

CATIE
ST
IT-304



*Consideraciones ecológicas sobre la
regeneración natural aplicada al
manejo forestal*

CATIE

Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales

CG51



Serie Técnica
Informe Técnico No. 304

Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales
Publicación No. 14

2 ENE 1994

RECIBIDO

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

*“Consideraciones ecológicas sobre la
regeneración natural aplicada al
manejo forestal*

Manuel R. Guariguata

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE
Unidad de Manejo de Bosques Naturales
Turrialba, Costa Rica,
1998

El CATIE es una asociación civil, sin fines de lucro, autónoma, de carácter internacional, cuya misión es mejorar el bienestar de la humanidad, aplicando la investigación científica y la enseñanza de posgrado al desarrollo, conservación y uso sostenible de los recursos naturales. El Centro está integrado por miembros regulares y miembros adherentes. Entre los miembros regulares se encuentran: Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, República Dominicana, Venezuela y el Instituto de Cooperación para la Agricultura (IICA).

El Centro para la Investigación Forestal Internacional (CIFOR) fue establecido en 1993 como respuesta a los problemas globales relacionados con las consecuencias sociales, ambientales y económicas de la pérdida y degradación de los bosques. La misión del CIFOR es contribuir al bienestar de los pueblos en los países en desarrollo, particularmente en los trópicos, a través de una estrategia colaborativa e investigación aplicada y actividades relacionadas en sistemas forestales.

© Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE, 1998.

ISBN 9977-57-316-6

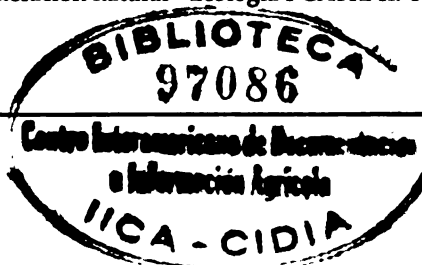
634.956

G915 Guariguata, Manuel R.

Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal / Manuel R. Guariguata. -Turrialba, C. R. : CATIE. Unidad de Manejo de Bosques Naturales, 1998. 27 p. ; 27 cm. - (Serie técnica. Informe técnico / CATIE ; no. 304)

ISBN 9977-57-316-6

1. Regeneración natural - Ecología I CATIE II. Título III. Serie



Publicación patrocinada por la Cooperación Suiza al Desarrollo
(COSUDE)



Indice

Presentación	V
Agradecimientos	VI
Resumen	VII
Summary	IX
Introducción	1
El mosaico forestal post-aprovechamiento	3
Polinización y biología reproductiva	5
Fenología y producción de semillas	7
Restricciones espaciales en la disponibilidad de semillas: ¿Dónde dejar un árbol semillero?	9
Dispersión de semillas en bosques bajo manejo: viento vs. fauna y las implicaciones para la retención de árboles semilleros	12
Cacería y fragmentación: ¿es la fauna importante para la producción sostenible?	16
Conclusiones	18
Bibliografía	19

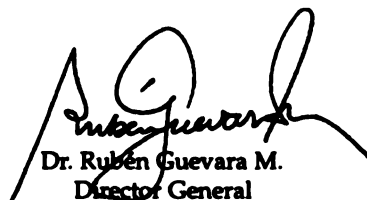


Presentación

En el neotrópico húmedo, existe información valiosa sobre los factores que regulan la regeneración natural de especies arbóreas. Sin embargo, mucha de esta información es poco accesible y por ende su aplicación al manejo silvícola ha sido limitada. Por otra parte, los sistemas de producción sostenible del recurso madera usualmente se concentran en estimular el crecimiento volumétrico y no en inducir la regeneración natural.

Este trabajo recopila información pertinente –y a la vez intenta proveer al usuario- de elementos ecológicos relevantes al manejo forestal en esos procesos que en última instancia van a generar un nuevo individuo que será cosechado en un futuro ciclo de corta: polinización, producción de semillas, y su eventual dispersión en el mismo bosque que se maneja.

Desde 1994, El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) y el Centro para la Investigación Forestal Internacional (CIFOR) llevan a cabo investigación colaborativa en varios aspectos relacionados al manejo tanto de bosques primarios como secundarios en el trópico húmedo americano. Se espera que el contenido aquí expuesto provea al lector de elementos que ayuden a mejorar la base técnica del manejo forestal.



Dr. Rubén Guevara M.
Director General



Agradecimientos

A Rodolfo Peralta (TECNOFOREST, Costa Rica), por brindar información no publicada sobre *Carapa*. A Naikoa Aguilar, Raúl Aguirre, Mario Jolón y Natasha Ribeiro por sus comentarios al manuscrito. Muchas de las ideas aquí expuestas fueron aportadas por Michelle Pinard durante la preparación de un manuscrito base para la revista *Forest Ecology and Management*.



Resumen

Este trabajo discute los principales factores biofísicos que influyen sobre la regeneración a partir de semilla en árboles del dosel en bosques lluviosos neotropicales, dentro del contexto del manejo forestal basado en la tala selectiva. Además, este documento recomienda desarrollar e incorporar al manejo criterios ecológicos para garantizar niveles adecuados de regeneración natural a partir de semillas, mediante un entendimiento de procesos tales como su producción, dispersión y depredación. Esta recomendación se basa en dos premisas: La primera es que el dejar áreas de protección en bosques manejados y designar "árboles semilleros" con poco criterio ecológico no necesariamente asegura la sostenibilidad comercial y biológica del recurso madera. La segunda es que la mayoría de las técnicas silviculturales aplicadas actualmente se enfocan no a estimular la regeneración sino a minimizar daños en la masa forestal y acelerar el crecimiento de árboles de "futura cosecha". Este documento intenta entonces proporcionar aspectos relevantes sobre la biología reproductiva de árboles, la producción y dispersión de sus semillas, las limitantes espaciales y temporales en la disponibilidad de éstas y las consecuencias potenciales de la desaparición de la fauna vertebrada (debido a la caza y la fragmentación) sobre la regeneración de especies forestales.

La producción de semillas de especies arbóreas en bosques lluviosos neotropicales bajo manejo puede ser influenciada negativamente por la eliminación selectiva de árboles vecinos de la misma especie (debido a una disminución en los niveles de transferencia de polen), por asincronía temporal a nivel de la población en los patrones de floración (lo que también disminuye la cantidad de árboles en flor en un año dado), y por atributos inherentes al sistema sexual de las especies. Además, la producción y dispersión de semillas (o sea, su disponibilidad a nivel del rodal) está limitada en el tiempo y en el espacio y varía según la especie y el tamaño del individuo. A pesar de la importancia de la fauna para la dispersión de frutos y semillas de especies de árboles, son escasos los estudios sobre el comportamiento de vertebrados dispersores y sus patrones de consumo y deposición de semillas en bosques intervenidos; por ello este tema merece más atención con el propósito de determinar críticamente el papel de la fauna vertebrada en bosques manejados para madera. La información aquí presentada proviene en su mayor parte de bosques protegidos pero puede ofrecer un punto de partida para implementar su aplicación y a la vez desarrollar criterios ecológicos sólidos para la selección de árboles semilleros. Además, se espera que contribuya a mejorar los lineamientos del manejo forestal sin necesidad de recurrir "ciegamente" a prácticas de regeneración artificial.



Summary

This paper discusses the main ecological factors that influence tree recruitment in neotropical moist- and wet forests within the context of timber management based on selective logging. It is proposed that setting aside protection areas in managed forests as a way to preserve ecological processes may not be sufficient to ensure sustainable levels of natural regeneration, and that a thorough understanding and application of tree seed ecology can help to refine management prescriptions. A review is provided on critical aspects of tree reproductive biology, seed production and dispersal, spatial and temporal constraints on seed availability, disperser behavior, and the potential consequences of hunting and forest fragmentation on tree regeneration. All these issues are discussed in light of their implications for biological sustainability in selectively-logged forests.

Tree seed production can be influenced by selective removal of neighbors of the same species due to insufficient pollen transfer, flowering asynchrony, and sexual system. Aerial seed coverage can be affected by spatio-temporal limitations to seed dispersal, dispersal mechanism, and size-dependent levels of seed production at the species level. Studies of vertebrate-disperser behavior and tree seed deposition in logged forests are scarce, and warrant further attention in order to refine our understanding on the dependency of vertebrate fauna for sustained timber production. Although much remains to be learned on tree seed ecology in neotropical logged forests, the baseline information presented here may offer a starting point for developing ecological criteria for seed tree retention. Furthermore, it may contribute to improving ecologically-based management prescriptions in order to enhance or at least maintain sufficient levels of natural regeneration without the need to rely on artificial regeneration methods. Most of the information presented here is not new and mostly derives from protected sites, but it may have a good potential for its applicability in managed, neotropical forests.



Introducción

"Ciertamente, los procesos ecológicos y las interacciones entre las especies...son tan pobremente entendidos, que sigue siendo una cuestión de conjetura el cómo afecta la mayoría de las prácticas de aprovechamiento la sostenibilidad del ecosistema forestal" (Johnson y Cabarle 1995).

"El mayor obstáculo para el avance y una de las fuerzas que han dirigido el deterioro del recurso forestal tropical no es tanto la falta de conocimiento sino la inhabilidad de utilizar efectivamente el conocimiento existente" (traducción libre de Bruenig 1996).

Desde el punto de vista biofísico ¿la sostenibilidad biológica del manejo forestal en el neotrópico sufre por una falta de conocimiento básico o por una aplicación y/o transferencia insuficiente de este conocimiento? Este trabajo intenta responder a esta pregunta examinando la literatura más relevante relacionada con la ecología de los árboles del bosque neotropical de bajura (húmedo y lluvioso), con el propósito de identificar los factores claves que afectan la producción, dispersión y depredación de semillas, dentro del escenario de un bosque manejado para madera bajo tala selectiva. Se espera que la información presentada provea de un marco de referencia actualizado para aquellos involucrados en el manejo forestal basado en regeneración natural. Mucha de la información presentada aquí no es nueva y pertenece en su mayoría a la literatura científica especializada. Este tipo de información es a veces difícil de adquirir y en especial adolece de una transferencia insuficiente. Se espera entonces que las ideas expresadas en este trabajo ayuden a conciliar la aparente contradicción en las dos afirmaciones mencionadas al comienzo de esta introducción.

