

Regeneración natural, ambiente lumínico y dispersión de semillas de especies forestales heliófitas de larga vida en un bosque tropical de Bolivia

Natural regeneration, light environment and seed dispersal of long-lived pioneer timber species in a Bolivian tropical forest

Lincoln Quevedo^{1,2}, Bryan Finegan¹, Marielos Peña-Claros³, Glenn Galloway¹ y José Joaquín Campos¹

RESUMEN

Se estudiaron los ambientes lumínicos y micrositios de especies forestales heliófitas durables de larga vida en un bosque tropical no perturbado en Bolivia y determinado la distancia de dispersión de semillas. Se seleccionaron ocho especies: cuatro que a menudo desarrollan regeneración natural abundante después del aprovechamiento (*Hura crepitans*, *Margaritaria nobilis*, *Schizolobium parahyba*, *Zanthoxylon sprucei*), y cuatro que no lo hacen (*Cariniana estrellensis*, *Cariniana ianeirensis*, *Sweetia fruticosa*, *Ceiba pentandra*). Se sometió a prueba la hipótesis que la distribución de las especies (distribución "observada") era diferente a la distribución del bosque (distribución "esperada") respecto a iluminación de copa, fase de regeneración y apertura de dosel, y que las especies diferían entre sí. *Z. sprucei* fue la especie más demandante de luz, confirmado por el análisis multivariado que definió tres grupos de especies: (1) *Z. sprucei* como la especie más demandante de luz, (2) *M. nobilis*, *H. crepitans*, *S. fruticosa* y *C. ianeirensis* con demanda intermedia de luz, y (3) *C. estrellensis* como la menos demandante. Las distancias de dispersión de semillas fueron: *S. parahyba*: 38 m, *H. crepitans*: 10 m, *M. nobilis*: 4 m, *Z. sprucei*: 4 m. La regeneración natural en relación con los micrositios varía dentro del mismo gremio y algunas especies forestales heliófitas de larga vida fueron capaces de desarrollar cierta cantidad de regeneración bajo la sombra, al menos por algún tiempo.

Palabras claves: Bolivia, luz, heliófitas, regeneración natural, gremios.

ABSTRACT

We studied the light environment and microsites of long-lived pioneer species in an undisturbed tropical forest in Bolivia and determined their seed dispersal distance. Eight species were selected: four that often develop abundant regeneration after logging (*Hura crepitans*, *Margaritaria nobilis*, *Schizolobium parahyba*, *Zanthoxylon sprucei*), and four that do not (*Cariniana estrellensis*, *Cariniana ianeirensis*, *Sweetia fruticosa*, *Ceiba pentandra*). The hypothesis tested was that species distribution ("observed" distribution) differed from the forest distribution ("expected" distribution) regarding crown position, regeneration phase, and canopy openness and that species differed among themselves. *Z. sprucei* was the most light demanding, confirmed by the multivariate analysis that defined three groups of species: (1) *Z. sprucei* as the most light-demanding, (2) *M. nobilis*, *H. crepitans*, *S. fruticosa* and *C. ianeirensis* as intermediate, and (3) *C. estrellensis* as the least light-demanding. The species seed dispersal distances were: *S. parahyba*: 38 m, *H. crepitans*: 10 m, *M. nobilis*: 4 m, *Z. sprucei*: 4 m. The distribution of regeneration in relation to microsites varies within the same guild and some long-lived pioneer timber species were able to develop some degree of regeneration in the shade, at least for some time.

Key words: Bolivia, guilds, light, long-lived pioneer, natural regeneration.

¹ Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), 7170, Turrialba, Costa Rica

² Carrera de Ingeniería Forestal / FOMABO, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno (UAGRM), Av. Brasil 3310, Esq. 3er Anillo Interno, Casilla 4749, Santa Cruz, Bolivia, E-mail: lquevedo@cotas.com.bo

³ Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF), Av. 2 de Agosto Esq. 4to Anillo, Santa Cruz, Bolivia

INTRODUCCIÓN

La luz ha sido reconocida como el factor más importante para el éxito de la regeneración natural (e.g. Clark y Clark, 1992; Clark *et al.*, 1993), y se conoce que la caída de árboles proporciona una entrada crítica de luz para las especies dependientes de claros. Se han hecho muchos esfuerzos para explicar la dinámica de bosques tropicales en relación con los claros (Hartshorn, 1980; Denslow, 1980; Brokaw y Schneider 1989) y para caracterizarlos (Brokaw, 1982), aunque otros han llamado la atención de las limitaciones en el uso del concepto de los claros (Swaine *et al.*, 1987; Liberman *et al.*, 1989; Clark y Clark, 1992), así como en la clasificación de especies en gremios respecto a claros (Denslow, 1980; Swaine y Whitmore, 1988; Brokaw y Scheine, 1989).

