33102-5594, USA*

Received 16 June 2003; received in revised form 28 August 2003; accepted 2 December 2003

Abstract

To counteract the escalating rates of tropical deforestation, it is essential that we not only minimize forest loss, but that we create effective reforestation strategies. This study investigates understory recruitment patterns in mixed native species plantations along the Panama Canal that were established in grasslands dominated by the invasive exotic species *Saccharum spontaneum* (L.) Graminae. We test the hypothesis that regeneration rates vary significantly by overstory tree species and overstory tree structure, and explore the mechanisms generating such patterns. Of the seven tree species sampled, *Inga* spp. recruits significantly more tree seedlings than any other species. Additionally, crown foliage density appears to be the most significant structural factor determining rates of understory tree species regeneration. A survey of bird activity in the plantations and in unplanted areas indicates that birds generally visit large trees and that those tree species most frequently visited by birds also have the greatest density of understory tree seedlings. These results support the hypothesis that tree structure significantly affects regeneration patterns, and suggests that bird dispersal may be a fundamental driver in seedling recruitment. Furthermore, results indicate that the presence of any tree species in a reforestation plot increases the understory species richness and species cover relative to non-reforested areas, while significantly reducing the degree of *S. spontaneum* dominance. While active reforestation appears to facilitate forest regeneration in areas occupied in *S. spontaneum*, tree species and tree structure are important factors to consider when designing reforestation programs that are intended to facilitate natural regeneration.

© 2003 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: *Saccharum spontaneum*; *Inga punctata*; *M. calabura*; *A. excelsum*; *Cordia* spp.; *D. panamensis*; *H. crepitans*; *L. seemannii*; Understory development; Natural regeneration; Reforestation; Tropical plantations; Panama; Panama Canal Watershed

1. Introduction

Minimizing deforestation effects is a major challenge for tropical regions worldwide. The Republic of Panama has lost more than 30% of its forested area to

* Corresponding author. Tel.: +1-203-432-3660;
fax: +1-203-432-3809.
E-mail address: mark.wishnie@yale.edu (M.H. Wishnie).

land and agro-pastoral development in the past 50 years (Romero et al., 1999; Condit et al., 2001). Reforestation efforts are critical to improving species diversity, soil productivity and water quality, particularly in the Panama Canal Watershed, where deforestation and development have been associated with increasing rates of erosion and sediment delivery to streams (Montagnini and Sancho, 1990; Stallard et al., 1999). Successful forest regeneration depends upon multiple site and species attributes, including characteristics of planted trees and their proximity to seed sources (Guariguata et al., 1995; Zimmerman et al., 2000), yet little information exists regarding effective native species management (Keenan et al., 1997; Hooper et al., 2002). This study explores the factors that promote understory recruitment in a native species plantation within the Panama Canal Watershed in an effort to identify successful strategies that best promote the development of dense and diverse understory vegetation.

Our primary objective was to identify plantation tree species and structural characteristics associated with high understory vegetation density and diversity, particularly of woody species. Studies indicate that tree plantations facilitate seedling recruitment and that various overstory attributes, including shade, structural complexity, leguminous trees, understory vegetation, and tree species, play an important role in determining regeneration rates (Ashton et al., 1997; Asquith et al., 1997; Carnevale and Montagnini, 2002; Denslow, 1986; Guariguata et al., 1995; Haggard et al., 1997; Hooper et al., 2002; Kuusipalo et al., 1995; Lamb, 1998; Otsamo et al., 1997; Parrotta, 1992, 1993, 1995, 1999; Parrotta et al., 1997; Wheelwright et al., 1984; Wunderle, 1997). Because the significance of each of these components is unknown, it is important to determine those attributes of overstory tree species and structure that best promote understory recruitment.

Our second objective was to conduct an initial assessment of the relative attractiveness of particular plantation tree species and tree structural characteristics to birds. Not only is seed dispersal a critical component to tree establishment, but dispersal by birds has been found to account for 80–90% of tree species in tropical plantations (Carnevale and Montagnini, 2002; Guariguata et al., 1995; Howe, 1997; Keenan et al., 1997; McClanahan and Wolfe, 1993; McDonnell and Stiles, 1983; McDonnell, 1986; Par-

rotta, 1993; Parrotta et al., 1997; Wunderle, 1997; Zimmerman et al., 2000). It is therefore important to plant tree species that attract birds as a mechanism for facilitating natural regeneration.

Our third objective was to assess the performance of seven native tree species in terms of their ability to establish in *Saccharum spontaneum* grasslands and reduce *S. spontaneum* dominance. Efforts to restore forest cover within the PCW are greatly complicated by the presence of *S. spontaneum* (L.) Graminae, an exotic and invasive Asian wild sugarcane that has invaded deforested areas, particularly former construction sites along the Panama Canal. Previous research demonstrates that grasses significantly inhibit establishment and growth of tree seedlings in plantations by quickly dominating cleared and subsequently abandoned lands (Aide et al., 1995; Carnevale and Montagnini, 2002; Guariguata et al., 1995; Hooper et al., 2002; Otsamo, 2000; Zimmerman et al., 2000). Little research has been conducted on the ecology of *S. spontaneum* in Panama, though mature *S. spontaneum* may inhibit dispersal by animals and thus prevent large-seeded species from establishing in *S. spontaneum* grasslands (Hammond, 1995; Hooper et al., 2002; Cullman, unpublished data; Palacios, unpublished data).

2. Methods

2.1. Site description

Data was collected at Red Tank, a former US Military sanitary landfill, where dry trash, such as cardboard, yard waste, car parts, timber, and military surplus, was deposited between 1953 and 1995 (Phillips, 2001). The site is located in the moist tropical forest life zone (Holdridge, 1967), at approximately 9°1'N, 79°36'W and 100 m a.s.l. The average temperature is 27 °C with a 9 °C average diurnal variation. Average precipitation is 2600 mm per year, with 90% of this precipitation occurring between May and December (Dietrich et al., 1996). At the close of operations in 1995, the landfill was capped with clayey soils excavated from nearby hillsides and spread to a depth of 36 in. (Phillips, 2001). The resulting soils are highly compacted and are nearly flat along the tops of fill areas, and have slopes ranging from 16° to 22°

along the sides of fill areas. Soil parent materials of the area include both sedimentary and igneous rocks, primarily limestone, claystone, sandstone, shale, basalt, andesite and granodiorite (USDA, 1974). These materials weather to form red clay, which contains little sand but pulverizes easily. Long-term leaching has removed much silica and lime, leaving iron and aluminum (USDA, 1974). Soil surveys indicate that the site contains high macronutrient levels, including K, P, Ca and Mg, high acidity and low soil organic matter (Phillips, 2001). Aerial photos indicate that by 1997 *S. spontaneum* dominated the site.