Las pautas para el manejo forestal basado en la tala selectiva en bosques tropicales requieren que por lo menos alguna(s) área(s) dentro de las unidades de manejo sean protegidas de la intervención, dada su fragilidad e importancia ecológica (p.ej., pendientes, o zonas aledañas a cursos de agua), o porque pueden servir como refugio para polinizadores y fauna dispersora de semillas (IUCN 1992, Dykstra y Heinrich 1996, Prabhu *et al.* 1996). Sin embargo, existe poca evidencia empírica que sugiera que la regeneración de los árboles se garantiza si simplemente se dejan áreas de conservación dentro de los bosques explotados. Además, muchos países del neotrópico, en especial en Centroamérica, han sufrido en las últimas décadas de altas tasas de deforestación y fragmentación lo que conlleva a que las áreas boscosas con fines de producción sean de tamaño relativamente pequeño y lejos de áreas protegidas de gran extensión (p. ej., Costa Rica). Por ello, el manejo forestal debe contemplar que los procesos que contribuyen a la regeneración de árboles también ocurran dentro de las áreas aprovechadas o tratadas silviculturalmente, si se espera que dichas áreas ofrezcan una producción continua de madera. Uno de los retos en la actualidad en



muchos de estos países es el de manejar "fragmentos" para la producción forestal sostenible.

Aunque las plantaciones de enriquecimiento (Weaver 1987) y el aprovechamiento de impacto reducido (Pinard y Putz 1996, Johns *et al.* 1996) tienen el potencial de mejorar, o por lo menos mantener niveles adecuados de regeneración natural en bosques manejados, un sólido conocimiento sobre la ecología de la regeneración arbórea en la etapa de semilla y de cómo la tala selectiva influye sobre este aspecto es también importante para desarrollar lineamientos de manejo. Si bien esta no es una filosofía novedosa (ver p. ej., Baur 1964), es todavía poco implementada en el manejo forestal en el neotrópico. Recientemente, Hammond *et al.* (1996) destacaron la importancia de incorporar el conocimiento ecológico de la dispersión de semillas de árboles como una herramienta potencialmente crítica para el mantenimiento de la productividad de bosques manejados en Guyana. Ojalá que enfoques similares a este tema surjan en otros sitios neotropicales en un futuro cercano.

Por ello, en este documento se recalca la necesidad de desarrollar y eventualmente incorporar al manejo forestal, criterios ecológicos a nivel de semillas conducentes a garantizar niveles adecuados de regeneración natural. Esta recomendación se basa en dos premisas: Primero, que el dejar áreas de protección en bosques manejados y designar "árboles semilleros" con poco criterio ecológico no necesariamente asegura la sostenibilidad comercial y biológica del recurso madera. Segundo, la mayoría de las técnicas silviculturales aplicadas actualmente se centran en no promover la regeneración sino en minimizar daños en la masa forestal y estimular el crecimiento de árboles de "futura cosecha". Es importante recalcar de que no toda la información presentada aquí es necesariamente práctica o económica al momento de una potencial implementación. Sin embargo, se espera que sirva como punto de partida para aquellos interesados en el tema.



El mosaico forestal post-aprovechamiento

✂ Aunque los efectos del aprovechamiento selectivo en la vegetación pueden ser muy variables, y dependen de las condiciones iniciales del sitio y de los métodos empleados, se describen brevemente algunas características comunes a esta práctica. ✂ Generalmente, el aprovechamiento selectivo en bosques neotropicales de bajura involucra la extracción de unos pocos individuos de gran talla de especies comerciales en ciclos de corta de 20-50 años y la intensidad del aprovechamiento varía de menos de uno hasta diez árboles por hectárea (de Graaf 1986, Verissimo *et al.* 1992, Quirós y Finegan 1994, Uhl *et al.* 1997). En la mayoría de los casos, el manejo del bosque requiere de una inversión mínima en mano de obra después de la extracción, aunque en otros casos (pero en muy bajo número; c.f. Poore *et al.* 1989), se implementan tratamientos silviculturales pre- y post-cosecha. El refinamiento (o sea la eliminación de árboles deformes, sobremaduros o no comerciales), la corta pre-cosecha de lianas y la remoción de competidores de aquellos árboles de futura cosecha mediante el "raleo de liberación", son los tratamientos más comúnmente aplicados (de Graaf 1986, Quirós y Finegan 1994, Salick *et al.* 1995). Para una descripción más detallada de estos métodos ver Hutchinson (1993).

Bajo condiciones de no intervención, el dosel de los bosques húmedos y lluviosos de la bajura neotropical es discontinuo en el tiempo y el espacio debido a la ocurrencia crónica de claros producidos por la caída natural de árboles. Estos claros mantienen cerca del 10% del área del bosque bajo condiciones de dosel abierto en cualquier momento (Brokaw 1985a, Sanford *et al.* 1986, Uhl *et al.* 1988). En los claros naturales causados por la caída de árboles, el disturbio del suelo ocurre a escala de metros (Putz 1983, Ellison *et al.* 1993) y la pérdida de nutrimentos del suelo no aparenta ser importante (Vitousek y Denslow 1986, Uhl *et al.* 1988). El cambio más dramático en la disponibilidad de recursos se relaciona con los niveles de luz directa (Chazdon y Fetcher 1984), lo cual trae grandes consecuencias para la dinámica de la vegetación, como puede ser la aceleración del crecimiento de árboles jóvenes (Brokaw 1985b, Uhl *et al.* 1988, Clark y Clark 1992), el incremento en los niveles de producción de frutos (Levey 1988) y el rompimiento de la latencia de semillas en el suelo (Garwood 1989).

La extensión de la apertura del dosel a causa de la extracción de madera puede ser varias veces mayor que la apertura causada por la mortalidad natural de árboles en rodales no manejados (Jonkers 1987, Uhl y Vieira 1989, Verissimo *et al.* 1992). Una apertura excesiva del dosel debido a la tala selectiva puede incrementar la susceptibilidad al fuego (Holdsworth y Uhl 1997), retardar la regeneración de árboles debido a la competencia con lianas (Putz 1991), limitar el crecimiento y la sobrevivencia de especies de árboles colonizadoras de claros (Kennedy y Swaine 1992) y reducir la capacidad fotosintética (y por ende el crecimiento) de especies tolerantes a la sombra debido al fenómeno de fotoinhibición (Fetcher *et al.* 1996). La apertura de



caminos forestales, vías de arrastre y patios de acopio crean también diferentes hábitats asociados con altos niveles de luz, pero éstos (en contraste con los claros o zonas adyacentes) generalmente ofrecen oportunidades limitadas para el establecimiento de especies arbóreas debido a la compactación del suelo, altas temperaturas superficiales y substratos pobres en nutrientes (Nussbaum *et al.* 1995, Pinard *et al.* 1996, Guariguata y Dupuy 1997, Snook 1993). Todo ello impide el crecimiento de árboles a largo plazo (Nicholson 1965, Fox 1976, Greacen y Sands 1980). Es importante recalcar que los disturbios típicos causados por la tala no imitan necesariamente los disturbios naturales y que por ende queda mucho por aprender acerca de la regeneración de árboles en bosques intervenidos. Sin embargo, mediante un análisis de los principales factores que afectan el reclutamiento de árboles en rodales no manejados (como se tratará mayoritariamente en este trabajo), se espera que las implicaciones potenciales para el manejo del bosque sean aparentes al lector.

Los requisitos para la regeneración de árboles en bosques húmedos y lluviosos de bajura en el neotrópico conforman un *continuum* basado en la dependencia de luz para la germinación, establecimiento y crecimiento (Whitmore 1989). En un extremo de este *continuum* están las especies de árboles que sólo pueden regenerarse si la germinación es inducida por una apertura del dosel y/o perturbación a nivel del suelo, o si las plántulas requieren de ambientes de alta luminosidad que aseguren un crecimiento sostenido. Estas especies generalmente son dispersadas por animales o por el viento, alcanzan la madurez reproductiva a tamaños moderados, son de vida relativamente corta y producen cantidades copiosas de semillas muy pequeñas (< 1 gr.). Claramente, el reclutamiento de estas especies heliófitas llamadas "pioneras" en el bosque intervenido está ligado a los claros de tala, deslizamientos, bordes de caminos y vías de extracción (Fox 1976, Hawthorne 1993, Pinard *et al.* 1996, Guariguata y Dupuy 1997, Delgado *et al.* 1997).

En el otro extremo del *continuum* están las especies de árboles capaces de germinar, establecerse y crecer bajo dosel cerrado, que poseen frutos o semillas más grandes y que generalmente son dispersados por animales o por gravedad. En esta discusión se considerarán aquellas especies arbóreas heliófitas de larga vida cuyas semillas pueden germinar en condiciones de luz o de sombra, pero cuyas plántulas requieren claros del dosel para sobrevivir y desarrollarse como adultos (básicamente en las familias Apocynaceae, Bignoniaceae, Leguminosae y Meliaceae), así como especies de árboles tolerantes a la sombra que pueden establecerse y madurar en condiciones más sombreadas. En la siguiente sección se describen aspectos básicos sobre la reproducción sexual de árboles del dosel y cuáles son las implicaciones de este conocimiento al manejo forestal basado en regeneración natural.



Polinización y biología reproductiva

En muchos bosques neotropicales, los individuos de tamaño reproductivo de una misma especie de árbol del dosel usualmente se encuentran muy distanciados (Hubbell y Foster 1983, Lieberman y Lieberman 1994). Por otro lado, la mayoría de estas especies son consideradas auto-incompatibles (es decir, requieren del polen de un vecino de la misma especie para producir niveles altos de semillas; Bawa 1990). Estos dos atributos podrían hacer que, luego de la tala selectiva, una población de una especie dada sea propensa a una pérdida de variabilidad genética (por una reducción en el número de individuos reproductivos) y a una reducción en la producción de semilla a nivel del individuo ya que los potenciales "donantes" de polen más cercanos han sido extraídos.

Por esto, (y aunque el grado de transferencia de polen entre individuos de una misma especie parece ser muy alto en poblaciones naturalmente poco densas del bosque neotropical [Murawski 1995]), es razonable pensar que la explotación de madera afecte el proceso de polinización y que disminuya la producción de semilla de los individuos remanentes. Esto lo ha demostrado recientemente Murawski *et al.* (1994) en Asia (Sri Lanka). Esta hipótesis también es sustentada por observaciones en bosques de la Amazonía, donde una década después de la tala selectiva, la producción de frutos en muestras estadísticamente pareadas de árboles fue más alta en los individuos en bosque "no intervenido" (Johns 1992). Existe evidencia también de que la remoción de individuos de una misma especie luego de la tala selectiva pueda incrementar el grado de endogamia (autopolinización o polinización con los vecinos más cercanos) en los individuos remanentes. En la Isla de Barro Colorado, Panamá, Murawski y Hamrick (1991, 1992) encontraron niveles altos de auto-polinización (expresado como "tasa de exocruza") para varias especies de árboles en aquellos años con una baja densidad de individuos en floración. De manera similar, en la misma zona fue evidente la disminución en la viabilidad de las semillas (atribuida a la endogamia) en poblaciones de *Spondias mombin* (Anacardiaceae) comparada con poblaciones cercanas en áreas más grandes de bosque continuo (Nason *et al.* 1997). Un efecto potencial de la endogamia es que reduce tanto la producción como la calidad (viabilidad) de las semillas de aquellos árboles residuales. Resulta entonces intuitivo pensar de que luego de la tala selectiva exista una reducción en la producción de semillas a nivel de especie, particularmente si es una especie con niveles bajos de densidad poblacional. En este tipo de especies debería tenerse cuidado de no dejar individuos muy aislados con respecto a otros vecinos luego de la tala. El uso de técnicas de localización por satélite (GPS) puede ser una herramienta útil en estos casos.

