

Revisiones

Harms, K. E. y Paine, C. E. T. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Ecosistemas* 2003/3 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/033/revision2.htm>)

Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales

Kyle E. Harms y C. E. Timothy Paine

Department of Biological Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge, LA 70803, USA.

El reclutamiento exitoso desde semillas en bosques neotropicales implica una secuencia de etapas. La disponibilidad del polen y recursos consumibles por los árboles maternos puede limitar el número de semillas producidas. La dispersión de semillas a un sitio determinado puede ser limitada por la densidad o la dispersión de árboles frutales, o por el agrupamiento impuesto por los procesos de dispersión de semillas. El establecimiento de semillas dispersadas puede ser limitado por la mortalidad debida a enemigos naturales, por ejemplo depredadores de semillas y herbívoros, o por factores abióticos tales como la disponibilidad de agua, nutrientes y luz. Como la limitación impuesta por estas etapas puede verse afectada por la explotación forestal selectiva, es necesario investigar el efecto de las prácticas selvícolas sobre cada etapa en la dinámica del bosque.

Introducción

Recientemente, Guariguata y Pinard (1998) han proporcionado una revisión completa y sintética de la literatura sobre el reclutamiento de semillas de árboles neotropicales y sus implicaciones para el manejo de los bosques sometidos a explotación forestal selectiva. Ellos argumentaron que las prácticas de manejo basadas en principios biológicos pueden acercarse más al manejo forestal sostenible que las prácticas de manejo forestal motivadas solamente por consideraciones económicas. En este artículo, extendemos la bibliografía de Guariguata y Pinard (1998) para motivar el uso de investigaciones ecológicas en la regeneración de árboles tropicales en el diseño e implementación de prácticas de explotación forestal selectiva orientadas al manejo sostenible.

Varios autores han sugerido que la explotación forestal selectiva es compatible con iniciativas de conservación de la biodiversidad si las áreas de extracción se manejan apropiadamente (Frumhoff 1995; Lindenmayer y Franklin 1997; Costa y Magnusson 2003). Alcanzar objetivos conservacionistas y de producción a la vez requiere compromisos (Rice *et al.* 1997; Rice *et al.* 2001), y aún así los posibles beneficios de conservación no son desdeñables. Solamente cerca del 8% de los bosques tropicales se encuentran en parques nacionales en los cuales se prohíbe la explotación forestal selectiva (Terborgh 1999), con lo que las áreas semi-protégidas son claves para la conservación de sus ecosistemas (Cannon *et al.* 1998; Costa y Magnusson 2003). Cuanto mejor entendamos la regeneración y otros procesos de los bosques naturales, mejor equipados estaremos para crear y emplear estrategias de manejo sostenible en bosques sometidos a extracción forestal selectiva que incluyen metas conservacionistas y de sostenibilidad de la biodiversidad a largo plazo.

Hemos estructurado nuestra revisión en correspondencia a las etapas secuenciales del ciclo vital de los árboles tropicales, ya que los procesos de regeneración pueden ser limitados por una variedad de factores en cada etapa. Muller-Landau *et al.* (2002) proporcionaron recientemente una descripción útil de estas etapas y ciertos métodos para determinar el grado de limitación en los procesos de reclutamiento durante cada etapa del ciclo vital. Aquí resumimos brevemente los resultados recientes referentes a los patrones de distribución y dispersión de árboles adultos, seguido por las limitaciones impuestas a la producción y dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas. Cuando sea posible, también proporcionamos ejemplos sobre el impacto de la explotación forestal selectiva en cada estado del ciclo vital de las plantas. Como suplemento bibliográfico, nuestra contribución acentúa los resultados de investigación que han aparecido después de la revisión de Guariguata y Pinard (1998).

Distribución, dispersión y abundancia de árboles adultos

La rareza local y el agrupamiento en la mayoría de las escalas espaciales son características comunes de los patrones de distribución y dispersión de los árboles tropicales (Plotkin y Levin 2001). Aunque el tamaño de la población regional de muchas especies es grande, la densidad media de la mayoría de especies es baja en el paisaje, encontrándose a menudo menos de un individuo adulto por hectárea (Pitman *et al.* 1999). La baja densidad poblacional por sí sola requiere consideraciones de manejo, ya que el riesgo de extinción local es una función inversa del tamaño local de la población (MacArthur y Wilson 1967; Hubbell 2001). Es decir, la eliminación de individuos de una especie focal aumenta su probabilidad de ser extirpada localmente. La baja densidad, sin embargo, no implica que los patrones de dispersión sean uniformes ni al azar. El agrupamiento de individuos conoespecíficos puede aparecer a escalas análogas a las que actúa la explotación (He *et al.* 1997; Condit *et al.* 2000; Plotkin *et al.* 2002). Las consecuencias de la extracción selectiva variarán a lo largo del paisaje aunque la intensidad de extracción sea constante (por ejemplo, un número constante de los árboles extraídos por unidad de área) o si varía con la densidad de la especie focal, puesto que el cambio en abundancia relativa de la especie focal comparada con el resto de la comunidad variará de sitio a sitio.