2.2. Plantation establishment

In May 1998, the Canal Authority established 13 ha of mixed plantations dispersed in eight blocks throughout the landfill. Fourteen tree species were used: *Anacardium excelsum* (Bertero and Balb.) ex Kunth, *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb., *Cordia* spp., *Miconia argenta* DC., *Hura crepitans* L., *Spondias mombin* L., *Inga* spp., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Luehea seemannii* Triana and Planch, *Vatairea* spp., *Dipteryx panamensis* (Pittier), *Apeiba tibourbou* Aubl., and *Muntingia calabura* L. Species were selected based on their expected attractiveness to seed dispersers and for their rapid growth rates.

Prior to planting, *S. spontaneum* was manually cleared and seedlings were planted at a 3 m spacing with 1–2 kg of organic fertilizer. Species alternate in parallel rows with a regular pattern following the order of species as listed above. Plantation maintenance has

involved the periodic cutting of *S. spontaneum* and other grasses 12 times in the first 18 months and once every 3–6 months thereafter.

2.3. Tree species selection

Seven of the fourteen utilized species were selected based upon initial observation of the plantations to reflect a range of structural characteristics and growth habits (Table 1). Three of the selected species had produced fruit by the time of the census. *H. crepitans*, which produces ‘explosive’ capsules that mechanically disperse seed, began producing fruit in the second year after planting. *M. calabura*, which produces abundant, sweet red berries consumed by many birds and some mammals, began producing fruit in its first year. The *Inga* spp. (primarily *Inga punctata*) began producing long pods (7–18 cm) in its first year, each containing multiple seeds covered in a soft, pulpy aril that are consumed by some mammals. *M. calabura* and *Inga* spp. were selected in part to examine whether fruit production is related to understory development. As Table 1 indicates, most tree characteristics are strongly correlated. *M. calabura* and *Inga* spp., the two species that have produced fruit known to be consumed by animals, have also grown the fastest.

2.4. Vegetation sampling

Five of the eight plantation blocks were selected for the study based upon size (minimum dimensions of 150 m × 40 m was required to avoid excessive edge effects), sufficient numbers of each tree species and

Table 1
Characteristics of tree species selected for study

Species	Height (m)	Crown diameter (m)	Crown density	Dispersal syndrome
<i>A. excelsum</i>	3.0 bc	1.8 c	Open	Mammals, water
<i>Cordia</i> spp.	1.8 e	1.3 cd	Open	Wind
<i>D. panamensis</i>	2.6 cd	1.0 d	Open	Mammals
<i>H. crepitans</i>	2.1 de	1.6 cd	Moderate	Mechanical
<i>Inga</i> spp.	3.6 a	4.4 a	Dense	Mammals
<i>L. seemannii</i>	2.8 bc	1.5 cd	Open	Wind
<i>M. calabura</i>	3.3 ab	3.8 b	Moderate	Birds, mammals

Mean height and crown diameter are presented in meters. Means with the same letter are not significantly different at a 95% confidence interval. Crown density was ocularly estimated and classified as open (<1/3 of the crown volume occupied by branches and foliage), moderate (between 1/3 and 2/3 of the crown volume occupied by branches and foliage) or dense (>2/3 of the crown volume occupied by branches and foliage). Seed dispersal syndromes are provided for those species that had produced fruit by the time of data collection.

accessibility. A 15 m buffer was excluded from around the edge of each of the five blocks, and the remaining interior spaces were divided into 30 sample areas of equal size. Plantation blocks varied in size; therefore the number of sample areas per plantation block ranged from 4 to 6 to maintain equal sampling intensity across all plantation blocks. A single transect was randomly located within each sample area and established perpendicular to the orientation of alternating pure species rows. A single individual of each of the seven tree species was sampled along each transect, for a total of 30 individuals of each species and 210 trees total.

Total height, height to live crown (to the first branch with live foliage) and crown diameter in two directions were measured for each sampled individual. Crown density was ocularly estimated by assigning each individual to one of four crown density classes according to the area of a cylinder encompassing each crown estimated to be occupied by foliage and branches (1 refers to leaf cover from 0 to 25%, 2 from 25 to 50%, 3 from 50 to 75% and 4 from 75 to 100%). A crown density index was calculated by multiplying this density scalar by the volume of the cylinder encompassing the crown $[(\text{total height} - \text{height to crown}) \times (\text{average crown width})]$.

The understory at each tree was sampled using eight $0.5 \text{ m} \times 0.2 \text{ m}$ (0.1 m^2) frames made of PVC tubing. Frames were located 0.75 and 1.5 m from the center of the tree trunk in each of the four cardinal directions. Within each frame, the percentage of the surface area occupied by each species was estimated, and all species were identified in the field or collected for later identification at the herbariums of the Smithsonian Tropical Research Institute and the University of Panama, both located in Panama City, Panama. Because *S. spontaneum* and other grasses were regularly cut, the percentage of area occupied by the corms of each species was used as the measure of percent cover. The percent cover of litter, soil, rocks and woody debris was also estimated such that the final total percent cover, all components included, was 100%. Total number of species and total percent cover of species were then tallied and recorded for each frame.

Five areas in which the *S. spontaneum* had not been cleared and plantations had not been established were selected for comparison. Areas were selected using the same criteria used in selecting plantation blocks, and a

15 m buffer was excluded from around the edge of each area. In each *S. spontaneum* dominate area, a transect 30 m long and 1 m wide was randomly located and sample points were established every 6 m to match the spacing between the sampled trees. Eight 0.1 m^2 plots were placed in an arrangement equivalent to that in the plantation at each sample point, and vegetation, woody debris, soil, rocks and litter were sampled in the same fashion.

2.5. Initial assessment of bird activity

A comprehensive study of seed dispersal within the plantations was beyond the scope of the present study; therefore an initial assessment of bird activity was conducted to yield insight into the behavior of this important group of seed dispersers within the plantation and in areas still dominated by *S. spontaneum*. Bird activity was observed in each of the five plantation blocks and five *S. spontaneum*-dominated areas from 6:30 to 7:30 a.m. between June and August 2001. Four observation positions were selected within or directly adjacent to each area to allow for maximum visibility of the trees in the plot. Bird activity was observed for 15 min from each position, with the order in which each point was visited rotating each day for 4 days. On the fifth morning in each area, a transect was walked throughout the entire area for 60 continuous minutes. Total observation time in each area equaled 300 min over five mornings.

Birds were observed by recording their visitation to trees, *S. spontaneum* or other grasses within the area under observation. When a bird perched on any tree, the species of the tree was recorded, and the height, crown width and crown density of each visited tree was ocularly estimated on a scale of 1–4. The estimates for each category correspond to the following:

- height—1: 0–1 m, 2: 1–2 m, 3: 2–3 m, 4: >3 m;
- crown width—1: 0–0.5 m, 2: 0.5–1 m, 3: 1–1.5 m, 4: >1.5 m;
- crown density—1: 0–25% leaf cover, 2: 25–50% leaf cover, 3: 50–75% leaf cover, 4: 75–100% leaf cover. Dead trees were assigned a value of 0.