Un reto particular con respecto al punto anterior lo presentan especies *dioicas*, o aquellas que presentan individuos con flores masculinas o femeninas en individuos separados. En un bosque protegido en Papua Nueva Guinea, Mack (1997) reportó que



la cantidad de semillas producidas por individuos hembra de la especie dioica del género *Aglaia* (Meliaceae) se correlacionó negativamente con la distancia al árbol macho más cercano. Independientemente del diámetro del tronco (lo que influye directamente en los niveles de producción de frutos como se verá más adelante), los individuos hembra de *Aglaia* a una distancia inferior a 200 m de cualquier individuo macho produjeron más cantidad de frutos. En un bosque bajo manejo resulta muy fácil talar inadvertidamente un exceso de individuos macho o hembra ya sea por falta de información básica o porque no fue posible identificar el sexo del individuo debido a inactividad reproductiva durante el momento de la tala. Las implicaciones del estudio anterior para el manejo de especies dioicas son importantes. Si la producción de frutos en estas especies depende de la distancia entre individuos de diferente sexo, maximizar la mayor densidad de machos alrededor de los árboles hembra debería ser una práctica razonable. Otros aspectos sobre producción de semillas y sus implicaciones para el manejo se discuten en la siguiente sección.



Fenología y producción de semillas

Aunque existen numerosos estudios fenológicos de árboles en bosques neotropicales, existe poca aplicación de este conocimiento al manejo forestal. Es bien sabido que a nivel de la comunidad (o sea, tomando en cuenta muchas especies) una clara estacionalidad en lo que es producción de flores y frutos es la norma en la mayoría de los bosques húmedos y lluviosos del neotrópico (Frankie *et al.* 1974, Foster 1982, Carabias-Lillo y Guevara 1985). A nivel de especie, la fenología reproductiva varía desde *continua* (más de un episodio reproductivo al año) hasta *supra-anual* (más de un año sin episodios reproductivos; ver Newstrom *et al.* 1994). A nivel de población (individuos de la misma especie), la actividad reproductiva es altamente variable, con altas fluctuaciones interanuales en la densidad de los individuos en floración (Murawski y Hamrick 1991, Hall *et al.* 1996). En consecuencia, es usual que en un año dado unos pocos árboles hagan una contribución desproporcionadamente alta a la producción total de semillas de una especie y por ende al eventual reclutamiento de plántulas (Schupp 1990, De Steven 1994, Forget 1996, 1997a). El conocer que ésta variación interanual es relativamente común para muchas especies (ver Fig. 1) tiene importantes implicaciones para la selección de árboles semilleros en bosques manejados: Si la variabilidad interanual en la producción de semillas es alta para una especie bajo manejo, sería entonces necesario mantener una adecuada dispersión espacial de árboles semilleros para asegurar el abastecimiento a nivel del rodal.

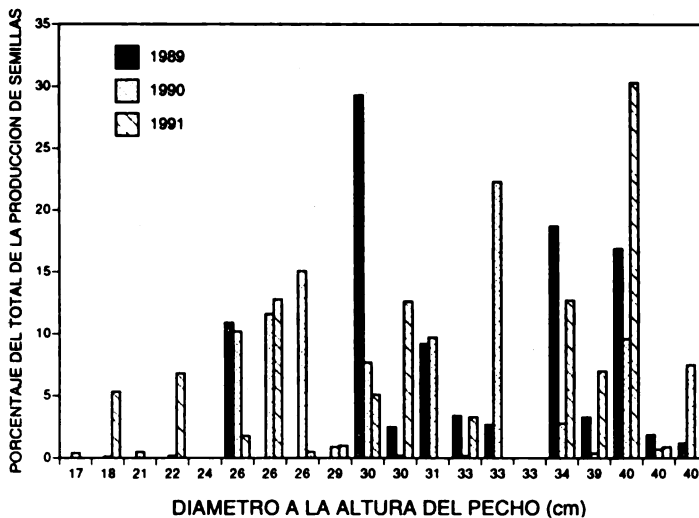


Figura 1. Variabilidad temporal en la producción de semillas en una muestra de 20 individuos de *Carapa procera* (Meliaceae) en bosque lluvioso primario en Guayana Francesa. Basado en datos provenientes de Forget (1996).



Sin embargo, la tala selectiva puede inducir cambios en el comportamiento fenológico de ciertas especies que podrían considerarse como "compensatorios". Por ejemplo, en el sureste Asiático, la tala selectiva tendió a estimular (acelerar) la producción de frutos en las clases de tamaño de árboles más pequeñas debido tal vez a incrementos en los niveles de luz luego de la extracción (Appanah y Abdul Manaf 1990; sin embargo, consultar Thomas y Appanah 1995 para una crítica a este estudio). Observaciones en Amazonía sugieren también que luego de la tala, los árboles adyacentes a caminos de extracción pueden producir más frutos que los que se encuentran dentro del bosque (Johns 1988). Aunque este efecto probablemente es de duración limitada ya que el dosel se va cerrando, la posibilidad de que ocurra un "pulso" en la producción de semillas después de la tala no puede descartarse. Además de la tala misma, los efectos potenciales de algunas prácticas silviculturales en la producción de semillas de árboles tampoco han sido bien estudiados como se describe a continuación.

Al igual que los casos arriba descritos, la aplicación de "raleos de liberación" como una práctica para proveer de mayor luminosidad a los árboles de futura cosecha, puede a la vez acelerar el calendario reproductivo del individuo. De manera similar, la corta de lianas antes del aprovechamiento para minimizar el daño a la masa forestal remanente o también para liberar de la competencia a árboles de futura cosecha (Putz 1991) puede promover la producción de frutos de individuos remanentes (Stevens 1987). Finalmente, resulta crítico tener información sobre el tamaño del árbol al momento de la primera reproducción para así mantener niveles adecuados de regeneración natural en especies maderables. Sin embargo, esta clase de información es muy limitada en el neotrópico y no puede derivarse indirectamente de estudios fenológicos ya que generalmente para éstos estudios se escogen deliberadamente los árboles más grandes y con sus copas mejor iluminadas. Sería adecuado entonces diseñar estudios dirigidos a determinar el diámetro mínimo a la reproducción de especies arbóreas en bosques bajo manejo. Sin esta información, la probabilidad de que un individuo de una especie dada sea talado sin haberse nunca reproducido es alta, más aún cuando los diámetros mínimos de corta son "reducidos" por una escasez paulatina de las mayores clases diamétricas. En la mayoría de los casos, los diámetros mínimos de corta son determinados por la demanda del mercado y por decisiones políticas, y no por la biología misma de la especie. En la siguiente sección se presenta y analiza información que puede ayudar a generar criterios ecológicos para la retención de árboles semilleros en bosques manejados, en particular sobre la disponibilidad espacial de semillas a nivel del rodal.



Restricciones espaciales en la disponibilidad de semillas: ¿Dónde dejar un árbol semillero?

Las semillas de árboles en bosques tropicales se distribuyen de manera no uniforme y restringida alrededor de la fuente parental (exceptuando posiblemente, a especies como *Carapa*, *Prioria* y *Mora* que dominan en bosques inundables). Aunque las distancias máximas de dispersión varían entre especies, las semillas casi siempre se concentran alrededor del árbol parental, ya sea que los propágulos son dispersados por el viento o por animales. Existen especies de árboles cuyas semillas son dispersadas por el viento y que pueden viajar más de 100 m desde el punto de origen en bosques no perturbados. Sin embargo, la mayoría (cerca del 75%) caen dentro de un radio de 30 m (Augspurger 1983, Augspurger y Hogan 1983, Kitajima y Augspurger 1989, Viana 1990, Sinha y Davidar 1992).

Lo mismo ocurre en especies cuyas semillas son dispersadas por animales. Más del 80% caen dentro de un radio no mayor a 40-50 m (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990, Clark y Clark 1984, Howe *et al.* 1985, Forget 1992, 1994; Medellín 1994). Vemos entonces que a nivel de la comunidad boscosa e independientemente del tipo de dispersión, la evidencia disponible indica que existe una alta restricción espacial a la dispersión de frutos y semillas para la mayoría de las especies. Los resultados de ocho años consecutivos de seguimiento de "lluvia" de semillas en 200 trampas colocadas dentro de una parcela de muestreo permanente de 50 ha en la Isla de Barro Colorado, Panamá, confirman lo anterior: La mayoría de las semillas de árboles son dispersadas en forma restringida tanto temporal como espacialmente (Harms 1997). Revisiones semanales del contenido de semillas en las trampas mostró que salvo para dos especies cuyas semillas son dispersadas por el viento (*Jacaranda copaia*, Bignoniaceae y *Terminalia amazonia*, Combretaceae), el resto de las especies arbóreas analizadas (más de 100) dispersaron frutos a unas pocas trampas durante el período de estudio (ver también Fig. 2). ¿Cuáles son las implicaciones de todos estos estudios para mantener niveles adecuados de semillas y así contribuir a la sostenibilidad biológica del rodal? ¿Qué relevancia tiene esta información para desarrollar criterios ecológicos en árboles semilleros?

Realmente son pocos los trabajos que incluyen recomendaciones de manejo basados en datos empíricos de patrones espaciales de dispersión. En rodales secundarios en Brasil dominados por *Vochysia maxima* (Vochysiaceae), una especie dispersada por el viento, Viana (1990) sugiere un *mínimo* de uno a dos árboles reproductivos por hectárea, con base en mediciones de patrones de dispersión. Aunque para la mayoría de las especies forestales el número de individuos que debe mantenerse por unidad de área, para garantizar una amplia cobertura de semilla, depende en gran parte del tamaño del individuo y del diámetro del árbol al momento de la primera reproducción, un mínimo razonable es quizá dos a tres árboles semilleros por hectárea (asumiendo un círculo de distribución de semillas de diámetro = 80 m, su área = 0,5 ha). No obstante, estas estimaciones son poco realistas *para una especie dada* ya que la densidad de individuos en madurez reproductiva de la mayoría



de especies de árboles es mucho más baja en bosques neotropicales (Hubell y Foster 1983, Lieberman y Lieberman 1994). Obviamente, es más factible mantener un número adecuado de árboles semilleros por hectárea si el objetivo del manejo es favorecer a un grupo de especies con requerimientos similares de regeneración (heliófitas, esciófitas) en vez de especies individuales.