Límites en el número de semillas producidas y dispersadas por los adultos

Es común que en las angiospermas maduren un número menor de frutas y dispersen menos semillas que producen flores y óvulos, respectivamente (Larson y Barrett 2000). La producción de semillas se puede limitar por la disponibilidad del polen adecuado o por la disponibilidad de recursos (Willson y Burley 1983; Larson y Barrett 2000). Además, los organismos que comen frutas y semillas pueden dañar o matar las semillas antes de que abandonen la planta maternal (Maron y Gardner 2000).

La limitación del polen

La producción de semillas viables se puede limitar por la escasa deposición de granos de polen sobre los estigmas de los árboles parentales (Willson y Burley 1983). La 'calidad' del polen puede también limitar el vigor de los descendientes. Reed y Frankham (2003) compilaron múltiples bases de datos en un meta-análisis y demostraron que la pérdida de diversidad genética que resulta por endogamia (cruzamiento entre parientes cercanos) reduce la eficacia biológica de las poblaciones naturales. El flujo del polen a larga distancia (hasta varios kilómetros en especies neotropicales de *Ficus* [Moraceae]) tiene lugar tanto en bosques intactos como fragmentados (Stacy *et al.* 1996; Nason y Hamrick 1997; Loveless *et al.* 1998; Nason *et al.* 1998; Apsit *et al.* 2001; Dick *et al.* 2003). Sin embargo, la limitación del polen

puede ser común en fragmentos del bosque, según lo demostrado por reducciones en las tasas de germinación y el tamaño de plántulas en poblaciones de *Spondias mombin* (Anacardiaceae) en Panamá (Nason y Hamrick 1997) y en *Samanea saman* (Fabaceae) en Costa Rica (Cascante *et al.* 2002). Las perturbaciones antrópicas pueden exacerbar a menudo la limitación del polen, aunque también se han observado efectos compensatorios (Dick 2001; White *et al.* 2002). La mayoría de estos estudios consideran la fragmentación del bosque, en vez de la explotación selectiva, sugiriendo que los estudios genéticos poblacionales en bosques selectivamente explotados tendrían especial utilidad. Dos estudios recientes demuestran la utilidad del método directo de examinar las consecuencias de la explotación selectiva para el flujo del polen y la diversidad genética; en ambos estudios los resultados fueron consistentes con una erosión de la diversidad genética después de prácticas de explotación selectiva en Malasia (Lee *et al.* 2002) y en Sri Lanka (Obayashi *et al.* 2002).

Limitación de recursos abióticos y otras condiciones ambientales

La disponibilidad de recursos lumínicos y consumibles –CO₂, agua y nutrientes minerales– pueden limitar el éxito reproductivo de los árboles tropicales, pues puede disminuir la productividad total o modificar la asignación de la energía o de los recursos fuera de las estructuras reproductivas (Tilman 1982). Por ejemplo, las variaciones estacionales en la producción de frutas y semillas que son favorecidas por las condiciones lumínicas, sugieren que la luz es potencialmente limitante en los bosques tropicales (Wright *et al.* 1999). Graham *et al.* (2003) confirmaron experimentalmente que los árboles del dosel pueden ser limitados por la disponibilidad de la luz al aumentar la producción de ramas iluminadas de *Luehea seemanii* (Tiliaceae) durante días nublados en Panamá.

Körner (2003) revisó la literatura referente a la limitación del carbón en árboles y concluyó que no es probable que la productividad vaya a aumentar con los aumentos globales anticipados en CO₂ atmosférico. Sin embargo, la fertilización del CO₂ en un bosque templado (Bosque Duque, Carolina del Norte, los EE.UU.) elevó su éxito reproductivo (LaDeau y Clark 2001). Si los niveles actuales del CO₂ limitan la producción de semillas en árboles tropicales es todavía una pregunta por responder.

La producción de semillas podría también ser limitada por la disponibilidad de recursos del suelo como agua y minerales. Varias investigaciones han demostrado que la productividad aumenta en respuesta al incremento de nutrientes en bosques tropicales de montaña (véase resumen en Tanner *et al.* 1998), y la concentración en tejido fino de fósforo en respuesta a la adición del mismo en un bosque de tierra baja en Kalimantan Central (Mirmanto *et al.* 1999). Sin embargo, no existen análisis comparativos detallados sobre la producción de semillas y frutos bajo concentraciones variables de nutrientes dentro de bosques tropicales.