En el pasado, muchos estudios sobre regeneración natural en bosques tropicales enfatizaron la importancia de los claros. Sin embargo, algunos autores (Clark y Clark, 1987, Lieberman *et al.* 1989) sugirieron a los ecólogos que sería mejor enfocarse en niveles de luz desde la sombra densa hasta la luz plena y parar la comparación de claros vs. no claros. Por estas razones, en este estudio se decidió muestrear todo el bosque y enfocarse en los niveles de luz de las plantas individuales.

Existen muchas clasificaciones de gremios (Whitmore, 1975; Denslow, 1980; Swaine y Whitmore, 1988; Brokaw y Scheiner, 1989; Whitmore, 1989; Oldeman y van Dijk, 1991). Un gremio de especies es definido como un grupo de especies que aprovechan los recursos ambientales de forma similar y tienen superposición de requerimiento de nichos, sin considerar su clasificación taxonómica (Root, 1967). Se espera que las especies del mismo gremio compartan características ecológicas o biológicas claves, como requerimientos similares de luz para su regeneración. Por ejemplo, Finegan *et al.* (1999), identificó cuatro gremios de especies arbóreas para bosques húmedos neotropicales: pioneras de vida corta, pioneras de vida larga, intermedias y tolerantes a la sombra. En general, las especies pioneras (o heliófitas) han sido clasificadas por tener ciertas características comunes tales como semillas pequeñas, dependencia de disturbios para su germinación y crecimiento, baja densidad de su madera, rápido crecimiento, latencia de semillas, y rango ecológico amplio (Swaine y Whitmore, 1988).

La mayoría de las especies pioneras dependen de la disponibilidad de sus semillas y dispersión para alcanzar

y colonizar hábitats apropiados. La dispersión de semillas tiene dos objetivos: escapar de la mortalidad denso-dependiente y distancia-dependiente cerca del árbol, e incrementar sus probabilidades de colonización en sitios aleatoriamente disturbados (Augspurger, 1984). Cuatro factores tienen influencia en la caída de semillas en un determinado sitio: distancia y altura del árbol padre, abundancia de árboles semilleros, dispersabilidad, y agentes dispersores (Harper, 1977), incluyendo dispersión secundaria que actúa una vez que la semilla ha alcanzado el suelo, tales como las hormigas, roedores y escarabajos (Dalling, 2002).

Usualmente las especies pioneras de vida corta producen una gran cantidad de semillas de forma frecuente, son pequeñas y fácilmente dispersadas (Denslow, 1980) principalmente por aves, murciélagos y el viento (Hartshorn, 1980), mientras que las pioneras de larga vida tienen semillas más grandes y con viabilidad más corta (Finegan, 1996). La disponibilidad de semillas es una de las primeras variables a investigar cuando la regeneración natural es escasa. Las especies tolerantes a la sombra tienden a formar “bancos de plántulas” mientras que la mayoría de las pioneras forman “banco de semillas” (Whitmore, 1998; Finegan, 1996).

Bajo las condiciones de bosque alto, el crecimiento y supervivencia de brinzales y latizales de las especies pioneras de larga vida es afectado por las variaciones microclimáticas, especialmente de intensidad de luz (Whitmore, 1998), aunque una regeneración temprana no necesariamente refleja un desarrollo posterior. Augspurger (1983) encontró en la Isla de Barro Colorado, Panamá que la luz causada por los claros incrementó la supervivencia y crecimiento de las plántulas en todo momento, especialmente durante el primer año.