A new record was made each time a bird visited a tree. Because the *S. spontaneum* in a given area tended to be of the same height, a single estimate was made of the height of the *S. spontaneum* in that area.

The height, crown width and crown density were ocularly estimated for 100 of each of the 14 tree species planted in Red Tank (20 individuals in each of the five areas) using the same indices as used during bird observations, to allow for comparison of the composition of the plantation characteristics as a whole with characteristics of the trees selected by birds.

2.6. Data analysis

Mean values were calculated by species for each measured tree characteristic (height, height to live crown, crown width, crown density) and examined for significant differences using Duncan Pairwise comparisons ($\alpha = 0.05$; SAS Institute, 2001). Understorey vegetation data was classified into groups according to habit (grasses, legumes, herbaceous plants and woody plants) and woody species were further classified by dispersal syndrome (wind, bird or mammal). For each overstorey tree, the following was calculated: percent cover for each vegetation type, total species cover, total species number and litter cover. Duncan pairwise comparisons were used to test for differences in understorey composition according to overstorey species and stepwise multiple regression was used to assess differences in understorey composition according to overstorey tree characteristics.

Seedling recruitment data was analyzed by assessing the relationship between (1) overstorey species, (2) tree height, (3) tree crown width, (4) tree crown density, (5) litter cover and (6) grass cover (independent variables) on (a) understorey tree cover (trees being any woody species), (b) legume cover, (c) herb cover, (d) grass cover, (e) species richness and (f) total species cover (dependent variables). A one-way ANOVA (SAS Institute, 2001) was used to examine species effects. Linear regressions were conducted to examine litter and grass cover effects, and a multiple regression analysis was used to examine the relative effects of tree height, tree crown width and tree crown density on vegetation recruitment patterns.

Bird activity data from the five areas were synthesized and the number of bird visits calculated for each tree species, height, crown width and crown density category. These visitation rates were compared to tree presence to assess the relative significance of bird's tree preferences. These results were then compared to

recruitment patterns to provide insight on ecological dynamics within the reforested plots.

3. Results

3.1. Tree characteristics

Inga spp. was the tallest tree, with an average height of 3.6 m, and was significantly greater than all other species except *M. calabura* (3.3 m, $P < 0.0001$) (Table 1). *Cordia* spp. and *H. crepitans* were the two smallest species (mean heights of 2.2 and 1.7 m, respectively). *Inga* spp. had significantly broader crown than all other species, with an average crown width of 4.4 m ($P < 0.0001$) (Table 1). *M. calabura* was the second widest tree, with an average width of 3.8 m. The crown widths of all other tree species were not significantly different from one another. *Inga* spp. had the greatest crown density index of 57.5, which was twice as great as that of *M. calabura*, the species with the next highest crown density index of 28.1 ($P < 0.0001$) (Table 1). No other tree species was significantly different from any other with regard to crown density index.

3.2. Understorey regeneration

Understorey tree cover was significantly greater under *Inga* spp. than under any other tree species, with an average cover of 6.3% of the total area sampled ($P < 0.0001$) (Fig. 1). No other tree species were significantly different from each other with regard to understorey tree cover. *Inga* spp. also had significantly less total understorey vegetation cover than any other tree species, with an average cover of 28.4% ($P < 0.0001$) (Fig. 1); other tree species did not differ significantly from one another.

The multivariate regression analysis shows that understorey tree cover increases significantly with tree height, crown density and crown width ($R^2 = 0.274$, $P < 0.0001$) (Table 2). It also shows that crown density best predicts tree recruitment, followed by tree height and crown width, respectively (Table 2). Among woody species, bird-dispersed species were most abundant under all trees, followed by wind-dispersed trees and finally mammal-dispersed trees, respectively (Fig. 2). The three most common understorey woody

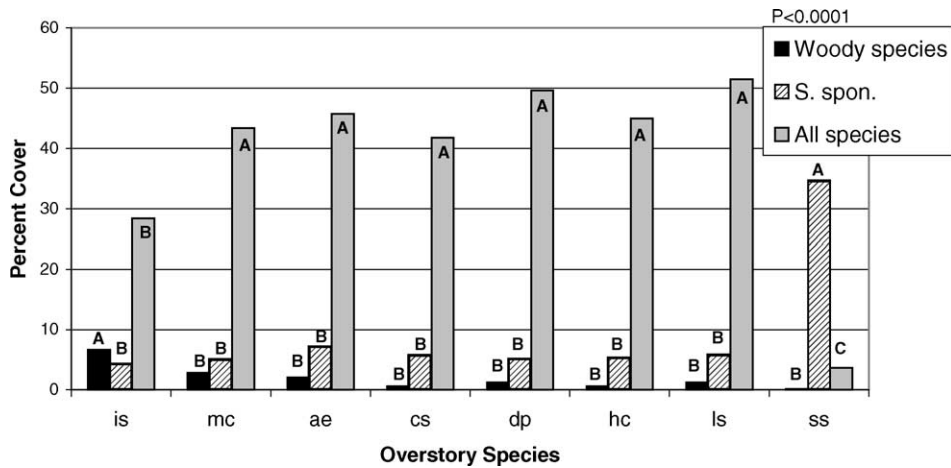


Fig. 1. Mean percent cover of understory woody species, *S. spontaneum*, and total understory species (excluding *S. spontaneum*) grouped by overstorey species. Means with the same letter are not significantly different at a 95% confidence interval ($P < 0.001$). Species codes: *A. excelsum* (ae); *Cordia* spp. (cs); *D. panamensis* (dp); *H. crepitans* (hc); *Inga* spp. (is); *L. seemannii* (ls); *M. calabura* (mc); *S. spontaneum* (ss).

Table 2
Regression analysis in SAS, GLM procedure

Dependant variable:	Source	F	Pr > F
understorey tree cover	(type III SS)		
$R^2 = 0.2740$	Crown width	0.22	0.6359
$F = 29.69$	Height	3.46	0.0640
$P < 0.0001$	Crown density	20.86	<0.0001

species were *Schefflera morototoni*, *Bursera simaruba* and *Cedrela odorata* (Table 3); these trees are early-successional species and are typically abundant in secondary forests.