La disponibilidad de agua puede limitar la productividad a través de la producción de flores, como recurso o como señal ambiental (Augspurger 1982; Wright 1991). Los eventos de El Niño (ENSO) se han asociado a eventos de fructificación en bosques de dipterocarpaceas de Asia suroriental (Curran *et al.* 1999; Williamson y Ickes 2002), así como en años de alta producción de frutos y de semillas en bosques húmedos de América Central (Wright *et al.* 1999).

Aunque la temperatura no es consumida por los organismos y por lo tanto se considera más correctamente como condición limitante que como recurso natural (*sensu* Tilman 1982), Clark *et al.* (2003) encontraron una correlación negativa entre el crecimiento de los árboles y la temperatura en un bosque húmedo de tierra baja en Costa Rica. Ellos sugirieron que al tiempo que las temperaturas se elevan en bosques tropicales, la tasa de respiración aumenta más que la tasa de fotosíntesis y, por tanto, la productividad disminuye. Si las temperaturas aumentan como resultado de la explotación selectiva, la

productividad puede disminuir y también las tasas reproductivas. La temperatura del aire también puede actuar como señal reproductiva, como sugiere la correlación entre temperaturas del aire y los horarios fructíferos supra-anales de los árboles de la selva en Queensland, Australia (Connell y Green 2000).

Los depredadores de semillas pre-dispersadas

La depredación de la semilla antes de su dispersión, así como los frugívoros que dañan las semillas, puede resultar en pérdidas severas de la cosecha potencial de semillas (Hulme 2001). Existen pocos estudios en especies tropicales debido a la relativa inaccesibilidad a la mayoría de semillas antes de que se separen de la planta madre. Las especies con semillas grandes que con frecuencia son recogidas en trampas de semillas a menudo presentan ataques de insectos ocurridos antes de dispersarse (Forget *et al.* 1999). En un estudio clarificador se encontró que en unos sitios sin explotación forestal en Borneo casi todas las semillas de dipterocarpaceas fueron eliminadas por una combinación de depredadores pre- y post-dispersión durante los años de baja fructificación, mientras que muchas semillas escaparon a la depredación durante los años de alta fructificación (Curran *et al.* 1999; Curran y Leighton 2000). Sin embargo, en sitios severamente explotados, las condiciones ambientales fueron suficientemente alteradas como para que muy pocas semillas sobrevivieron a la depredación en todos los años estudiados.

Límites a la dispersión

Las semillas son dispersadas desde los árboles adultos por aves, mamíferos, el viento u otros agentes. Cada mecanismo crea patrones de conglomerados de dispersión de semillas sobre el piso del bosque. El agupamiento se forma entre y dentro de las sombras de semillas de árboles individuales (Schupp *et al.* 2002). Un estudio de diez años clarificó el grado de limitación de la dispersión al mostrar que de 260 especies de árboles del dosel, más de 50 no pudieron dispersar ni una sola semilla hasta ninguna de las 200 trampas colocadas, y solamente siete especies dispersaron una o más semillas hasta el 75% de las trampas (Hubbell *et al.* 1999).

Dispersión restringida por la distancia

La dispersión restringida por la distancia crea patrones contagiosos de lluvia de semillas centrados alrededor de los adultos (Clark *et al.* 1998; Clark *et al.* 1999; Schupp *et al.* 2002). En una investigación de especies pioneras en Panamá, Dalling *et al.* (2002) encontraron que la dispersión de semillas de todas las especies, menos aquellas con semillas más pequeñas y bien dispersadas, fue muy limitada durante los cuatro años del estudio. Un caso extremo de la restricción de dispersión por distancia ocurre en el castaño *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae), en la cual la fruta indehiscente se cae por gravedad y es abierta por los agoutis (*Dasyprocta leporina*). Los agoutis recogen semillas, pero en promedio las dispersan menos de 5 m (Peres y Baider 1997). Incluso *Ficus* spp., renombrado por su fecundidad, exhibe limitación en la dispersión por la distancia (Laman 1996). Las semillas fueron dispersadas hasta 60 m, pero la densidad de las semillas declinó tan acusadamente que un sitio de 1 m² situado 60 m aparte de un adulto recibiría una semilla solamente una vez por cada 100 episodios de fructificación (Laman 1996).

Dispersión conglomerada por sesgos en los procesos de dispersión

Aunque la densidad promedia de la lluvia de semillas declina monotónicamente con la distancia a los árboles parentales (Clark *et al.* 1999; Dalling *et al.* 2002), los sesgos de deposición crean patrones de

dispersión contagiosa de la lluvia de semillas dentro de la sombra de las semillas de un árbol individual. Por ejemplo, los patrones de movimientos de vertebrados frugívoros afectan a la dispersión de semillas. Los monos frugívoros frecuentan ciertos árboles para alimentarse y para dormir (Schupp *et al.* 2002). Una gran mayoría de semillas consumidas por los gorilas occidentales de tierra baja (*Gorilla gorilla gorilla*) son dispersados cerca de sus nidos, en lugar de a lo largo de las trochas de alimentación (Voysey *et al.* 1999). Los machos del pájaro campano (*Procnias tricarunculata*) de un bosque nublado de Costa Rica se ubican y arrojan semillas al lado de los claros, sitios preferenciales para la germinación de semillas (Wenny y Levey 1998). Incluso el viento puede depositar las semillas de una manera contagiosa. Las corrientes aéreas ascendentes locales, los remolinos y otras características de los vientos dentro de y sobre los bosques pueden depositar las semillas en patrones conglomerados (Horn *et al.* 2001; Nathan *et al.* 2002). Casi cada mecanismo de dispersión de semillas introduciría un grado de contagio en una diversidad de escalas espaciales.