Este estudio es parte de un proyecto de investigación multi-dimensional sobre ecología y silvicultura de especies forestales, incluyendo su regeneración natural, requerimientos de luz, respuesta a los disturbios y diversos microhabitats. El muestreo no se enfocó en micrositios particulares tales como claros, sino más bien en toda la superficie del área forestal, caracterizando los micrositios donde las especies en estudio fueron encontradas. Este estudio contribuye a la ciencia a través de un muestreo en escala operacional, caracterizando especies escasas que requieren de áreas muy grandes para su estudio. Los objetivos fueron determinar la relación entre la abundancia de la regeneración natural de las especies estudiadas y los micrositios en un bosque no intervenido, sus requerimientos de luz y examinar la

dispersión de sus semillas. Se probó la hipótesis que la distribución de los individuos (distribución “observada”) de especies forestales heliófitas de larga vida era diferente de la distribución del bosque (distribución “esperada”) respecto a la iluminación de copa, fase de regeneración y apertura de dosel, según sus requerimientos de luz.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio fue llevado a cabo en el este del Departamento de Santa Cruz, Bolivia, en la concesión forestal La Chonta, provincia de Guarayos. El bosque es clasificado como Bosque Húmedo Sub-Tropical de acuerdo con el sistema de Holdridge (Unzueta, 1975). El área total de la concesión es de 100,000 ha, con un ciclo de corta de 30 años. El promedio de la precipitación anual es de 1,562 mm, con un promedio anual de temperatura de 24.5°C, con una máxima de 28.9°C y una mínima de 10°C, y una elevación de 250 m (La Chonta, 1998). La época seca tiene una duración de 6 meses, durante la cual los incendios son muy comunes.

El sitio tiene aproximadamente 125 especies de árboles dap > 10 cm (Instituto Boliviano de Investigación Forestal -IBIF, datos no publicados). En el pasado la especie *Swietenia macrophylla* ha sido fuertemente aprovechada, siendo ahora escasa. El dosel superior tiene aproximadamente 25 m de altura; las especies de árboles emergentes incluyen *Hura crepitans*, *Cariniana* spp., *Pseudolmedia laevis*, *Terminalia oblonga*, y *Ficus boliviana*, siendo las más comunes. La topografía del sitio varía de plano a pendientes moderadas, con pendientes fuertes sólo ocasionalmente. Los suelos son generalmente bien drenados, sin inundaciones permanentes y excepcionalmente con rocas superficiales (Vroomans, 2003).

Especies estudiadas y método de muestreo

Se utilizó el tratamiento Testigo (no aprovechado) del experimento a escala operacional implementado por el Programa de Investigación Silvicultural de Largo Plazo del Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF). Los datos fueron tomados en parcelas de muestreo de 20 m x 20 m, dispuestas en una malla de 75 m x 75 m (Figura 1), siguiendo la metodología de Clark *et al.* (1999). Las parcelas de 20 m x 20 m fueron establecidas en las intersecciones de cada línea de la malla, aunque algunas parcelas fueron movidas 10 m para evitar

superposición con senderos existentes. En el bloque 1 se establecieron 44 parcelas, 50 en el Bloque 2 y 48 en el Bloque 3, lo que dio como resultado 142 parcelas de 400 m² cada una, y un área total efectiva de muestreo de 5.68 ha dentro de un área total de 81 ha. En cada parcela se muestrearon todos los individuos ≥ 0.5 m de altura de las especies estudiadas.

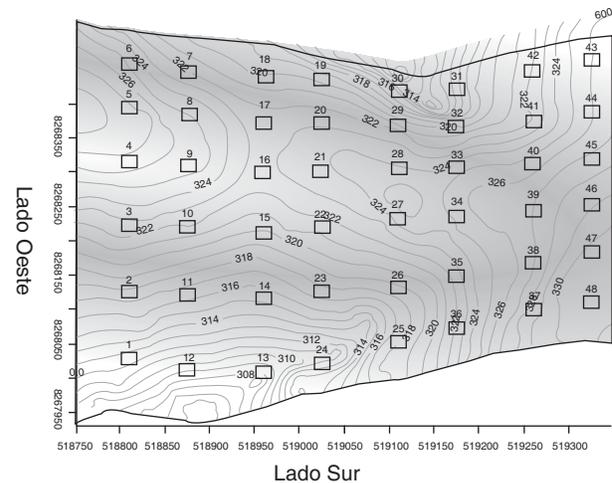


Figura 1. Mapa topográfico 3-D de una parcela de tratamiento de 27 ha con una malla de 75 m x 75 m con 48 parcelas de muestreo de 20 m x 20 m distribuidas en las intersecciones de la malla. Las parcelas en transectos fueron en algunos casos movidas 10 m para evitar traslapes con el sistema de senderos instalados en las parcelas. Las líneas de contornos están dibujadas a un m de intervalo. Mapa base tomado de Vroomans (2003).