En resumen, el hecho de que la dispersión de semillas de árboles es tanto espacialmente como temporalmente (discutido en la sección anterior) restringida debe ser tomado en cuenta a la hora de decidir *dónde* dejar un árbol semillero. Por ejemplo, retener un semillero cerca de una quebrada, o adyacente a un camino de extracción puede resultar ineficiente en términos de servir como fuente de regeneración. En otros casos, retener un árbol semillero cerca del borde de un claro debe también evaluarse con cuidado, ya que el riesgo de mortalidad de árboles ubicados en la periferia de los claros es más alta que aquellos ubicados lejos de los claros. Esto es debido a que los individuos que permanecen al borde de un claro desarrollan con el tiempo una copa muy asimétrica (y por ende más pesada de un lado que de otro) hacia el centro del claro, ya que hay más luz en esta zona. Esto hace que los individuos se vuelvan muy propensos a caerse hacia el lado con mayor asimetría (Young y Hubbell 1991, Young y Perkocho 1994). Obviamente, existen circunstancias en las que se justifica mantener un árbol semillero al borde de un claro, en particular en aquellas especies cuya regeneración está ligada a estos mismos ambientes. Por ejemplo, en un bosque estacionalmente seco sometido a tala moderada ($2-10 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) en Lomerío, Bolivia, las plántulas de especies comerciales como *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae), *Anadenanthera colubrina*, *Centrolobium microchaete* (ambas Leguminosae) y *Cedrela fissilis* (Meliaceae) se encuentran casi exclusivamente en claros del dosel (Guzmán 1997) pero

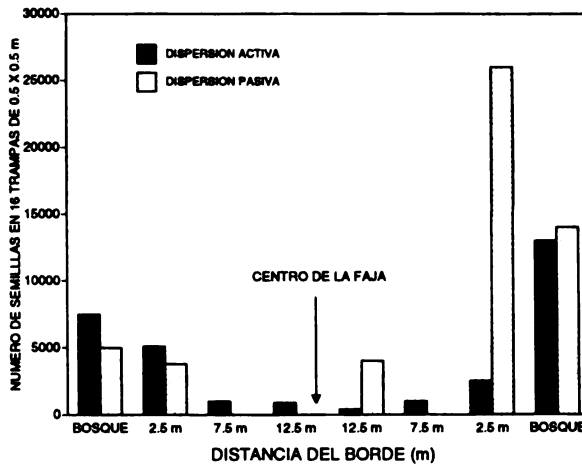


Figura 2. Número promedio de semillas atrapadas durante un año de muestreo a lo ancho de una faja de aprovechamiento (tala rasa) de 30 m x 150 m en Palcazú, Perú. Dispersión activa se refiere a aquellas especies ubicadas no directamente encima de las trampas. Dispersión pasiva se refiere a aquellas especies con individuos que fructifican directamente encima de las trampas. Nótese la dramática disminución en el aporte de semillas a unos pocos metros del bosque sin intervenir. Modificado de Gorchoff *et al.* (1993).



la mayoría de los árboles reproductivos se encuentran en el bosque cerrado. Al menos para estas especies, resulta necesario mantener árboles semilleros cerca de los bordes de claros para incrementar la probabilidad de que las semillas caigan en un substrato adecuado para el establecimiento exitoso de las plántulas. Dejando a un lado los factores espaciotemporales y como se discute en el siguiente párrafo, el conocer algunos factores que afectan la calidad y cantidad de semillas a nivel del individuo puede también arrojar información útil con el fin de generar lineamientos para retener árboles semilleros en bosques manejados.

Es bien sabido que atributos como tamaño y forma del tronco e índice de iluminación de la copa (*sensu* Dawkins y Field 1978) son predictores comunes de la calidad y la cantidad de semillas producidas a nivel del individuo en bosques manejados (Magalhaes 1982). Además, en la mayoría de los casos, el diámetro a la altura del pecho (dap) se correlaciona de manera positiva con la producción de semillas a nivel del individuo (Sarukhán 1980, Leighton y Leighton 1982, Peters 1990, Chapman *et al.* 1992). Sin embargo, es importante notar que el tamaño promedio de las semillas puede variar sustancialmente entre individuos de una misma especie con dap similar como lo reportaron Howe y Richter (1982) en una población de 46 árboles de *Virola surinamensis* (Myristicaceae) en Panamá. Estos autores también reportaron que diferencias menores en el peso de las semillas produjeron una variación considerable en la acumulación de materia seca de las plántulas (en este y en casi todos los casos, las plántulas grandes siempre provienen de semillas grandes y viceversa). Además, plántulas más grandes provenientes de una misma población de semillas tienden a tener mayores tasas de sobrevivencia que las más pequeñas (De Steven 1994). Por otro lado, semillas grandes tienden a conservar más su potencial germinativo con respecto a semillas pequeñas cuando hay pérdida de tejido por herbivoría (Denslow 1980, Harms y Dalling 1997). Resumiendo, el individuo más grande tiende a producir más semilla; además, semillas más grandes tienden a producir plántulas más vigorosas. Pero no necesariamente el individuo más grande produce a la vez semillas más grandes. Veamos a continuación una aplicación concreta al manejo forestal.

Un estudio realizado en bosques bajo producción comercial dominados por *Carapa nicaraguensis* (Meliaceae), al norte de Costa Rica, se enfocó en determinar cuál era el mejor árbol semillero en términos de la calidad de la semilla ¹. El dap mínimo de árboles reproductivos de *Carapa* es de 40 cm aproximadamente y el dap máximo es de unos 2 m (McHargue y Hartshorn 1983). Se encontró que cerca del 50% del total de la producción de semillas, en términos de área del rodal, proviene de la clase diamétrica 40-60 cm. Esto no es sorprendente. En parte se debe a que los individuos más pequeños de especies tolerantes a la sombra son más abundantes por unidad de área que los más grandes (la clásica distribución diamétrica en "J" invertida). Sin embargo, las clases diamétricas más pequeñas de *Carapa* produjeron las semillas que generaron las plántulas más vigorosas (en términos de peso seco) lo que les conferiría una ventaja comparativa con respecto a aquellas plántulas germinadas de semillas más pequeñas que generalmente provienen de árboles de mayor diámetro. Este estudio de caso en *Carapa* sugiere que los individuos más grandes no son siempre necesariamente los "mejores" árboles semilleros. Este tipo de estudio tendría una clara justificación práctica para una multitud de especies forestales del bosque neotropical.

¹ Rodolfo Peralta. TECNOFOREST, Costa Rica. Datos inéditos.



Dispersión de semillas en bosques bajo manejo: viento vs. fauna y las implicaciones para la retención de árboles semilleros

La mayoría de especies forestales neotropicales con semillas livianas dispersadas por el viento dependen casi exclusivamente de claros del dosel o de grandes perturbaciones para su crecimiento sostenido (p.ej., Augspurger 1983, 1984; Snook 1993). Las semillas dispersadas por el viento (ver Fig. 3) tienden a caer en mayores cantidades en claros que bajo dosel cerrado (Augspurger y Franson 1988, Loiselle *et al.* 1996), porque la deposición de semilla en los claros es favorecida por turbulencias de aire que se crean en los mismos (Burrows 1975). Resulta obvio pensar que si la tala selectiva cambia los patrones del viento sobre el dosel, ésta puede afectar las distancias de dispersión y los patrones de deposición de semillas en especies forestales dispersadas por el viento. Es importante entonces conocer la dirección prevaleciente del viento y la distribución de los claros para desarrollar estrategias que busquen maximizar la función de los árboles semilleros de especies dispersadas por el viento, tal como lo implementaron Stanley y Gretzinger (1996) para la caoba, *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) en Petén, Guatemala.

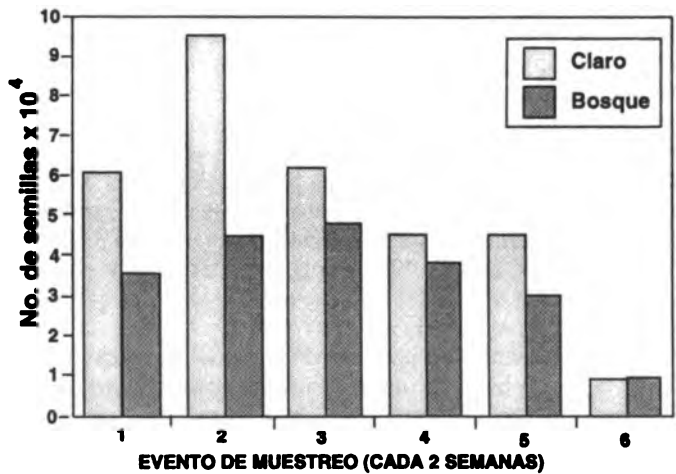


Figura 3. Número de semillas de especies dispersadas por el viento colectadas durante seis eventos de muestreo (Marzo-Mayo 1984) en el bosque húmedo Barro Colorado, Panamá. Los datos provienen de 43 localidades de claro vs. bosque adyacente en donde se colocaron pares de trampas de semillas. La poca diferencia entre claros y bosque en el último evento se debe probablemente a que el pico de dispersión de especies dispersadas por el viento estaba finalizado. Modificado de Augspurger y Franson (1988).



Sin embargo, decidir *dónde* dejar árboles semilleros en especies cuyos frutos son dispersados por vertebrados es más problemático comparado con las especies dispersadas por el viento. No es nada fácil predecir dónde va a caer la mayoría de los frutos o semillas de especies dispersadas por animales dada la variabilidad asociada con el tipo de dispersor (ya sea terrestre o aéreo), la calidad del fruto (su contenido calórico) y la estructura del hábitat del bosque. Todo ello puede crear un escenario de muchas interacciones que rigen el proceso de regeneración. Para una especie de árbol dada, la dispersión de semillas por medio de diferentes especies de frugívoros puede variar con los patrones de deposición de las mismas (agrupadas *vs.* esparcidas, o cerca *vs.* lejos del árbol parental) y con el patrón de movimiento del dispersor. Asumiendo que una especie dada depende de ciertos dispersores para maximizar sus niveles de regeneración (ver por ejemplo, la Fig. 4), debemos profundizar un poco en *qué* hace un dispersor animal en términos de regenerar una planta y como la actividad maderera puede influir en el papel de la fauna dispersora. Los cuatro siguientes párrafos tocan estos puntos.