Limites al establecimiento

Las características de las semillas

Después de llegar a un sitio determinado, el reclutamiento de una semilla no está asegurado (Schupp *et al.* 2002). La probabilidad de su establecimiento depende de aspectos propios de la semilla y del sitio al cual ha llegado (Nathan y Muller-Landau 2000). Las semillas varían extensamente en su probabilidad de establecimiento (Garwood 1983; Foster y Janson 1985; Silman 1996). Las semillas más grandes y aquellas con cotiledones hipogeos tienen probabilidades más altas de establecimiento, particularmente en el sotobosque sombreado (Foster y Janson 1985; Silman 1996; Dalling y Hubbell 2002; Paz y Martínez-Ramos 2003). Después de establecerse, las semillas grandes tienen una probabilidad más alta de brotar otra vez y de recuperarse de perturbaciones físicas (Dalling y Harms 1999).

Las características del sitio

Las características del sitio que pueden limitar la regeneración se pueden dividir en factores bióticos y ambientales. Los factores bióticos importantes son la densidad y la especificidad de los enemigos naturales, tales como depredadores de semillas, patógenos (especialmente hongos) y herbívoros. Los factores abióticos más relevantes son la disponibilidad de luz, agua y nutrientes del suelo. Las respuestas de la plántula a estos factores obran recíprocamente, complicando los esfuerzos de determinar su importancia relativa. Las respuestas pueden ser específicas para cada especie o estar oscurecidas por efectos indirectos.

Factores bióticos

Los depredadores de semillas pueden influenciar el establecimiento de plántulas en varias escalas de espacio y tiempo. Durante una extinción local fortuita del pécarí (*Tayassu pecari*) que duró 12 años, la densidad de plántulas de una palma del dosel arbóreo aumentó en un 70% (Silman *et al.* 2003). Durante una fructificación en un bosque de dipterocarpaceas, se probaron la escala y el grado de depredación de semillas mediante experimentos con semillas plantadas (Curran y Webb 2000). La depredación de semillas, excepto durante los acontecimientos fructíferos de la comunidad supra-anales, fue ubicua y casi completa. La satisfacción de los depredadores, y por lo tanto el reclutamiento, ocurrió solamente en años en los que fructificaron todas las especies de dipterocarpaceae en el área (Curran y Leighton 2000). Sin embargo, en los lugares explotados muy pocas semillas sobrevivieron a las depredaciones en todos los años (Curran *et al.* 1999). Los efectos antropogénicos sobre los vertebrados en bosques manejados

deben ser reducidos al mínimo, para que continúen los procesos naturales de dispersión y de depredación de semillas.

La evidencia derivada de simulaciones y de bosques afectados por humanos corrobora los resultados con respecto a la importancia de una fauna intacta para la dispersión y el reclutamiento de plántulas. Una simulación calibrada con numerosos datos tomados en Borneo sugirió que una pérdida de vertebrados frugívoros disminuiría la diversidad de plántulas del bosque en un 60% (Webb y Peart 2001). Un estudio en Panamá evaluó las relaciones entre la intensidad de la caza, la abundancia de mamíferos herbívoros y el establecimiento de dos especies de palmas con semillas grandes (Wright *et al.* 2000). La caza en estas zonas disminuyó mucho la densidad de mamíferos herbívoros, pero la evaluación del impacto en el establecimiento fue complicada por la respuesta de los insectos depredadores de semillas. Las densidades de plántulas aumentaron de tres a cinco veces, ya que más semillas escaparon de la depredación por los roedores granívoros. Sin embargo, las distancias de la dispersión fueron más cortas y la depredación por escarabajos de la familia *Bruchidae* aumentó (Wright *et al.* 2000). El manejo del bosque con frecuencia conduce a la fragmentación, lo cual puede afectar la regeneración de semillas en maneras variadas (Laurance *et al.* 2002). Andresen (2003) probó los efectos de la fragmentación en la comunidad de escarabajos peloteros y encontró que éstos son dispersores secundarios importantes de semillas, ya que las semillas enterradas por los escarabajos se establecen mejor que las semillas no enterradas. La diversidad de escarabajos peloteros disminuyó a la mitad en los fragmentos, afectando potencialmente a la regeneración. Así, el impacto antropogénico en bosques puede afectar el reclutamiento directa e indirectamente (Wright y Duber 2001; Andresen 2003), y los programas de manejo de bosques deben intentar preservar toda la fauna relevante para la regeneración de semillas.