Grasses (Graminae) were the dominant understory vegetation type, comprising 28% of all species occurrences. The three dominant legume species (*Desmodium axillare*, *Alysicarpus vaginalis* and *Mimosa*

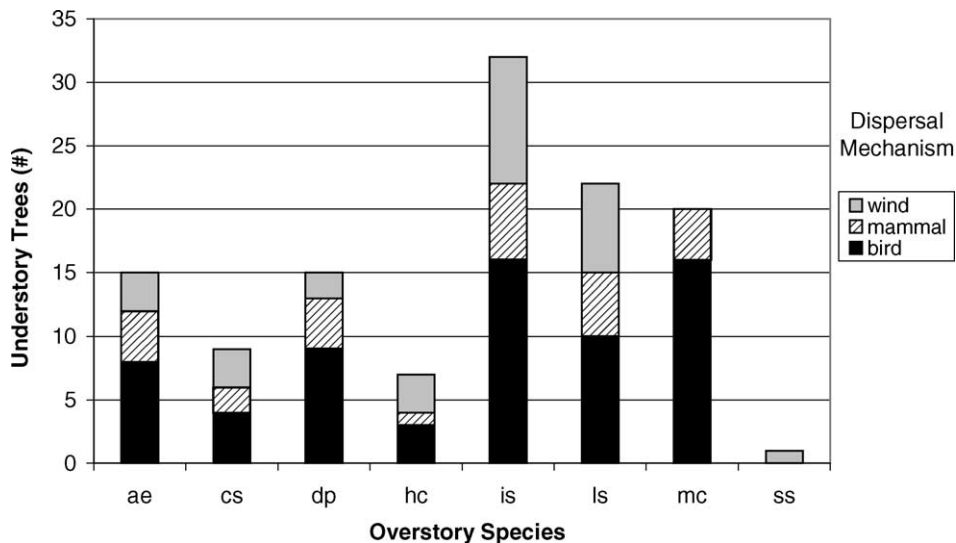


Fig. 2. Total number of woody individuals encountered below each planted tree species, grouped by dispersal mechanism. Species codes: *A. excelsum* (ae); *Cordia* spp. (cs); *D. panamensis* (dp); *H. crepitans* (hc); *Inga* spp. (is); *L. seemannii* (ls); *M. calabura* (mc); *S. spontaneum* (ss).

Table 3
Frequency of species (or family) occurrence in the maximum of 1920 sample frames

Species or family	Vegetation type	Frequency of occurrence
Graminae	Grass	1348
<i>S. spontaneum</i>	Grass	727
<i>D. axilare</i>	Legume	663
<i>A. vaginalis</i>	Legume	514
<i>M. pudica</i>	Legume	427
Verbanaceae	Herb	409
Acanthaceae	Herb	373
<i>Spiracantha cornifolia</i>	Herb	304
<i>Conyza apurensis</i>	Herb	264
<i>Aeschynomene americana</i>	Legume	194
<i>Chamaesyce hitra</i>	Herb	185
<i>Desmodium</i> spp.	Legume	97
<i>Phyllanthus niruri</i>	Legume	87
<i>Stylosanthes guyanensis</i>	Legume	61
Cyperaceae	Grass	58
<i>Sporobolus indicus</i>	Grass	49
<i>Melochia nodiflora</i>	Herb	43
<i>Phyllanthus</i> spp.	Legume	39
<i>Spermacoce prostrata</i>	Herb	31
<i>S. morototoni</i>	Tree	30
<i>Miconia</i> spp.	Herb	26
<i>Paullinia costaricensis</i>	Herb	26
<i>Hyptis recurvata</i>	Herb	23
<i>Phyllanthus urinaria</i>	Legume	19
<i>B. simaruba</i>	Tree	16
<i>C. odorata</i>	Tree	14
<i>Ipomea</i> spp.	Herb	12
<i>Ligodium venustum</i>	Herb	10
Melastomataceae	Herb	10
<i>Pitirograma</i> spp.	Herb	9
<i>Combetum</i> spp.	Tree	8
<i>Heliconia</i> spp.	Herb	8
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Tree	7
<i>Lycopodium cernuum</i>	Herb	7
<i>M. argenta</i>	Tree	7
<i>G. ulmifolia</i>	Tree	6
<i>Cissus erosa</i>	Herb	5
<i>Doliocarpus</i> spp.	Tree	5
<i>S. mombin</i>	Tree	5
<i>Amaioua corymbosa</i>	Tree	4
<i>Aypana amigdalina</i>	Herb	4
<i>Helicteres guazumaefolia</i>	Herb	4
<i>Paullinia</i> spp.	Herb	4
<i>Terminalia amazonia</i>	Tree	4
<i>Cordia bicolor</i>	Tree	3
<i>Cuaretela</i> spp.	Tree	3
<i>A. tibourbou</i>	Tree	2
<i>Compuista</i> spp.	Herb	2
<i>Hura crepitans</i>	Tree	2
<i>M. calabura</i>	Tree	2
<i>Sida</i> spp.	Herb	2

Table 3 (Continued)

Species or family	Vegetation type	Frequency of occurrence
<i>Terracera volubilis</i>	Herb	2
<i>Trema micrantha</i>	Tree	2
<i>Allophyllus occidentalis</i>	Tree	1
<i>Antirhea trichantha</i>	Tree	1
<i>Arrabidaea candicans</i>	Tree	1
<i>Corchorus orinocensis</i>	Herb	1
<i>Cupanio</i> spp.	Tree	1
<i>Davilla</i> spp.	Herb	1
<i>E. cyclocarpum</i>	Tree	1
<i>Helicarpus americanus</i>	Tree	1
<i>Inga</i> spp.	Tree	1
<i>L. seemannii</i>	Tree	1
<i>Miconia minutifolia</i>	Tree	1
Unknown species (94)	–	1333

pudica) had a total 21% frequency of occurrence. Herbaceous families Verbanaceae and Acanthaceae consisted of 10% of total understory species (Table 3). Understory species richness, percent grass cover and legume cover did not vary significantly with overstory tree species. Understory species richness, percent species cover, grass cover, herb cover and legume cover did not vary significantly with overstory tree characteristics (Table 4). Litter cover and grass cover were insignificant predictors for all dependent variables.

3.2.1. *S. spontaneum*

Species richness was significantly less in *S. spontaneum* than under all tree species ($P < 0.0001$)

Table 4
Significance of variables in model (Type III SS) SAS, GLM procedure

Dependent variables	Independent variables		
	Tree height	Tree crown width	Tree crown density
Tree cover	$P < 0.0640$	$P < 0.6359$	$P < 0.0001$
Herb cover	$P < 0.7773$	$P < 0.1138$	$P < 0.0929$
Legume cover	$P < 0.3860$	$P < 0.2373$	$P < 0.4876$
Grass cover	$P < 0.6901$	$P < 0.1269$	$P < 0.9820$
Total species cover	$P < 0.8925$	$P < 0.1954$	$P < 0.8326$
Species richness	$P < 0.1507$	$P < 0.0013$	$P < 0.0001$
Correlation			
Tree height	1.000	0.7951	0.6782
Tree crown width	0.7951	1.000	0.8275
Tree crown density	0.6782	0.8275	1.000