Schupp (1993) sostiene que el papel de la dispersión de semilla por medio de animales puede ser cuantificada en términos de "efectividad de dispersión" (la contribución que un dispersor hace a la futura reproducción de una planta), y la define como el producto de componentes cuantitativos (número de visitas del dispersor y/o número de semillas dispersadas por visita) y cualitativos (calidad del procesamiento de la semilla y/o calidad de los patrones de deposición de semillas). Además, este autor afirma que para una especie de planta dada, no todos los dispersores participan en igual proporción en cada componente. En particular, la calidad de la deposición de semillas, o la probabilidad de que una semilla dispersada (ya sea defecada o regurgitada)

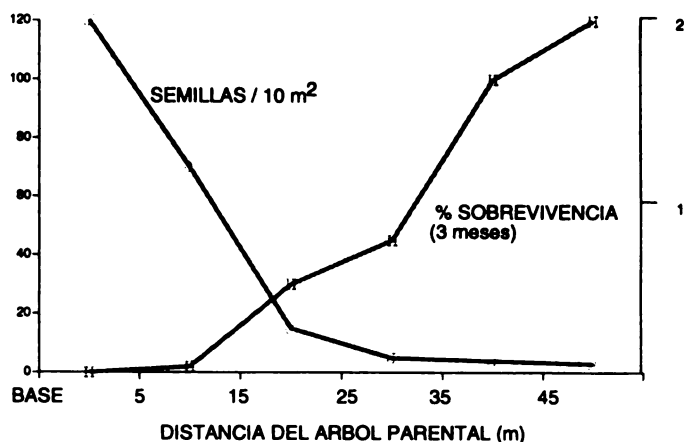


Figura 4. Patrones de dispersión de semillas (curva de la izquierda) y sobrevivencia de plántulas (curva de la derecha) en el árbol *Virola surinamensis* en bosque húmedo en Barro Colorado, Panamá. Las semillas que logran sobrevivir más son aquellas dispersadas lejos del árbol parental por tucanes y otras aves frugívoras grandes (crácidos). Al menos en esta especie, el papel de la fauna dispersora puede ser crítico para un reclutamiento sostenido. Modificado de Howe (1990).



produzca un individuo adulto (o sea, si se favorece el reclutamiento cerca o lejos del árbol parental, en bosque cerrado o en un claro), es un componente crucial al evaluar la efectividad de la dispersión por un agente biótico particular. Por lo tanto, la cuantificación de la eficiencia de un grupo dado de dispersores vertebrados puede ser empleada como un índice para determinar el "mejor" agente dispersor de una especie dada bajo manejo. Esta clase de información podría ser usada para evaluar prioridades de conservación de la vida silvestre en bosques bajo producción de madera. Hay mucha información tanto empírica como teórica sobre la dispersión de frutos y semillas por vertebrados en bosques neotropicales (Fleming y Estrada 1993, Levey *et al.* 1994), y sería recomendable aplicar algunas de estas investigaciones en bosques bajo manejo.

La tala selectiva tiene el potencial de influir en los patrones espaciales de dispersión de semillas por vertebrados ya que por un lado se altera la composición de la fauna y por otro pueden ocurrir cambios en el comportamiento de la misma. Por ejemplo, los animales frugívoros del dosel (primates y aves) podrían evitar claros recientes, por lo que sería poco probable que depositaran semillas en estos lugares (Forget y Sabatier 1997). Estudios sobre dispersión de semillas (Gorchov *et al.* 1993) revelaron que varias especies de aves nunca llegaron al centro de una faja de corta de apenas 30 m de ancho rodeada de bosque primario en la Amazonía Peruana. Las aves frugívoras, que constituyen un grupo funcional importante en la dispersión de semillas de árboles del dosel (Howe y Smallwood 1982, Levey *et al.* 1994), son sensibles a la tala (ver Tabla 1) aunque la susceptibilidad al hábitat puede variar con la especie (Johns 1991, Thiollay 1992).

Tabla 1. El porcentaje de cambio con respecto a bosque sin intervenir (control) en la abundancia de varios grupos de aves clasificadas ya sea por su preferencia de hábitats o por grupo funcional luego de 1 y 10 años de la tala selectiva en un bosque de la Guayana Francesa. Modificado de Thiollay (1992).

HÁBITAT	No. DE ESPECIES	% DE CAMBIO EN ABUNDANCIA RESPECTO A BOSQUE SIN INTERVENIR (CONTROL) LUGO DE	
		1 AÑO	10 AÑOS
SOTOBOSQUE	23	- 70	- 75
ESTRATO MEDIO (NECTARIVOROS Y FRUGIVOROS)	13	- 24	- 41
DOSEL	76 (Frugívoros pequeños)	+ 42	+ 4
	27 (Frugívoros grandes)	- 22	- 25
CLAROS PEQUEÑOS	21	- 20	- 31
VEG. SECUNDARIA	18	+ 106	+ 297
BORDE DE BOSQUE Y CLAROS GRANDES	17	+ 160	+ 733



El efecto de cambios en la abundancia y riqueza de monos (primates) sobre la regeneración arbórea en bosques intervenidos también merece atención. En algunos bosques neotropicales, las semillas dispersadas por monos pueden viajar cientos de metros desde la fuente parental (Estrada y Coates-Estrada 1986, Julliot 1996). No obstante, la dispersión que realizan los monos ha sido valorada como de poca "importancia" para el reclutamiento de árboles debido a que éstos tienden a defecar semillar en grandes concentraciones (Julliot 1997); esta alta densidad puede hacer que las probabilidades de mortalidad debido a infección por patógenos aumenten en las plántulas que emergen (Howe 1990). Sin embargo existe evidencia de que los monos pueden ser dispersores "eficientes" de semillas ya que pueden defecar las mismas en sitios que ofrecen una alta probabilidad de supervivencia como lo demostraron Forget y Sabatier (1997) en Guayana Francesa. Como quiera que sea, todavía no se cuenta con evidencias claras que demuestren que la reducción en la abundancia de primates frugívoros en bosques intervenidos tiene consecuencias en la regeneración exitosa de los árboles. Si futuras investigaciones sobre el papel de los monos frugívoros revelan que son importantes en el reclutamiento de árboles, será necesario considerar estas implicaciones al aplicar ciertos tratamientos silviculturales. Por ejemplo, la corta de lianas antes de la tala puede ser potencialmente dañina para la población de primates (y eventualmente para la regeneración de ciertas especies de árboles) dado que se reduce su acceso a las copas de otros árboles (Putz *et al.* en prensa).

Sin embargo, no todas las semillas que se dispersan va a generar nuevos individuos. La depredación de semillas es tal vez el impedimento mayor para la regeneración de árboles en los bosques neotropicales, aunque los niveles pueden variar dramáticamente entre especies (Terborgh *et al.* 1993, Chapman y Chapman 1996), así como entre años para una especie en particular (Schupp 1990). Más aún, el tipo de hábitat dentro del bosque puede también influir en los niveles de depredación de semillas. Por ejemplo, Schupp (1988) y Schupp y Frost (1989) demostraron que la mortalidad de semillas y de plántulas puede ser mucho más alta en claros que bajo dosel cerrado, probablemente debido a la abundancia de roedores que prefieren alimentarse en los claros (Forget 1997b). Por otro lado, un estudio comparativo sobre los niveles de depredación de semillas en dos especies de árboles dispersados por vertebrados en fajas de aprovechamiento (bosque cortado a tala rasa) en Palcazú, Perú, mostró que la depredación de semillas fue significativamente mayor en zonas de bosque no intervenido que en las mismas fajas para una especie (*Pouteria* sp., Sapotaceae), en tanto que para otra (*Macoubea guianensis*, Apocynaceae) el patrón fue inverso (Notman *et al.* 1996). Esta evidencia indica que para definir criterios de selección de árboles semilleros de especies dispersadas por vertebrados se debe tener en cuenta la importancia de la depredación en la regeneración de árboles, la cual aunque resulta casi imposible impedir, probablemente varía entre hábitats en los bosques intervenidos.

Todos estos antecedentes sugieren que aunque las directrices actuales del manejo forestal enfatizan la importancia de mantener compartimentos no intervenidos como refugio para la fauna del bosque, esta recomendación no necesariamente implica que la función de dispersión de semillas, ejercida al menos por la comunidad de vertebrados, se mantendrá en los compartimentos vecinos intervenidos. Se justifican, entonces, nuevas investigaciones que evalúen las relaciones funcionales entre los compartimentos de bosque bajo tala selectiva y zonas no intervenidas en los procesos de dispersión de semilla por parte de la fauna dispersora.



Cacería y fragmentación: ¿es la fauna importante para la producción sostenible?

Si bien es cierto que muchas especies maderables que se aprovechan actualmente en el neotrópico son dispersadas por el viento (para las cuales la discusión en esta sección no cobra mucha importancia), un número no menos importante de especies comerciales (Fig. 5) también son dispersadas por mamíferos y aves (Martini *et al.* 1994, Hammond *et al.* 1996).

La cacería puede llegar a ser intensa en bosques bajo manejo (Bennett y Dahaban 1995, Rumiz *et al.* en prensa), ya sea por las mismas cuadrillas de obreros durante la extracción o por que los caminos construidos facilitan el acceso al bosque por las comunidades aledañas. En general, las especies preferidas son las grandes aves (crácidos) y mamíferos (Redford y Robinson 1987, Redford 1992, Bodmer 1995), muchas de las cuales como ya se mencionó, actúan como dispersoras de frutos y semillas. En el trópico húmedo hay cada vez más evidencia de que para algunas especies, los cambios y/o disminuciones en las comunidades de mamíferos debido a la caza y/o a la fragmentación del bosque disminuyen las tasas de reclutamiento de árboles (Dirzo y Miranda 1991, Leigh *et al.* 1993, Asquith *et al.* 1997; consultar también

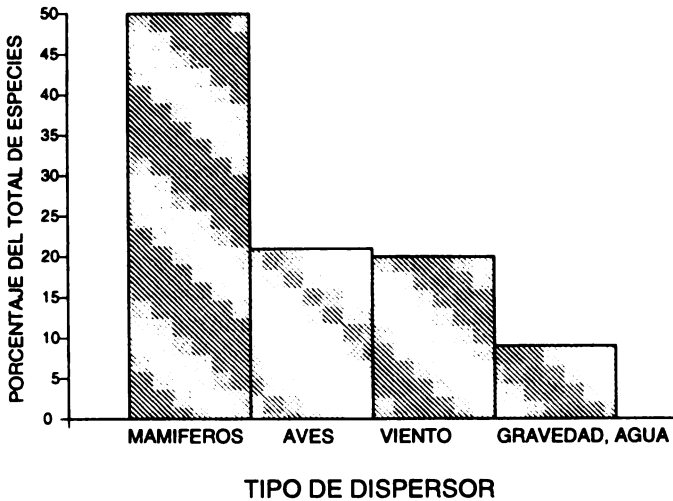


Figura 5. El porcentaje del total del número de especies maderables comerciales de los bosques lluviosos de Guyana Francesa y Surinam que son dispersadas directamente por mamíferos, aves, viento, y otros agentes. Modificado de Hammond *et al.* (1996)



Chapman y Chapman 1995; sin embargo, ver a Harrington *et al.* 1997 para una excepción). Por ejemplo, la caza de roedores grandes como agutíes y pacas (en los géneros *Agouti*, *Dasyprocta* y *Myoprocta*) puede ser detrimental para la regeneración de muchas especies de árboles. Estos animales entierran las semillas para luego recobrarlas, pero muchas no son encontradas y terminan por germinar (Halwachs 1986, Forget y Milleron 1992, Forget 1996). Por ejemplo, Forget (1994) encontró en Guyana Francesa, que luego de ochos meses de observación, la mayor parte de las semillas caídas debajo de árboles adultos de *Vouacapoa americana* (Leguminosae) no produjeron plántulas (o sea, fueron depredadas) y que virtualmente todas las plántulas que emergieron provenían de semillas enterradas por las especies de roedores grandes *Myoprocta exilis* y *Dasyprocta leporina*.