La herbivoría de las plántulas es muy variable, pero puede ser importante en la estructuración de sus comunidades (Huntly 1991). Las especies de plantas se diferencian en su asignación de recursos al crecimiento, a la reproducción y a la defensa, conduciendo a las tasas diferenciales de herbivoría entre especies (Coley 1983; Coley y Barone 1996; Howlett y Davidson 2001). La herbivoría fue la fuente más importante de mortalidad en plántulas recientemente germinadas en un bosque de Panamá (Dalling y Hubbell 2002). En Borneo, el índice de herbivoría de plántulas disminuyó con la distancia a los adultos (Blundell y Peart 1998). El manejo de bosques puede afectar directa o indirectamente la herbivoría y en consecuencia a la regeneración de las plántulas.

Los hongos fitófagos pueden tener marcados efectos en la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Gilbert 2002; Packer y Clay 2003). La inoculación experimental de plántulas con el ascomiceto patógeno *Botryosphaeria dothidea* triplicó su tasa de mortalidad (Gilbert y De Steven 1996). No todos los hongos son patógenos, pues muchos hongos endo- y ectomicorrízicos son simbiosiontes (Allen *et al.* 2003). La inoculación de endomicorrizas puede elevar las tasas de crecimiento y la tolerancia a la sequía (Bureau *et al.* 2000; Vijaya y Srivasuki 2001). El impacto de los hongos en las plántulas puede ser complicado e importante, y requiere más estudios.

Muchos enemigos naturales tienen un hospedador específico a nivel de especie, género o familia (Coley y Barone 1996; Novotny *et al.* 2002), y con frecuencia la intensidad de su ataque disminuye con la distancia a los adultos conespecíficos (*e.g.*, Blundell y Peart 1998). Estas observaciones, junto con la dispersión de semillas restringida por la distancia, forman la esencia de la hipótesis de Janzen-Connell del mantenimiento de la diversidad de especies en bosques tropicales (Janzen 1970, Connell 1971). Las pruebas de esta hipótesis, que predice que las plántulas reclutan con mejor éxito separadas por una cierta distancia de los adultos relacionados, manteniendo así una alta diversidad, han tenido resultados mixtos, pero en conjunto apoyan esta idea (Hammond y Brown 1998). El modelo de Janzen-Connell es un caso

especial en que la mortalidad depende de la densidad, lo cual ocurre en muchos bosques (Condit *et al.* 1994; Webb y Peart 1999; Harms *et al.* 2000). La mortalidad dependiente de la densidad puede evitar que las especies comunes ocupen todo el espacio disponible, y por consiguiente puede ser importante en el mantenimiento de la diversidad en bosques tropicales.

Factores abióticos

Las características ambientales de los sitios donde el establecimiento ocurre pueden influir la supervivencia de las semillas y las plántulas. Algunos factores importantes son la disponibilidad de luz y nutrientes del suelo, hojarasca y árboles en descomposición. La luz es un factor importante en la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas. En Costa Rica se demostró mediante el trasplante de plántulas en una gama de ambientes sometidos a diferentes intensidades de luz que la mortalidad es menor en sitios muy iluminados (Kobe 1999). Sin embargo, la abundancia de plántulas estuvo poco correlacionada con la disponibilidad de luz en otro estudio del mismo año y región (Nicotra *et al.* 1999). Los claros de bosque proporcionan luz, condiciones de alta temperatura y recientemente fueron considerados como protagonistas en mantener la diversidad de árboles en bosques tropicales (Denslow 1980), aunque hoy se disputa la importancia de dicho papel (Hubbell *et al.* 1999; Schnitzer y Carson 2001). Sin embargo, ciertas especies (quizás la mayoría) requieren la alta disponibilidad de luz de los claros de bosque para alcanzar el dosel (King 1994). La explotación selectiva crea aberturas de dosel y puede afectar mucho el ambiente de luz en el sotobosque.

Los nutrientes del suelo pueden afectar el crecimiento e, indirectamente, a la mortalidad de las plántulas. En un meta-análisis reciente, la fertilización aumentó la tasa de crecimiento en la mayoría de especies, con las especies pioneras respondiendo más que las especies tolerantes a la sombra (Lawrence 2003). En un experimento de invernadero en Ghana, las plántulas plantadas en el suelo de un bosque húmedo perenne mostraron concentraciones foliares más bajas de N, P, K, Ca y Mg que aquellas plantadas en el suelo de un bosque húmedo de hojas semi-decíduas, reflejando diferencias en la disponibilidad de nutrientes del suelo (Veenendaal *et al.* 1996). El impacto de los nutrientes del suelo en la regeneración de la planta es indirecto, mediado por la mortalidad y la exclusión competitiva (Lawrence 2003).