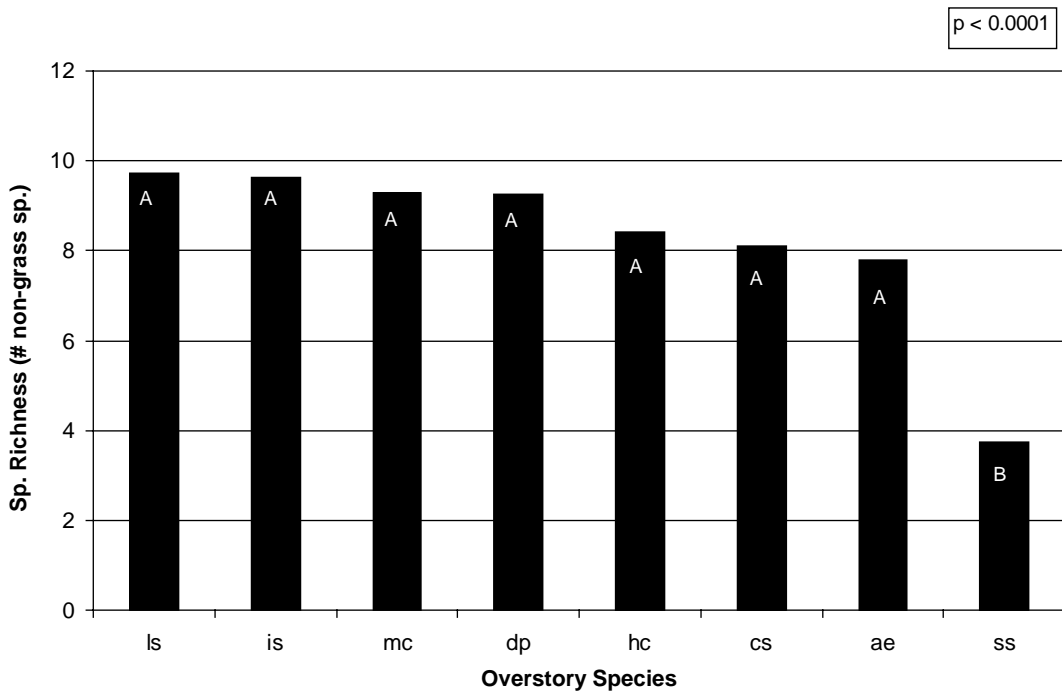


Fig. 3. Mean understory species richness (total number of non-grass species) grouped by overstory species. Means with the same letter are not significantly different at a 95% confidence interval ($P < 0.001$). Species codes: *A. excelsum* (ae); *Cordia* spp. (cs); *D. panamensis* (dp); *H. crepitans* (hc); *Inga* spp. (is); *L. seemanii* (ls); *M. calabura* (mc); *S. spontaneum* (ss).

(Fig. 3). Average species richness in *S. spontaneum* is 3.73 species, whereas species richness under trees ranged from 7.80 to 9.733 species. Vegetation cover for all species excluding *S. spontaneum* was also significantly less in *S. spontaneum* than under all planted tree species ($P < 0.0001$). The average percent cover of all other vegetation in *S. spontaneum* was 5.13%, whereas species cover of all other vegetation in the plantation ranged from 11.5 to 13.1% (Fig. 1). The percent cover of *S. spontaneum* regrowth was significantly less under all tree species than in areas where no trees were planted. The average *S. spontaneum* cover in the reforestation plots was 5.4%, ranging from 4.2 to 7.1%, whereas *S. spontaneum* cover in the areas with no trees was 34.5% (Fig. 1). No other variables were significantly different in *S. spontaneum* when compared to all other tree species.

3.3. Bird activity

Birds visited *Inga* spp. and *M. calabura* three times more often than all other tree species, with 331 and 309

visits, respectively (Fig. 4). Overall, trees in the tallest height class were visited more than two times as often than the other tree classes combined (Fig. 5). Bird visitation was also greatest at the largest crown width and crown density classifications (Fig. 5). Height and crown widths were relatively evenly distributed among all categories (Fig. 6). Trees with crown density classification 1 were the best represented (Fig. 6).

A linear regression of the number of bird visits against the abundance of bird-dispersed woody regeneration by overstory tree species showed a significant correlation ($R^2 = 0.81$, $P < 0.006$) (Fig. 7). Birds commonly found in *Inga* spp. and *M. calabura* include the crimson-backed tanager (*Ramphocelus d. dimidiatus*), the social flycatcher (*Myiozetetes similis columbianus*), the white-tipped dove (*Leptotila v. verreauxi*) and the clay colored thrush (*Turdus grayi casius*). Birds commonly found in *S. spontaneum* and other grasses include the variable seedeater (*Sporophila americana hicksii*), the ruddy-breasted seedeater (*Sporophila minuta centralis*) and the white-tipped dove (*Leptotila v. verreauxi*).

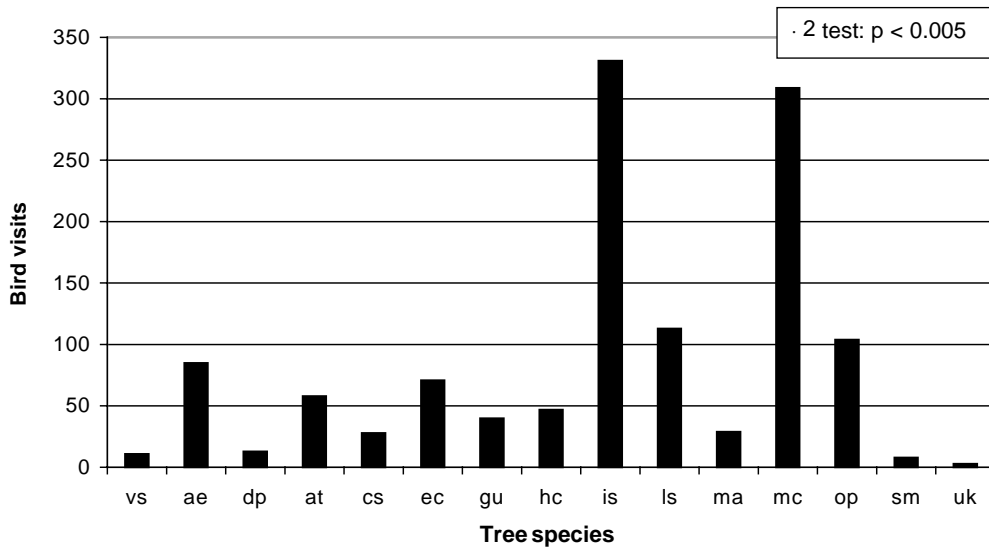


Fig. 4. Total bird visits to each overstory tree species (χ^2 -test: $P < 0.005$). Species codes: *A. excelsum* (ae); *Cordia* spp. (cs); *D. panamensis* (dp); *H. crepitans* (hc); *Inga* spp. (is); *L. seemannii* (ls); *M. calabura* (mc); *O. pyramidale* (op); *M. argenta* (ma); *S. mombin* (sm); *G. ulmifolia* (gu); *E. cyclocarpum* (ec); *Vatairea* spp. (vs); *A. tibourbou* (at); unknown (uk).