Probablemente es tiempo de diseñar estudios rigurosos para investigar si realmente los patrones de reclutamiento de las principales especies comerciales dispersadas por vertebrados en bosques manejados se alteran debido ya sea a la ausencia de ciertos dispersores, o por una sobre-abundancia de depredadores de semilla (como roedores pequeños; ver p.ej., Asquith *et al.* 1997) en fragmentos de bosque constantemente perturbados por cacería.



Conclusiones

En esta revisión se han destacado los principales factores que influyen en el reclutamiento de árboles en los bosques húmedos y lluviosos de la bajura neotropical y se ha discutido cómo esta información podría ser utilizada para incrementar o por lo menos mantener niveles adecuados de regeneración natural en bosques manejados con propósitos de explotación maderera. El lector podrá haber apreciado que de hecho, en muchos de estos bosques, existen restricciones biológicas inherentes a que la regeneración natural sea una opción de manejo comercial: Alta variabilidad espacio-temporal en la disponibilidad de semillas, alta depredación, bajas densidades de individuos de tamaño reproductivo y un "excesivo" papel de la fauna para la regeneración de muchas especies. De hecho, estos aspectos han sido un argumento fuerte contra el concepto de manejo sostenible del bosque tropical (Wyatt-Smith 1987). Sin embargo, es probable que en alguna medida esta sea una percepción sesgada. Se desconfía de la regeneración natural básicamente porque se desconoce cómo funciona y qué factores la gobiernan. En algunos países neotropicales por ejemplo, la legislación forestal exige el establecimiento de regeneración artificial en bosques intervenidos. En muchos casos, estas prácticas han resultado negativas para la estructura del bosque y su diversidad biológica (ver p. ej., Mason 1996).

Una mayor investigación sobre ecología aplicada a la regeneración puede complementar en buena medida el conocimiento silvicultural existente en el neotrópico. Por ejemplo, a menudo se argumenta que por razones prácticas, el manejo forestal en bosques con alta diversidad de especies debe enfocarse en "gremios" ecológicos basados en sus preferencias de luz para el establecimiento y crecimiento sostenido (ver p. ej. Welden *et al.* 1991), y no en especies individuales (Panayotou y Ashton 1992). Sin embargo, el manejo basado solamente en gremios según preferencias por luz para el crecimiento diamétrico, puede dejar de lado diferencias biológicas importantes entre especies a nivel de sus semillas. Además de las manipulaciones silviculturales aplicadas a un rodal para lograr un crecimiento diamétrico sostenido (o sea, manipulando la luz para producir más volumen de madera), la inclusión de los requisitos ecológicos a nivel de semilla como información silvicultural podría mantener, al mismo tiempo, densidades adecuadas de especies de interés (ver Stanley y Gretzinger 1996 y Stanley 1997 para una discusión sobre el uso de un índice silvicultural que combina ambos componentes).

Ahora más que nunca, el manejo del bosque natural en el neotrópico debe afianzarse en la biología. En muchos lugares donde se explota la madera, el conocimiento ecológico de la regeneración forestal es todavía rudimentario o no ha sido transferido de manera apropiada. Aunque se requiere mucha investigación aplicada sobre la ecología de la regeneración en bosques manejados, la implementación de lo que hasta ahora se conoce es igualmente importante y puede ayudar a lograr un mejor balance entre el aprovechamiento, la conservación de la biodiversidad y el objetivo a veces ilusorio de un manejo forestal sostenible.



Bibliografía

- Alvarez-Buylla, E. R.; Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* (Alemania) 84 (3) : 314-325.
- Appanah, S.; Mohd. Rasol. Abd. Manaf. 1990. Smaller trees can fruit in logged dipterocarp forests. *Journal of Tropical Forest Science* (Malasia) 3(2) : 80-87.
- Asquith, N. M.; Wright, S. J.; Clauss, M. J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? evidence from Panamá. *Ecology* (EE.UU.) 78 (3) : 941-946.
- Augspurger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* (G.B.) 71 (3) : 759-771.
- _____. 1984. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* (EE.UU.) 65 (6) : 1705-1712
- _____.; Hogan, K. P. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). *American Journal of Botany* (EE.UU.) 70 (7) : 1031-1037.
- _____.; Franson, S. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light gaps and forest sites in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.) 4 (3) : 239-252.
- Baur, G. N. 1964. The ecological basis of rain forest management. Sidney, Australia, Forestry Commission, New South Wales. 499 P.
- Bawa, K. S. 1990. Plant pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* (EE.UU.) 21: 399-422.
- Bennett, E. L.; Dahaban, Z. 1995. Wildlife responses to disturbances in Sarawak and their implications for forest management. In Primack, R. B., and Lovejoy, T. E. (Eds). *Ecology, Conservation, and Management of Southeast Asian Rainforests*. New Haven, CT, EE.UU., Yale University Press. p. 66-86.
- Bodmer, R. E. 1995. Managing Amazonian wildlife: biological correlates of game choice by detribalized hunters. *Ecological Applications* (EE.UU.) 5: 872-877.
- Brokaw, N. V. L. 1985a. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In Pickett, S. T. A. and White, P. S. (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando, EE.UU., Academic Press. p. 53-69.
- _____. 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* (EE.UU.) 66: 682-687.
- Bruenig, E. F. 1996. Conservation and management of tropical rainforests: an integrated approach to sustainability. New York, EE.UU., CAB International. 339 p.
- Burrows, F. M. 1975. Wind-borne seed and fruit movement. *New Phytologist* (EE.UU.) 75 : 405-418.
- Carabias-Lillo, J.; Guevara-Sada, S. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada. Los Tuxtlas, Veracruz. In Gómez-Pompa, A. and del Amo R., S. (Eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Méx., Editorial Alhambra. p. 27-66.
- Chapman, C. A.; Chapman, L. J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* (EE.UU.) 9 (3) : 675-678.
- _____.; Chapman, L. J. 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.) 12 : 491-504.
- _____.; Chapman, L. J.; Wangham, R.; Hunt, K.; Gebo, D.; Gardner, L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* (EE.UU.) 24: 527-531.
- Chazdon, R. L.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* (G.B.) 72 (2) : 553-564.



- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen–Connell model. *American Naturalist* (EE.UU.) 124: 769-788.
- _____; Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* (EE.UU.) 62 (3) : 315-344.
- Dawkins, H. C.; Field, D. R. B. 1978. A long-term surveillance system for British woodland vegetation. Department of Forestry. Oxford University, Oxford, G.B. s.p.
- Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico no. 298. 38 p.
- Denslow, J. S. 1980. Notes on the seedling ecology of large seeded species of Bombacaceae. *Biotropica* (EE.UU.) 12 (3) : 220-222.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.) 10: 369-383.
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. *In* Price, P.W.; Lewinsohn, T.M.; Fernandes, G. W.; Benson, W. W. (Eds.), *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. New York, EE.UU., John Wiley, p. 273-287.
- Dykstra, D. P.; Heinrich, R. 1996. FAO model code of forest harvesting practice. FAO, Rome, It. 85 p.
- Ellison, A. M.; Denslow, J. S.; Loiselle, B. A.; Brenes, D. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* (EE.UU.) 74 (6) : 1733-1749.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. *In* Estrada, A. and Fleming, T. H. (Eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk, The Netherlands, p. 93-104.
- Fetcher, N.; Haines, B. L.; Cordero, R. A.; Lodge, D. J.; Walker, L. R.; Fernández, D. S.; Lawrence, W. T. 1996. Responses of tropical plants to nutrients and light on a landslide in Puerto Rico. *Journal of Ecology* (G.B.) 84 (3) : 331-341.
- Fleming, T. H.; Estrada, A. (Eds.). 1993. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Belgium, Kluwer Academic Publishers., s.p.
- Forget, P. M. 1992. Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpinaceae), a large-seeded tree in French Guiana. *Biotropica* (EE.UU.) 24 : 146-156.
- _____. 1994. Recruitment patterns of *Vouacapoia americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* (EE.UU.) 26 (4) : 408-419.
- _____. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.) 12: 751-761.
- _____. 1997a. Ten-year seedling dynamics in *Vouacapoia americana* in French Guiana: A hypothesis. *Biotropica* (EE.UU.) 29: 124-126.
- _____. 1997b. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rainforest in French Guiana. *Journal of Ecology* (G.B.) 85: 693-703.
- _____; Milleron, T. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panamá. *Oecologia* (Alemania) 87: 596-599.
- _____; Sabatier, D. 1997. Dynamics of the seedling shadow of a frugivore-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.) 13: 767-773.
- Foster, R. B. 1982. The seasonal rhythms of fruitfall on Barro Colorado Island. *In* Leigh, E. G. Jr.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. (Eds.), *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Washington, EE.UU., Smithsonian Institution Press. p. 151-172.