Los daños físicos debidos al pisoteo y la caída de ramas secas de los árboles elimina muchas plántulas en los bosques tropicales. En Nueva Zelanda, el 11-18% de la mortalidad de las plántulas fue causada por la caída de ramas y troncos de los árboles (Gillman y Ogden 2001), mientras que en la Amazonía central las tasas de mortalidad ascendieron a un 20-24% (Scariot 2000). Las trochas por derrumbes y otras perturbaciones físicas asociadas a la explotación selectiva aumentan la mortalidad de las plántulas en los bosques manejados.

Conclusión

El enfoque cronológico de esta revisión puede oscurecer la interdependencia de las etapas de la regeneración de la plántula, pues existen compromisos fisiológicos en los ciclos de vida ("tradeoffs"), ligando estas etapas (Ricklefs y Wikelski 2002). Por ejemplo, el compromiso entre el tamaño y el número de semillas relaciona la fecundidad con la dispersión y el establecimiento (Westoby *et al.* 2002). Si el tamaño de la semilla aumenta, la distancia media de la dispersión disminuye, la dispersión de la semilla se agrupa y la probabilidad de establecimiento aumenta (Silman 1996; Dalling *et al.* 1998; Paz *et al.* 1999; Levin y Muller-Landau 2000).

Como precaución general, sólo deben hacerse generalizaciones locales y a corto plazo. En realidad, la importancia de cada etapa puede variar entre poblaciones y especies. Los estudios de la regeneración en bosques intactos se deben utilizar selectivamente y sólo mientras se aplica el tratamiento (Guarigauta y Pinard 1998; Jennings et al. 2001). Las decisiones flexibles, guiadas por estudios en bosques intactos similares, podrían proporcionar una base fuerte para los gestores, y así alcanzar los objetivos que compatibilicen la sostenibilidad de la producción y la conservación.

Agradecimientos

Agradecemos al profesor Miguel A. Zavala su invitación a escribir esta revisión, a Daniel Ortiz-Barrientos ayudarnos a mejorar la traducción y a Jane Carlson sus útiles comentarios. Ambos autores contribuyeron igualmente a este artículo.

Literatura citada

Allen, M.F., Swenson, W., Querejeta, J.I., Egerton-Warburton, L.M. y Treseder, K.K. 2003. Ecology of mycorrhizae: a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annual Review of Phytopathology* 41: 123-167.

Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97.

Apsit, V.J., Hamrick, J.L. y Nason, J.D. 2001. Breeding population size of a fragmented population of Costa Rican dry forest tree species. *Journal of Heredity* 92: 257-273.

Augsburger, C.K. 1982. A cue for synchronous flowering. En *The Ecology of a Tropical Forest* (eds. Leigh, E.G., Rand, A.S. y Windsor, D.M.), pp. 133-150, Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.

Bereau, M., Barigah, T.S., Louisanna, E. y Garbaye, J. 2000. Effects of endomycorrhizal development and light regimes on the growth of *Dicorynia guianensis* Amshoff seedlings. *Annals of Forest Science* 57: 725-733.

Blundell, A.G. y Peart, D.R. 1998. Distance-dependence in herbivory and foliar condition for juvenile *Shorea* trees in Bornean dipterocarp rain forest. *Oecologia* 117: 151-160.

Cannon, C.H., Peart, D.R. y Leighton, M. 1998. Tree species diversity in commercially logged

Bornean rainforest. *Science* 281: 1366-1368.

Cascante, A., Quesada, M., Lobo, J.J. y Fuchs, E.A. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16: 137-147.

Clark, D.A., Piper, S.C., Keeling, C.D. y Clark, D.B. 2003. Tropical rainforest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 5852-5857.

Clark, J.S., Macklin, E. y Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.

Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. y HilleRisLambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.

Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.

Coley, P.D. y Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.

Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. y Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.

Condit, R., Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1994. Density-dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology* 75: 671-680.

Connell, J.H. 1971. On the role of enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En *Dynamics of Populations* (eds. den Boer, P.J. y Gradwell, G.R.), pp. 298-312, Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, The Netherlands.

Connell, J.H. y Green, P.T. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* 81: 568-584.

Costa, F.R.C. y Magnusson, W.E. 2003. Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in a central Amazonian forest. *Biotropica* 35: 103-114.

Curran, L.M., Caniago, I., Paoli, G.D., Astianti, D., Kusneti, M., Leighton, M., Nirarita, C.E. y Haeruman, H. 1999. Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science* 286: 2184-2188.

Curran, L.M. y Leighton, M. 2000. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast-fruiting Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs* 70:90-128.

Curran, L.M. y Webb, C.O. 2000. Experimental tests of the spatiotemporal scale of seed predation in mast-fruiting Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs* 70: 129-148.