4. Discussion

In tropical regions, up to 90% of vascular plants rely on animals to disperse their seeds (Estrada and Fleming, 1986). Though equivalent research has not

previously been conducted in *S. spontaneum* grasslands, studies in other tropical pasturelands indicate that sites containing perches, structural complexity, edible fruits, understory vegetation, or that are close to primary forest attract more seed dispersers and

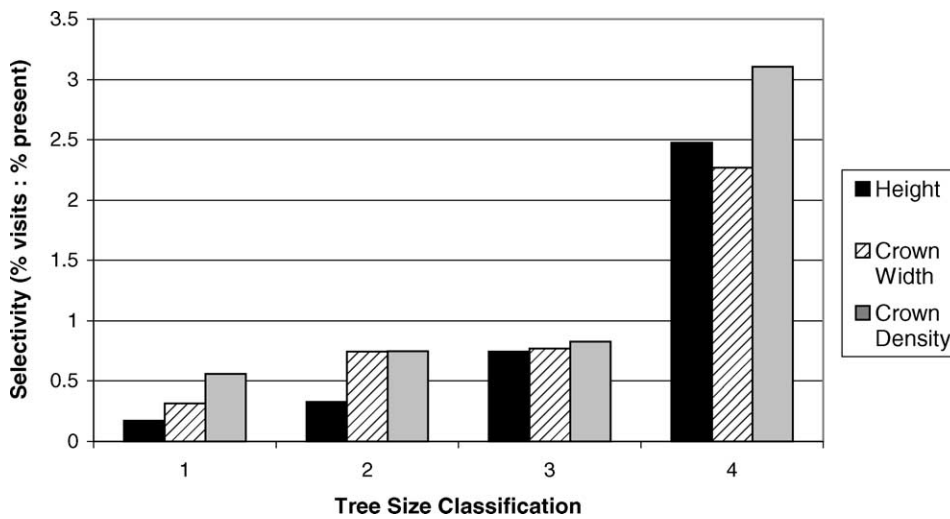


Fig. 5. Total bird visits to tree size classes (see text for class definitions). Selectivity for X size class = (% visits to X)/(% presence of X) (χ^2 -test: $P < 0.005$). Tree size classifications—height: 1, 0–1 m; 2, 1–2 m; 3, 2–3 m; 4, >3 m; crown width: 1, 0–0.5 m; 2, 0.5–1 m; 3, 1–1.5 m; 4, >1.5 m; crown density: 1, 0–25% leaf cover; 2, 25–50% leaf cover; 3, 50–75% leaf cover; 4, 75–100% leaf cover. Dead trees were assigned a value of 0.

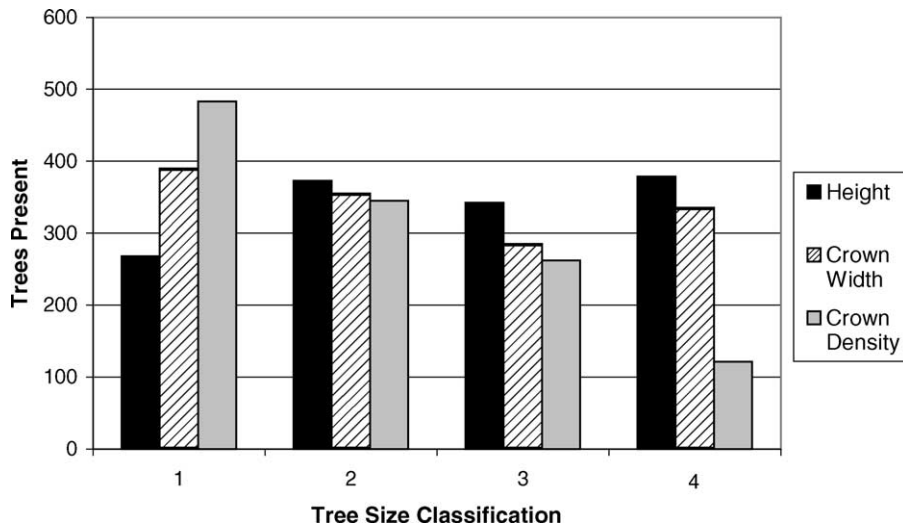


Fig. 6. Trees present in replanted areas, grouped by tree size classifications for height, crown width and crown density. Tree size classifications—height: 1, 0–1 m; 2, 1–2 m; 3, 2–3 m; 4, >3 m; crown width: 1, 0–0.5 m; 2, 0.5–1 m; 3, 1–1.5 m; 4, >1.5 m; crown density: 1, 0–25% leaf cover; 2, 25–50% leaf cover; 3, 50–75% leaf cover; 4, 75–100% leaf cover. Dead trees were assigned a value of 0.

experience more rapid regeneration (Ashton et al., 1997; Carnevale and Montagnini, 2002; Cruz, 1988; Foster and Janson, 1985; Guariguata et al., 1995; Garwood, 1983; Keenan et al., 1997; Kuusipalo et al., 1995; Nepstad et al., 1991; Otsamo, 2000; Parrotta, 1993, 1995; Parrotta et al., 1997; Tucker and Murphy, 1997; Wunderle, 1997; Zimmerman et al., 2000). Results of the present research support

the hypothesis that understory regeneration patterns vary by overstory tree structure and potentially by overstory tree species. Of all understory vegetation functional groups, only the density of woody species varied significantly by overstory tree species, with the greatest density occurring beneath *Inga* spp. Additionally, overstory tree height, crown width and crown density vary significantly with woody

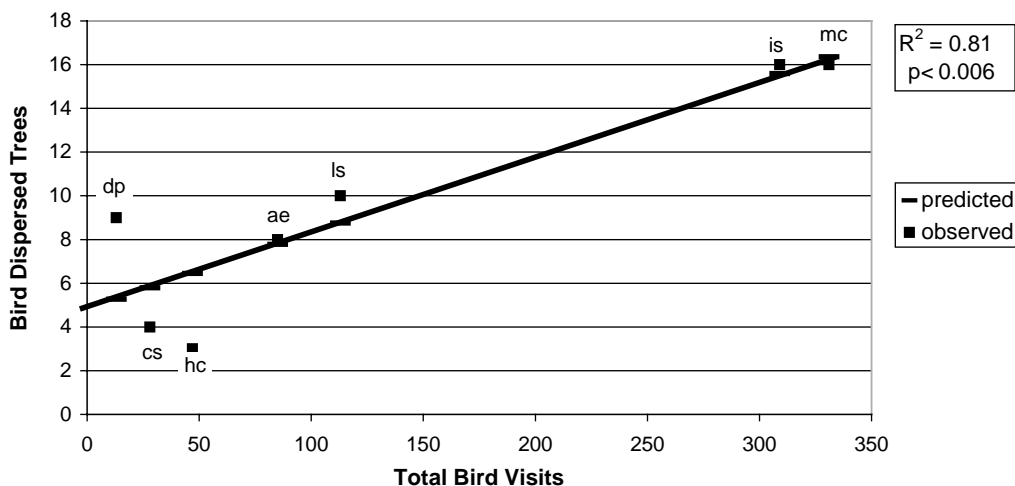


Fig. 7. Linear regression of understory bird-dispersed trees vs. total bird visits ($R^2 = 0.81, P < 0.006$). Species codes: *A. excelsum* (ae); *Cordia* spp. (cs); *D. panamensis* (dp); *H. crepitans* (hc); *Inga* spp. (is); *L. seemannii* (ls); *M. calabura* (mc).