- Fox, J. E. D.** 1976. Constraints on the natural regeneration of tropical moist forest. *Forest Ecology and Management (Holanda)* 1 (1) : 37-65.
- Frankie, G. W., Baker, H. G.; Opler, P. A.** 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical-wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology (G.B.)* 62 (3) : 881-919.
- Garwood, N. C.** 1989. Tropical seed banks: a review. In **Leck, M. A.; Parker, V. T.; Simpson, R. L.** (Eds.), *Ecology of soil seed banks*. San Diego, EE.UU., Academic Press. p. 149-209.
- Gorchov, D. L.; Comejo, F.; Ascorra, C.; Jaramillo, M.** 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio (Holanda)* 107/108: 339-349.
- Graaf, N. R. DE.** 1986. A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname. Wageningen, The Netherlands, Agricultural University. 250 p.
- Greacen, E. L.; Sands, R.** 1980. Compaction of forest soils. A review. *Australian Journal of Soil Research* 18: 163-189.
- Guariguata, M. R.; Dupuy, J. M.** 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica (EE.UU.)* 29: 15-28.
- Guzmán, R. A.** 1997. Caracterización y clasificación de especies forestales en gremios ecológicos en el bosque sub-húmedo estacional de la región de Lomerío, Santa Cruz, Bolivia. Tesis Mag. Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 94 p.
- Hall, P.; Walker, S.; Bawa, K. S.** 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. *Conservation Biology (EE.UU.)* 10: 757-768.
- Hallwachs, W.** 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol *Hymenaea courbaril* (Leguminosae). In **A. Estrada; T. H. Fleming** (Eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht, The Netherlands, Dr. W. Junk. p. 285-305.
- Hammond, D. S.; Gourlet-Fleury, S.; Van Der Hout, P.; Ter Steege, H.; Brown, V. K.** 1996. A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecology and Management (Holanda)* 83 (1-2) : 99-116.
- Harms, K. E.** 1997. Habitat-specialization and seed dispersal in a neotropical forest. Thesis Ph.D., Princeton, EE.UU., Princeton University. s.p.
- _____.; **Dalling, J. W.** 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology (G.B.)* 13: 617-621.
- Harrington, G. N.; Irvine, A. K.; Crome, F. H. J.; Moore, L. A.** 1997. Regeneration of large-seeded trees in Australian rainforest fragments: a study of higher-order interactions. In **Laurance, W. F. and Bierregaard, R. O.** (Eds.), *Tropical Forest Remnants*. Chicago, EE.UU., University of Chicago Press. p. 292-303.
- Hawthorne, W. D.** 1993. Forest regeneration after logging. ODA Forestry Series. No. 3. s.p.
- Holdsworth, A. R.; Uhl, C.** 1997. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potential for fire reduction. *Ecological Applications (EE.UU.)* 7: 713-725.
- Howe, H. F.** 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. In **Bawa, K. S.; Hadley, M.**, (Eds.). *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. UNESCO. Man and the Biosphere Series. v. 7. p. 191-218.
- _____. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: where does the paradigm stand? *Vegetatio (Holanda)* 107/108: 3-13.
- Howe, H. F.; Richter, W. M.** 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*: a within and between tree analysis. *Oecologia (Alemania)* 53: 347-351.
- _____.; **Smallwood, J.** 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics (EE.UU.)* 13: 201-228.



- _____.; Schupp, E. W.; Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* (EE.UU.) 66: 781-791.
- Hubbell, S. P.; Foster, R. B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In Sutton, S. L., Whitmore, T. C., and Chadwick, A. C. (Eds.), *Tropical rainforest: ecology and management*. Oxford, G.B., Blackwell. p. 25-41.
- Hutchison, I. D. 1993. Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del tópicó húmedo. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico no. 7. 32 p.
- IUCN. 1992. *Conserving biological diversity in managed tropical forests*. Gland, Switzerland, IUCN. 244 p.
- Johns, A. D. 1988. Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* (EE.UU.) 20: 31-37.
- _____. 1991. Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.) 7: 417-437.
- _____. 1992. Species conservation in managed tropical forests. In Whitmore, T. C.; Sayer, J. A. (Eds.), *Tropical Deforestation and species extinctions*. London, G.B., Chapman and Hall. p. 15-53.
- Johns, J.S.; Barreto, P.; Uhl, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the Eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* (Holanda) 89: 59-77.
- Johnson, N.; Cabarle, B. 1993. *Sobreviviendo a la tala: manejo del bosque natural en los trópicos húmedos*. Washington D.C., EE.UU., World Resources Institute. 71 p.
- Jonkers, W. B. J. 1987. *Vegetation structure, logging damage, and silviculture in a tropical rain forest in Suriname*. Wageningen, The Netherlands, Agricultural University. 172 p.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology* (EE.UU.) 17: 239-258.
- _____. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rainforest. *Journal of Ecology* (G.B.) 85: 431-440.
- Kennedy, D. N.; Swaine, M. D. 1992. Germination and growth of colonizing species in artificial gaps of different sizes in dipterocarp rain forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* (G.B.) 335: 357-366.
- Kitajima, K.; Augspurger, C. K. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology* (EE.UU.) 70: 1102-1114.
- Leigh, E. G.; Wright, S. J.; Herre, E. A.; Putz, F. E. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* (G.B.) 7: 767-102.
- Leighton, M.; Leighton, D. R. 1982. The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: Howler monkeys (*Alouatta palliata*) in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica* (EE.UU.)14: 81-90.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* (EE.UU.) 69: 1076-1089.
- _____.; Moermond, T. C.; Denslow, J. S. 1994. Frugivory: an overview. In McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespeneide, H. A. ; Hartshorn, G. S.(Eds.), *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rainforest*. Chicago, EE.UU., University of Chicago Press. p. 282-294.
- Lieberman, M.; Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. In McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespeneide, H. A.; Hartshorn, G. S.(Eds.). *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rainforest*. Chicago, EE.UU., University of Chicago Press. p. 106-119.



- Loiselle, B. A.; Ribbens, E.; Vargas, O.** 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* (EE.UU.) 28: 82-95.
- Mchargue, L. A.; Hartshorn, G. S.** 1983. *Carapa guianensis*. In Janzen, D. H. (Ed.), *Costa Rican Natural History*. Chicago, EE.UU., University of Chicago Press. p. 206-207.
- Mack, A. L.** 1997. Spatial distribution, fruit production and seed removal of a rare, dioecious canopy tree species (*Aglaia* aff. *flavida* Merr. et Perr.) in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.)13: 305-316.
- Magalhaes, L. M. S.** 1982. Producao de sementes de essencias nativas em floresta primaria na Amazonia. *Acta Amazonica* (Bra.) 12: 257-262.
- Martini, A. M. Z.; De A. Rosa, N.; Uhl, C.** 1994. An attempt to predict which Amazonian tree species may be threatened by logging activities. *Environmental Conservation* (G.B.) 21: 152-162.
- Mason, D.** 1996. Responses of Venezuelan understory birds to selective logging, enrichment strips, and vine cutting. *Biotropica* (EE.UU.) 28: 296-309.
- Medellin, R. A.** 1994. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of opossums in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* (EE.UU.) 26: 400-407.
- Murawski, D. A.** 1995. Reproductive biology and genetics of tropical trees from a canopy perspective. In Lowman, M.; N. Nadkarni (Eds.). *Forest Canopies*. Orlando, EE.UU., Academic Press. p. 457-493.
- _____.; Hamrick, J. L. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* (G.B.) 67: 167-174.
- _____.; Hamrick, J. L. 1992. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering tree density. *Biotropica* (EE.UU.) 24: 99-101.
- _____.; Nimal Gunatileke, I. A. U.; Bawa, K. S. 1994. The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. *Conservation Biology* (EE.UU.) 8: 997-1002.
- Nason, J. D.; Aldrich, P. R.; Hamrick, J. L.** 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. In Laurance, W. F.; Bierregaard, R. O. (Eds.). *Tropical Forest Remnants*. Chicago, EE.UU., University of Chicago Press. p. 304-320.
- Newstrom, L. E.; Frankie, G. W.; Baker, H. G.** 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* (EE.UU.) 26: 141-159.
- Nicholson, D. I.** 1965. A review of natural regeneration of in the Dipterocarp forests of Sabah. *Malayan Forester* 28: 4-26.
- Notman, E.; Gorchov, D. L.; Cornejo, F.** 1996. Effect of distance, aggregation, and habitat on levels of seed predation for two mammal-dispersed neotropical rain forest tree species. *Oecologia* (Alemania) 106: 221-227.
- Nussbaum, R.; Anderson, J.; Spencer, T.** 1995. Factors limiting the growth of indigenous tree seedlings planted on degraded rainforest soils in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* (Holanda) 74: 149-159.
- Panayotou, T.; Ashton, P. S.** 1992. Not by timber alone: Economics and ecology for sustaining tropical forests. Washington, D.C., EE.UU., Island Press. 277 p.
- Peters, C. M.** 1990. Population ecology and management of forest fruit trees in Peruvian Amazonia. In Anderson, A. B. (Ed.), *Alternatives to deforestation*. New York, EE.UU., Columbia University Press. p. 86-98.
- Pinard, M. A.; Putz, F. E.** 1996. Retaining forest biomass by reducing logging damage. *Biotropica* (EE.UU.) 28: 278-295.
- Pinard, M. A.; Howlett, B.; Davidson, D.** 1996. Site conditions limit pioneer tree recruitment after logging of dipterocarp forests in Sabah, Malaysia. *Biotropica* (EE.UU.) 28: 2-12.



- Poore, D.; Burgess, P.; Palmer, J.; Rietbergen, S.; Synnott, T. 1989. No timber without trees: sustainability in the tropical forest. London, G.B., Earthscan. 252 p.
- Prabhu, R.; Colfer, C. J. P.; Venkateswarlu, P.; Tan, L. C.; Soekmadi, R.; Wollengberg, E. 1996. Testing criteria and indicators for the sustainable management of forests. CIFOR Special Publication. 217 p.
- Putz, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* (EE.UU.) 64: 1069-1074.
- _____. 1991. Silvicultural effects of lianas. In F. E. Putz; Mooney, H. A. (Eds), *The biology of vines*. Cambridge, G.B., Cambridge University Press. p. 493-501.
- _____.; Sirot, L.; Pinard, M. Tropical forest management and wildlife: Silvicultural effects of forest structure, fruit production, and locomotion of non-volant arboreal animals. In Fimbel, R.; Grajal, A. (Eds). *Logging and wildlife in tropical forests*. New York, EE.UU., Wildlife Conservation International. (En prensa)
- Quirós, D.; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico no. 225. 25 p.
- Redford, K. H. 1992. The empty forest. *Bioscience* (EE.UU.) 42: 412-422.
- _____.; ROBINSON, J. 1987. The game of choice: patterns in indian and colonist hunting in the neotropics. *American Anthropologist* (EE.UU.) 89: 650-667.
- Rumiz, D., Guinart, D.; Herrera, J. C. Logging in timber concessions in the Department of Santa Cruz, Bolivia. In Fimbel, C.; Grajal, A. (Eds). *Logging and wildlife in tropical forests*. New York, EE.UU., Wildlife Conservation International. (En prensa)
- Salick, J.; Mejía, A.; Anderson, T. 1995. Non-timber forest products integrated with natural forest management, Rio San Juan, Nicaragua. *Ecological Applications* (EE.UU.) 5: 878-895.
- Sanford, R. L. Jr.; Braker, E. H.; Hartshorn, G. S. 1986. Canopy openings in a primary Neotropical lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.) 2: 277-282.
- Sarukhan, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. In Solbrig, O. T. (Ed.). *Demography and evolution in plant populations*. London, G.B., Blackwell. p. 161-188.
- Schupp, E. W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* (EE.UU.) 51: 71-78.
- _____. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* (EE.UU.) 71: 504-515.
- _____. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* (Holanda) 107/108: 15-29.
- _____.; Frost, E. J. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* (EE.UU.) 21: 200-203.
- Sinha, A.; Davidar, P. 1992. Seed dispersal ecology of a wind dispersed rain forest tree in the Western Ghats, India. *Biotropica* (EE.UU.) 24: 519-526.
- Snook, L. K. 1993. Stand dynamics of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) and associated species after fire and hurricane in the tropical forests of the Yucatan peninsula, Mexico. Thesis Ph. D. New Haven, Conn., EE.UU., School of Forestry and Environmental Studies. s.p.
- Stanley, S. A.; Gretzinger, S. P. 1996. Timber management of forest patches in Guatemala. In Schelhas, J. and Greenberg, R. (Eds.), *Forest Patches in Tropical Landscapes*. Washington, D.C., EE.UU., Island Press. p. 343-365.
- _____. 1997. Guía para la interpretación de resultados de un inventario forestal. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico no. 297. 38 p.
- Stevens, G. C. 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* (EE.UU.) 68: 77-81.