Dalling, J.W. y Harms, K.E. 1999. Damage tolerance and cotyledonary resource use in the tropical tree *Gustavia superba*. *Oikos* 85: 257-264.

Dalling, J.W. y Hubbell, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.

Dalling, J.W., Hubbell, S.P. y Silvera, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86: 674-689.

Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J. y Hubbell, S.P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714-727.

Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55.

Dick, C.W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268: 2391-2396.

Dick, C.W., Etchelecu, G. y Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology* 12: 753-764.

Forget, P.M., Kitajima, K. y Foster, R.B. 1999. Pre- and post-dispersal seed predation in *Tachigali versicolor* (Caesalpinaceae): effects of timing of fruiting and variation among trees. *Journal of Tropical Ecology* 15: 61-81.

Foster, S.A. y Janson, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.

Frumhoff, P.C. 1995. Conserving wildlife in tropical forests managed for timber. *Bioscience* 45: 456-464.

Garwood, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama - a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.

Gilbert, G.S. 2002. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 40: 13-43.

Gilbert, G.S. y De Steven, D. 1996. A canker disease of seedlings and saplings of *Tetragastris panamensis* (Burseraceae) caused by *Botryosphaeria dothidea* in a lowland tropical forest. *Plant Disease* 80: 684-687.

Gillman, L.N. y Ogden, J. 2001. Physical damage by litterfall to canopy tree seedlings in two temperate New Zealand forests. *Journal of Vegetation Science* 12: 671-676.

Graham, E.A., Mulkey, S.S., Kitajima, K., Phillips, N.G. y Wright, S.J. 2003. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 572-576.

Guariguata, M.R. y Pinard, M.A. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.

Hammond, D.S. y Brown, V.K. 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. En *Dynamics of Tropical Communities* (eds. Newbery, D.M., Prins, H.H.T. y Brown, N.D.), pp. 51-78, Blackwell, Oxford, UK.

Harms, K.E., Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A. y Herre, E. A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.

He, F.L., Legendre, P. y LaFrankie, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.

Horn, H.S., Nathan, R. y Kaplan, S.R. 2001. Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research* 16: 877-885.

Howlett, B.E. y Davidson, D.W. 2001. Herbivory on planted dipterocarp seedlings in secondary logged forests and primary forests of Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 285-302.

Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J. y Loo de Lao, S. 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.

Hulme, P.E. 2001. Seed-eaters: Seed dispersal, destruction and demography. En *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (eds. Levey, D.J., Silva, W.R. y Galetti, M.), pp. 257-273, CABI Publishing, Wallingford, UK.

Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.

Jennings, S.B., Brown, N.D., Boshier, D.H., Whitmore, T.C. y Lopes, J.D.A. 2001. Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainably managed tropical rain forests. *Forest Ecology and Management* 154: 1-10.

King, D.A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany* 81: 948-957.

Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.

Körner, C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* 91: 4-17.

LaDeau, S. y Clark, J.S. 2001. Rising CO₂ levels and the fecundity of forest trees. *Science* 292: 95-98.

Laman, T.G. 1996. *Ficus* seed shadows in a Bornean rain forest. *Oecologia* 107: 347-355.

Larson, B.M.H. y Barrett, S.C.H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 503-520.

Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G. y Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.

Lawrence, D. 2003. The response of tropical tree seedlings to nutrient supply: meta-analysis for understanding a changing tropical landscape. *Journal of Tropical Ecology* 19: 239-250.

Lee, C.T., Wickneswari, R., Mahani, M.C. y Zakri, A.H. 2002. Effect of selective logging on the genetic diversity of *Scaphium macropodum*. *Biological Conservation* 104: 107-118.

Levin, S.A. y Muller-Landau, H.C. 2000. The evolution of dispersal and seed size in plant communities. *Evolutionary Ecology Research* 2: 409-435.

Lindenmayer, D.B. y Franklin, J.F. 1997. Managing stand structure as part of ecologically sustainable forest management in Australian mountain ash forests. *Conservation Biology* 11: 1053-1068.

Loveless, M.D., Hamrick, J.L. y Foster, R.B. 1998. Population structure and mating system in *Tachigali versicolor*, a monocarpic neotropical tree. *Heredity* 81: 321-335.

MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Maron, J.L. y Gardner, S.N. 2000. Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. *Oecologia* 124: 260-269.

Mirmanto, E., Proctor, J., Green, J., Nagy, L. y Suriantata. 1999. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization in a lowland evergreen rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 354: 1825-1929.

Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Calderón, O., Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods, and case-studies from a tropical forest. En *Seed*

Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation (eds. Levey, D.J., Silva, W.R. y Galletti, M.), pp. 35-53, CABI Publishing, Wallingford, UK.

Nason, J.D. y Hamrick, J.L. 1997. Reproduction and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88: 264-276.