species recruitment rates, with crown density being the best predictor. However, because *Inga* spp. are significantly different from all other tree species in its high crown density, it is not possible to determine if the high understory tree recruitment can be attributed to characteristics specific to the species or to its structure alone. High rates of woody recruitment observed below *Inga* spp. may be due to the lack of light penetration through its thick canopy, which may shade out pioneer grass species while facilitating growth of shade-tolerant tree species by reducing competition (Aide et al., 1995; Carnevale and Montagnini, 2002; Guariguata et al., 1995; Hooper et al., 2002; Zimmerman et al., 2000), high soil moisture (Ashton et al., 1997), or through some other mechanism (Holl, 1998; Guariguata and Pinard, 1998). *Inga* spp. also fixes nitrogen and may improve soil fertility (Ashton et al., 1997).

The high correlation between bird visitation rates and the density of bird-dispersed understory tree seedlings indicates that bird visits are a strong predictor of bird-dispersed recruitment rates. Furthermore, birds visited trees of greatest height, crown width and crown density, which supports the hypothesis that tree structure strongly influences bird visitation rates and therefore regeneration patterns. Birds visited *Inga* spp. more than all other tree species, which may increase relative seed dispersal rates and further contribute to its high woody species regeneration.

However, tree structure and/or tree species is an important determinant of understory tree recruitment, independent of bird visitation, as indicated by the significantly greater number of trees recruited by *Inga* spp. than by *M. calabura*, despite their similar bird visitation rates. The number of bird-dispersed trees under *Inga* spp. and *M. calabura* were identical, but the additional trees under *Inga* spp. were wind-dispersed species. This suggests that either *Inga* spp. or its high crown density facilitates recruitment of wind-dispersed trees. Additional studies that compare regeneration rates under tree species with structure similar to *Inga* spp. would clarify whether high tree recruitment rates under *Inga* spp. can be attributed to its structure or to species-specific characteristics. Furthermore, species-specific information regarding bird visitation rates would indicate whether the bird species visiting *Inga* spp. and *M. calabura* varied in their life histories, thereby providing insight into the

relative effects of other factors affecting germination and regeneration success.

In addition to species and/or structure-dependent recruitment patterns, data indicate that the presence of any tree species in a reforestation plot increases the understory species richness and species cover relative to non-reforested areas, while significantly reducing the rate of *S. spontaneum* invasion. These results therefore emphasize the importance of reforestation in facilitating rainforest regeneration in areas occupied in *S. spontaneum* and suggest that tree species and structure are important factors to consider when choosing trees for reforestation projects.

5. Conclusions

Mixed native species reforestation appears to be an effective means of replacing *S. spontaneum* and facilitating the development of diverse understory vegetation. Understory species richness and density were significantly higher in the plantations than in the unplanted areas, while *S. spontaneum* density was significantly lower in the plantations. However, these results also suggest that patterns of understory vegetation recruitment vary significantly by overstory tree species and tree structure. *Inga* spp. and trees with dense crowns are most likely to facilitate rapid woody species recruitment and *S. spontaneum* exclusion. Bird visits also vary by overstory tree species and tree structure and may play an important role in facilitating woody species recruitment.

Better knowledge regarding the relative impacts of tree structural and species characteristics on regeneration patterns is crucial to guide forest managers when designing reforestation projects. Management recommendations for native species plantations within the PCW include (a) plant *Inga* spp., (b) plant tree species with high crown density and (c) plant tree species that attract birds. Further research is recommended to determine (a) whether species structurally similar to *Inga* spp. facilitate comparable tree recruitment patterns, (b) if legume trees facilitate greater woody species recruitment than non-legume trees and (c) the effect of bird species on germination and regeneration patterns. These results support other findings that plantations facilitate regeneration in various conditions and regions and further suggest that forest

managers can influence understory development trajectories by selecting plantation trees of particular species or with particular structural characteristics (Carnevale and Montagnini, 2002; Fimbel and Fimbel, 1996; Healey and Gara, 2003; Holl et al., 2000; Howlett and Davidson, 2003; Lamb, 1998; Loumeto and Huttel, 1997; McClanahan and Wolfe, 1993; Michelsen et al., 1996; Otsamo, 2000; Parrotta, 1992; Powers et al., 1997; Reay and Norton, 1999; Zimmerman et al., 2000).

Acknowledgements

The authors would like to thank the Division of Environment, Sanitation and Security of the ACP, particularly Roy Phillips, for providing site information, access and support. Rick Condit, Oswald Schmitz, George Angehr and David Skelly provided valuable input in study design and analysis. We would also like to thank Georgina Cullman for her assistance in the field and Mark Ashton for providing critical reviews of earlier drafts. This paper is a scientific contribution of the Native Species Reforestation Project (PRORENA) and was generously supported by grants from the Yale Tropical Resources Institute and the Panama Canal Authority.