Se seleccionaron ocho especies forestales heliófitas de larga vida, las mismas que diferían en abundancia en el sitio de estudio (dap ≥ 10 cm) de acuerdo con los datos locales, con *Hura crepitans* como la más abundante (8.5 ind/ha) y *Ceiba pentandra* como la más escasa (0.3 ind/ha) (Tabla 1).

Se muestrearon todos los individuos de las especies seleccionadas ≥ 0.5 m en altura. Se establecieron 44 parcelas en el Bloque 1; 50 en el Bloque 2 y 48 en el Bloque 3, dando como resultado un total de 142 unidades de muestreo dentro del área total de 81 ha. Las variables que se muestrearon incluyeron: diámetro a la altura del pecho (dap); iluminación de copa según las 7 clases modificadas de Dawkins por Clark y Clark (1992); fase de regeneración natural (Clark y Clark, 1992): 1= Madura (dosel >10 m altura), 2= Construcción (dosel 2-10 m altura), 3= Claro (dosel <2 m altura); Apertura de dosel: 1=Cerrado (sin claro), 2= Claro mediano (<200 m²), 3= Claro grande (≥ 200 m²). Debido a la baja abundancia

de la mayoría de las especies, las clases de iluminación de copa fueron combinadas para el análisis resultando en las siguientes tres clases: Clase 1= Sin luz directa (la clase original 1); Clase 2= Luz lateral (clases originales 1.5, 2 y 2.5); Clase 3= Luz vertical (clases originales 3, 4 y 5).

Tabla 1. Lista de especies seleccionadas heliófitas de larga vida

Especies	Familia	Abundancia/ha (dap \geq 10 cm)	Modo de dispersión	Regeneración esperada después del aprovechamiento
<i>Hura crepitans</i> L.	Euphorbiaceae	8.5	Explosión	Alta
<i>Margaritaria nobilis</i> L.f.	Euphorbiaceae	2.4	Animal	Alta
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	Caesalpinaceae	1.1	Viento	Alta
<i>Zanthoxylon sprucei</i> Engler	Rutaceae	0.7	Animal	Alta
<i>Cariniana ianeirensis</i> R. Knuth	Lecythidaceae	2.8	Viento	Baja
<i>Sweetia fruticosa</i> Sprengel	Fabaceae	2.4	Viento	Baja
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Lecythidaceae	1.1	Viento	Baja
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) P. Gaertner	Bombacaceae	0.3	Viento	Baja

Fuente para los datos de abundancia: IBIF (Datos no publicados)

Adicionalmente, se muestrearon 55 parcelas distribuidas de forma sistemática en cada parcela de control a efectos de determinar la distribución de las condiciones de micrositios dentro del bosque (en adelante referida como la “distribución del bosque”). En estas parcelas se muestrearon los índices de iluminación de copa, apertura de dosel y fase de regeneración en tres puntos verticales: 0.75 m, 3 m y 10 m de altura, lo cual representa la posición de la mayoría de los individuos muestreados por debajo de 10 cm dap. Se asumió que los datos tomados a 0.75 m y 3 m de altura eran comparables con los datos de brinzales (dap < 5 cm), y que los datos a 10 m de altura eran comparables con los latizales (dap 5.0-9.9 cm). El objetivo fue determinar si la iluminación, fase de regeneración y apertura de dosel de las especies estudiadas diferían estadísticamente de la distribución del bosque, con el fin de caracterizar las especies según sus preferencias de micrositio.

En el análisis estadístico, se comparó la distribución “observada” de las especies en relación con el índice de iluminación, apertura de dosel, y fase de regeneración, con la distribución (“esperada”) del bosque mediante una tabla de contingencia. Todos los análisis fueron hechos para dos clases de tamaños: Brinzales (dap < 5.0 cm), y latizales (dap 5.0-9.9 cm) debido a que los tamaños menores de árboles son más sensibles a los cambios de luz que los grandes (Bertault *et al.*, 1995). Finalmente, los grupos de especies fueron diferenciados con base en sus características de demanda de luz (respuesta a la iluminación de copa, apertura de dosel y fase de regeneración) a través de análisis multivariado usando un análisis de Cluster y de componentes principales, análisis que se realizó solamente para dap

< 5.0 debido a que en esta clase se tuvo la mayor cantidad de individuos muestreados. En el procesamiento de datos y análisis estadístico se usaron los programas SAS e Infostat.