Nason, J.D., Herre, E.A. y Hamrick, J.L. 1998. The breeding structure of a tropical keystone plant. *Nature* 391: 685-687.

Nathan, R., Katul, G.G., Horn, H.S., Thomas, S.M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S.W. y Levin, S.A. 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* 418: 409-413.

Nathan, R. y Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.

Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. y Iriarte, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.

Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremer, B., Cizek, L. y Drozd, P. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841-844.

Obayashi, K., Tsumura, Y., Ihara-Ujino, T., Niiyama, K., Tanouchi, H., Suyama, Y., Washitani, I., Lee, C.T., Lee, S.L. y Muhammad, N. 2002. Genetic diversity and outcrossing rate between undisturbed and selectively logged forests of *Shorea curtisii* (Dipterocarpaceae) using

microsatellite DNA analysis. *International Journal of Plant Sciences* 163: 151-158.

Packer, A. y Clay, K. 2003. Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. *Ecology* 84: 108-119.

Paz, H. y Martinez-Ramos, M. 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 84: 439-450.

Paz, H., Mazer, S.J. y Martinez-Ramos, M. 1999. Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 80: 1594-1606.

Peres, C.A. y Baider, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 595-616.

Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R. y Nuñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.

Plotkin, J.B., Chave, J.M. y Ashton, P.S. 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *American Naturalist* 160: 629-644.

Plotkin, J.B. y Levin, S.A. 2001. The spatial distribution and abundances of species: lessons from tropical forests. *Comments on Theoretical Biology* 6: 251-278.

Reed, D.H. y Frankham, R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237.

Rice, R.E., Gullison, R.E. y Reid, J.W. 1997. Can natural forest management save tropical forests? *Scientific American* 276: 44-49.

Rice, R.E., Sugal, C., Frumhoff, P.C., Losos, E. y Gullison, R.E. 2001. Options for conserving biodiversity in the context of logging tropical forests. En *Footprints in the Jungle: Natural Resource Industries, Infrastructure and Biodiversity Conservation* (eds. Bowles, I. y Pickett, G.T.), pp. 168-179, Oxford University Press, Oxford, UK.

Ricklefs, R.E. y Wikelski, M. 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 462-468.

Scariot, A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32: 662-669.

Schnitzer, S.A. y Carson, W.P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913-919.

Schupp, E.W., Milleron, T. y Russo, S.E. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. En *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology,*

Evolution and Conservation (eds. Levey, D.J., Silva, W.R. y Galetti, M.), pp. 19-33, CABI Publishing, Wallingford, UK.

Silman, M. 1996. *Regeneration From Seed in a Neotropical Rain Forest*. Ph. D. Thesis, Duke University, Durham, NC, USA.

Silman, M.R., Terborgh, J.W. y Kiltie, R.A. 2003. Population regulation of a dominant-rain forest tree by a major seed-predator. *Ecology* 84: 431-438.

Stacy, E.A., Hamrick, J.L., Nason, J.D., Hubbell, S.P., Foster, R.B. y Condit, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *American Naturalist* 148: 275-298.

Tanner, E.V.J., Vitousek, P.M. y Cuevas, E. 1998. Experimental investigations of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79: 10-22.

Terborgh, J. 1999. *Requiem for Nature*. Island Press, Washington, DC, USA.

Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Veenendaal, E.M., Swaine, M.D., Lecha, R.T., Walsh, M.F., Abebrese, I.K. y Owusu-Afriyie, K. 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology* 10: 501-511.

Vijaya, T. y Srivasuki, K.P. 2001. Influence of *Glomus fasciculatum* and *Pisolithus tinctorius* on growth and drought tolerance of some tropical tree species. *Biologia* 56: 411-416.

Voysey, B.C., McDonald, K.E., Rogers, M.E., Tutin, C.E.G. y Parnell, R.J. 1999. Gorillas and seed dispersal in the Lope Reserve, Gabon. II: Survival and growth of seedlings. *Journal of Tropical Ecology* 15: 39-60.

Webb, C.O. y Peart, D.R. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology* 80: 2006-2017.

Webb, C.O. y Peart, D.R. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* 4: 491-499.

Wenny, D.G. y Levey, D.J. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 6204-6207.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. y Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.

White, G.M., Boshier, D.H. y Powell, W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 2038-2042.

Williamson, G.B. y Ickes, K. 2002. Mast fruiting and ENSO cycles - does the cue betray a cause? *Oikos* 97: 459-461.

Willson, M.F. y Burley, N. 1983. *Mate Choice in Plants*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Wright, S.J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology* 72: 1643-1657.

Wright, S.J., Carrasco, C., Calderón, O. y Paton, S. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.

Wright, S.J. y Duber, H.C. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583-595.

Wright, S.J., Zeballos, H., Dominguez, I., Gallardo, M.M., Moreno, M.C. y Ibañez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14: 227-239.