References

- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Herrera, L., Rosario, M., Serrano, M., 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *For. Ecol. Manage.* 77 (1–3), 77–86.
- Ashton, P.M.S., Samarasinghe, S.J., Gunatilleke, I.A.U.N., Gunatilleke, C.V.S., 1997. Role of legumes in release of successional arrested grasslands in the Central Hills of Sri Lanka. *Restor. Ecol.* 5 (1), 36–43.
- Ashton, P.M.S., Gamage, S., Gunatilleke, I.A.U.N., Gunatilleke, C.V.S., 1997. Restoration of a Sri Lankan rainforest: using Caribbean pine *Pinus caribaea* as a nurse for establishing late-successional tree species. *J. Appl. Ecol.* 34 (4), 915–925.
- Asquith, N.M., Wright, S.J., Clauss, M.J., 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 3, 941–946.
- Camevale, N.J., Montagnini, F., 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *For. Ecol. Manage.* 163 (1–3), 217–227.
- Condit, R.W., Robinson, D., Ibañez, R., Aguilar, A., Sanjurjo, A., Martínez, R., Stallard, R.F., García, T., Angehr, G.R., Petit, L., Wright, S.J., Robinson, T.R., Heckadon, S., 2001. The status of the Panama Canal Watershed and its biodiversity at the beginning of the 21st century. *BioScience* 51, 389–398.
- Cruz, A., 1988. Avian resource use in a Caribbean pine plantation. *J. Wildl. Manage.* 52 (2), 274–279.
- Denslow, J.S., 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. In: Estrada, A., Fleming, T.H. (Eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 37–44.
- Dietrich, W.E., Windsor, D.M., Dunne, T., 1996. Geology, climate, and hydrology of Barro Colorado Island. In: Leigh, E.G., Rand, A.S., Windsor, D.M. (Eds.), *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 21–46.
- Estrada, A., Fleming, T.H., 1986. *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Fimbel, R.A., Fimbel, C.C., 1996. The role of exotic conifer plantations in rehabilitating degraded tropical forest lands: a case study from the Kibale Forest in Uganda. *For. Ecol. Manage.* 81, 215–226.
- Foster, S.A., Janson, C.H., 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66 (3), 773–780.
- Garwood, N.C., 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecol. Monogr.* 53 (2), 169–181.
- Guariguata, M.R., Pinard, M.A., 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *For. Ecol. Manage.* 112, 87–99.
- Guariguata, M.R., Rheingans, R., Montagnini, F., 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restor. Ecol.* 3 (4), 252–260.
- Haggard, J., Wightman, K., Fisher, R., 1997. The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 99, 55–64.
- Hammond, D.S., 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 11, 295–313.
- Healey, S.P., Gara, R.I., 2003. The effect of a teak (*Tectona grandis*) plantation on the establishment of native species in an abandoned pasture in Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 176 (1–3), 497–507.
- Holdridge, L.R., 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Holl, K.D., 1998. Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *For. Ecol. Manage.* 109, 187–195.
- Holl, K.D., Loik, M.E., Lin, E.H.V., Samuels, I.A., 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restor. Ecol.* 8 (4), 339–349.
- Hooper, E., Condit, R., Legendre, P., 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecol. Appl.* 12 (6), 1626–1641.
- Howe, H.F., 1997. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest. *Ecology* 58, 539–550.
- Howlett, B.E., Davidson, D.W., 2003. Effects of seed availability, site conditions, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. *For. Ecol. Manage.* 184 (1–3), 369–383.

- Keenan, R., Lamb, D., Woldring, O., Irvine, T., Jensen, R., 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in northern Australia. *For. Ecol. Manage.* 99, 117–131.
- Kuusipalo, J., Adjers, G., Jafarsidik, Y., Otsamo, A., Tuomela, K., Vuokko, R., 1995. Restoration of natural vegetation in degraded *Imperata cylindrica* grassland—understory development in forest plantations. *J. Veg. Sci.* 6 (2), 205–210.
- Lamb, D., 1998. Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: the potential role of timber plantations. *Restor. Ecol.* 6 (3), 271–279.
- Loumeto, J.J., Huttel, C., 1997. Understory vegetation in fast-growing tree plantations on savanna soils in Congo. *For. Ecol. Manage.* 99 (1/2), 65–87.
- McClanahan, T.R., Wolfe, R.W., 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape—the role of birds and perches. *Conserv. Biol.* 7 (2), 279–288.
- McDonnell, M.J., Stiles, E.W., 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56, 109–116.
- McDonnell, M.J., 1986. Old field vegetation height and dispersal pattern of bird-disseminated woody plants. *Bull. Torrey Bot. Club* 113 (1), 6–11.
- Michelsen, A., Lisanework, N., Friis, I., Holst, N., 1996. Comparisons of understory vegetation and soil fertility in plantations and adjacent natural forests in the Ethiopian highlands. *J. Appl. Ecol.* 33 (3), 627–642.
- Montagnini, F., Sancho, F., 1990. Impacts of native trees on tropical soils—a study in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Ambio* 19 (8), 386–390.
- Nepstad, D.C., Uhl, C., Serrão, E.A.S., 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20 (6), 248–255.
- Otsamo, A., Adjers, G., Hadi, T.S., Kuusipalo, J., Vuokko, R., 1997. Evaluation of reforestation potential of 83 tree species planted on *Imperata cylindrical* dominated grassland—a case study from south Kalimantan, Indonesia. *New For.* 14 (2), 127–143.
- Otsamo, R., 2000. Secondary forest regeneration under fast-growing forest plantations on degraded *Imperata cylindrical* grasslands. *New For.* 19 (1), 69–93.
- Parrotta, J.A., 1992. The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 41 (2), 115–133.
- Parrotta, J.A., 1993. Secondary forest regeneration on degraded tropical lands: the role of plantations as ‘foster ecosystems’. In: Lieth, H., Lohmann, M. (Eds.), *Restoration of Tropical Forest Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 63–73.
- Parrotta, J.A., 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *J. Veg. Sci.* 6 (5), 627–636.
- Parrotta, J.A., Knowles, O.H., Wunderle, J.M., 1997. Development of floristic diversity in 10-year old restoration forests on a bauxite mined site in Amazonia. *For. Ecol. Manage.* 99 (1/2), 21–42.
- Parrotta, J.A., 1999. Productivity, nutrient cycling and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta* and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico. *For. Ecol. Manage.* 124 (1), 45–77.
- Phillips, R. (Red Tank Operations Manager), 2001. Formal Interview, 15 June and 16 August 2001.
- Powers, J.S., Haggard, J.P., Fisher, R.F., 1997. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 99 (1/2), 43–54.
- Reay, S.D., Norton, D.A., 1999. Assessing the success of restoration plantings in a temperate New Zealand forest. *Restor. Ecol.* 7 (3), 298–308.
- Romero, M., Atruro, A.M., Vargas, D., 1999. La industria forestal en Panama: consideraciones para su reconversion. Informe de Consultoria. Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM) y Organización Internacional de las Maderas Tropicales (OIMT). Proyecto: PD-15/97 Rev. 2.
- Stallard, R., García, T., Mitre, M., 1999. Hidrología y suelos. In: Heckadon-Moreno, S.R., Ibáñez, D., Condit, R. (Eds.), *La Cuenca del Canal: deforestación, urbanización, y contaminación*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panama, pp. 57–83.
- Tucker, N.I.J., Murphy, T.M., 1997. The effects of ecological rehabilitation on vegetation recruitment: some observations from the wet tropics of North Queensland. *For. Ecol. Manage.* 99, 133–152.
- USDA (US Department of Agriculture), 1974. Soil Reconnaissance of the Panama Canal. Technical Bulletin 94, p. 14.
- Wheelwright, N.T., Haber, W.A., Murray, K.G., Guindon, C., 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 6, 173–192.
- Wunderle, J.M., 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *For. Ecol. Manage.* 99, 223–235.
- Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Aide, T.M., 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restor. Ecol.* 8 (4), 350–360.