-
- Terborgh, J.; Losos, E.; Riley, M. P.; Bolaños Riley, M.** 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetation (Holanda)* 107/108: 375-386.
- Thiollay, J. M.** 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan rain forest. *Conservation Biology (EE.UU.)* 6: 47-63.
- Thomas, S. C.; Appanah, S.** 1995. On the statistical analysis of reproductive size thresholds in dipterocarp forests. *Journal of Tropical Forest Science (Malasia)* 7: 412-418.
- Uhl, C.; Vieira, I. C.** 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian amazon: a case study from the Paragominas region of the state of Pará. *Biotropica (EE.UU.)* 21: 98-106.
- _____.; Clark, K.; Dezzee, N.; Marquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology (EE.UU.)* 69: 751-763.
- _____.; Barreto, P.; Veríssimo, A., Vidal, E.; Amaral, P.; Barros, A. C.; Souza Jr., C.; Johns, J.; Gerwing, J. 1997. Natural resource management in the Brazilian Amazon. *BioScience (EE.UU.)* 47: 160-168.
- Verissimo, A.; Barreto, P.; Mattos, M.; Tarifa, R.; Uhl, C.** 1992. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian frontier: the case of Paragominas. *Forest Ecology and Management (Holanda)* 55: 169-199.
- Viana, V. M.** 1990. Seed and seedling availability as a basis for management of natural forest regeneration. *In* Anderson, A. B. (Ed.). *Alternatives to deforestation*. New York, EE.UU., Columbia University Press. p. 100-115.
- Vitousek, P. M.; Denslow, J. S.** 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical forest. *Journal of Ecology (G.B.)* 74: 1167-1178.
- Weaver, P. L.** 1987. Enrichment planting in tropical America. *In* Figueroa, J. C.; Wadsworth, F. H.; Branham, S. (Eds.). *Management of the Forests of Tropical America: Prospects and Technologies*. EE.UU., Institute of Tropical Forestry, USDA Forest Service. p. 259-277.
- Welden, C. W.; Hewett, S. W.; Hubbell, S. P.; Foster, R. B.** 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology (EE.UU.)* 72: 35-50.
- Whitmore, T. C.** 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology (EE.UU.)* 70: 536-538.
- Wyatt-Smith, J.** 1987. Problems and prospects for natural management of tropical moist forests. *In* Mergen, F.; Vincent, J. R. (Eds.). *Natural Management of Tropical Moist Forests*. New Haven, Conn., EE.UU., Yale University, School of Forestry and Environmental Studies. p. 5-22.
- Young, T. P.; Hubbell, S. P.** 1991. Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. *Ecology (EE.UU.)* 72: 1464-1471.
- _____.; T. P.; Perkocho, V. 1994. Treefalls, crown asymmetry, and buttresses. *Journal of Ecology (G.B.)* 82: 319-324.



Títulos publicados en esta Colección:

(Anteriormente llamada Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales)

1. **Blaser, J; Camacho, M.** Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus spp.*) del piso montano en Costa Rica
2. **Orozco, L.** Estudio ecológico y de estructura horizontal de seis comunidades boscosas de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica
3. **Pedroni, L.** Sobre la producción de carbón en los robledales de altura de Costa Rica
4. **Räber, C.** Regeneración natural sobre los árboles muertos en un bosque nublado de Costa Rica
5. **Finegan, B.** El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas
6. **Beek, aus der R.; Saénz, G.** Manejo forestal basado en la regeneración natural del bosque; estudio de caso en los robledales de altura de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica
7. **Hutchinson, I.D.** Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo.
8. **Beek, aus der R.; Navas, S.** Técnicas de producción y calidad del carbón vegetal en los robledales de altura de Costa Rica
9. **Quirós, D.; Finegan, B.** Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica; definición de un plan operacional y resultados de su aplicación
10. **Stadmüller, T.** Impacto hidrológico del manejo forestal de bosques naturales tropicales; medidas para mitigarlo



11. Camacho, M.; Finegan, B.

Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica; el crecimiento diamétrico con énfasis en el rodal comercial

12. Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora N.; Meir, P.

Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica; cambios en la riqueza y composición de la vegetación.

13. Quirós, D.; Gómez, M.

Manejo sustentable de un bosque primario intervenido en la zona Atlántica Norte de Costa Rica; análisis financiero.

14. Guariguata, M.

Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal



Publicación de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN), del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)

Edición:	Elizabeth Mora
Responsable técnica:	Lorena Orozco V.
Diagramación y diseño de portada:	Marta E. Jiménez
Traducción:	Manuel Guariguata

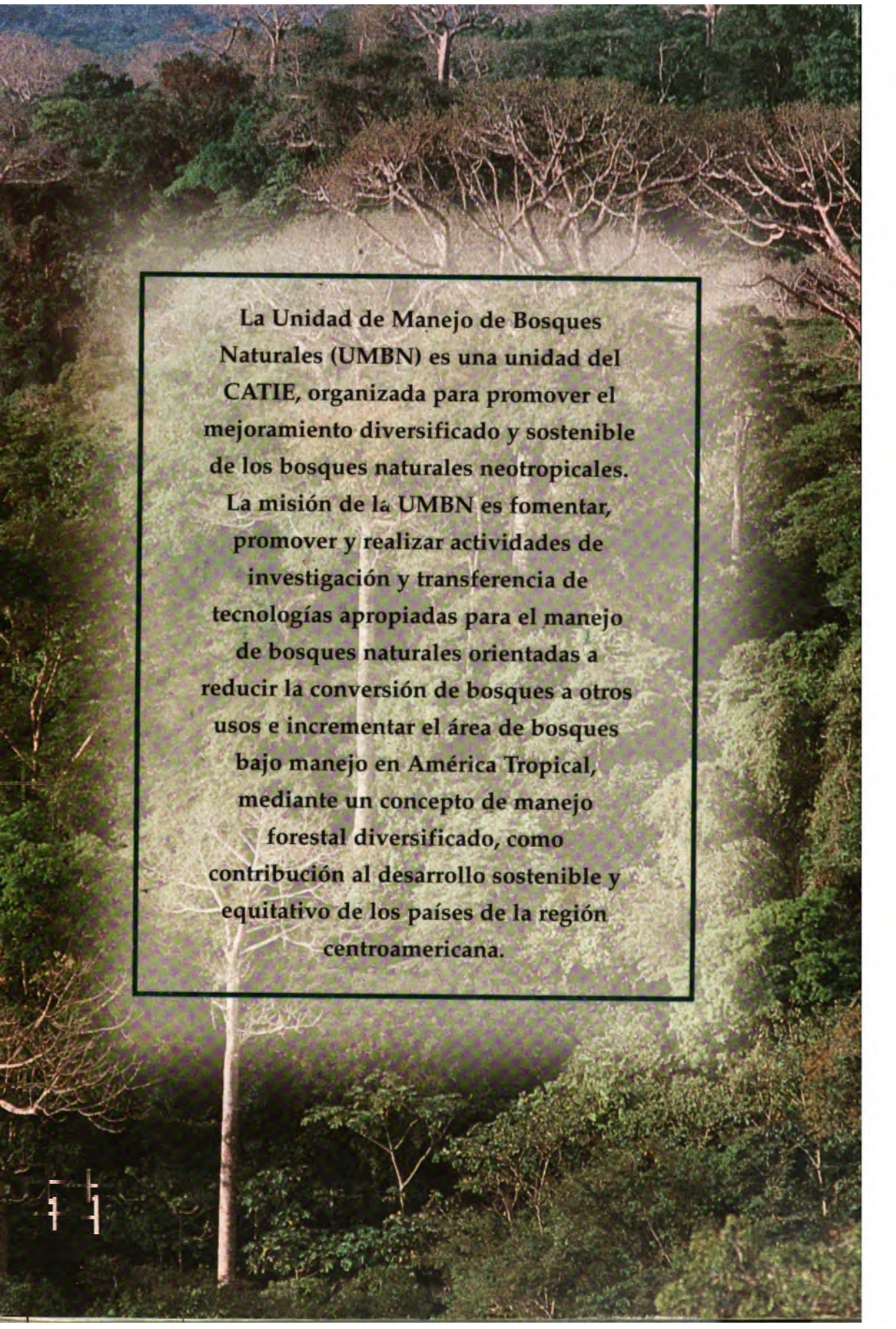
**Impreso en la Unidad de Producción de Medios, CATIE
Edición de 1000 ejemplares.**

CATIE

ST
17-304 REVISTA
Titulo: Guaniquata M.
Vol: Cochichuacines
Fecha: Ecological

DEVUELTO
DATE DUE
DEVUELTO
DEVUELTO
24 SEP 1999
DEVUELTO
2
DEVUELTO
DEVUELTO
DEVUELTO
DEVUELTO
17 AGO 2005
19 AGO 2005
DEVUELTO





La Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMBN) es una unidad del CATIE, organizada para promover el mejoramiento diversificado y sostenible de los bosques naturales neotropicales. La misión de la UMBN es fomentar, promover y realizar actividades de investigación y transferencia de tecnologías apropiadas para el manejo de bosques naturales orientadas a reducir la conversión de bosques a otros usos e incrementar el área de bosques bajo manejo en América Tropical, mediante un concepto de manejo forestal diversificado, como contribución al desarrollo sostenible y equitativo de los países de la región centroamericana.