Se midió la dispersión de semillas para cuatro especies: *H. crepitans*, *S. parahyba*, *M. nobilis*, y *Z. sprucei*. El fruto de *H. crepitans* es una cápsula comprimida que disemina sus semillas por explosión (Justiniano y Fredericksen, 2000). Los frutos de *S. parahyba* son una sámara de una sola semillas, dispersada por el viento (Peña-Claros y de Boo, 2002). *M. nobilis* tiene frutos dispersados por animales, miméticos brillantes, probablemente con el fin de atraer animales para su dispersión ya que sus frutos no son carnosos (Croat, 1978), mientras que los frutos de *Z. sprucei* contienen muchos folículos con semillas también dispersadas por animales (Croat, 1978). Se seleccionaron y midieron entre cuatro y cinco árboles maduros de cada especie, asegurando que cada árbol esté aislado de otros de su misma especie para evitar la contaminación de semillas en las trampas.

Para la colección de semillas, se establecieron cuatro transectos desde la base del árbol considerando la dirección del viento: NE (45°), SE (135°), SW (225°), NW (315°). Se colocó un set trampas para coleccionar semillas, usando paraguas de 80 cm de diámetro dispuestos al revés, instalados en cada transecto desde el centro de la copa. En cada transecto, la primera trampa fue colocada entre el centro y el borde de la copa, la segunda trampa en el borde de la copa, la tercera, cuarta, quinta y sexta trampa a 10m, 20m, 30m y 60m del borde de la copa respectivamente.

La dispersión de semillas fue calculada con base en la media de cuatro árboles para cada trampa en cada distancia. La intención inicial fue de tomar 6 medidas para cada especie cada 15 días; sin embargo, la falta de producción de semillas complicó el trabajo de campo, lo que condujo a que se tenga diferentes periodos de colección: *M. nobilis*, 6 mediciones; *Z. sprucei*, 3 mediciones; *H. crepitans*, 2 mediciones; y *S. parahyba*, 2 mediciones, Por lo tanto, algunos resultados deben tomarse con cautela.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La especie más abundante (dap ≥ 10.0 cm) fue *H. crepitans* (6.3 ind/ha), y la menos abundante fue *C. estrellensis* (0.9 ind/ha). *M. nobilis* y *C. estrellensis* estuvieron ausentes en las clases diamétricas 5.0-9.9

cm (Tabla 2). Para la mayoría de las especies la abundancia de árboles (N/ha) fue baja. Se encontró un solo individuo de *C. pentandra* a lo largo de todas las clases de tamaño y ninguno de *S. parahyba* en ninguna clase, representando un fenómeno de rareza ya observado por Clark (2002), Hubbel y Foster (1987) y Primak (1992), entre otros, quienes mencionan que las especies de árboles tropicales pueden ser extremadamente escasas a nivel local, situación que hace difícil tener análisis estadísticos robustos. Aunque no se encontró ningún individuo de *S. parahyba* en el bosque no aprovechado, se conoce que esta especie se convierte en abundante en bosques disturbados (Justiniano *et al.*, 2001), lo que ilustra cuán diferente puede ser la abundancia de especies en diferentes condiciones de sitio.

Tabla 2. Abundancia de especies (total en 5.68 ha, y promedios por ha) para tres clases de tamaños en 3 sitios en parcelas de 27 ha cada una en un bosque no intervenido

Especies	Abundancia por clases de tamaño						Común / Escasa
	dap < 5.0 cm		dap 5.0-9.9 cm		dap ≥ 10.0 cm		
	N total	N/ha	N total	N/ha	N total	N/ha	
<i>H. crepitans</i>	148	26.1	15	2.6	36	6.3	Común
<i>C. ianeirensis</i>	60	10.6	10	1.8	16	2.8	Común
<i>S. fruticosa</i>	12	2.1	10	1.8	12	2.1	Común
<i>Z. sprucei</i>	20	3.5	7	1.2	7	1.2	Común
<i>M. nobilis</i>	15	2.6	0	0	7	1.2	Común
<i>C. estrellensis</i>	14	2.5	0	0	5	0.9	Escasa
<i>C. pentandra</i>	1	0.2	0	0	0	0	Escasa
<i>S. parahyba</i>	0	0	0	0	0	0	Escasa

Sólo los brinzales de *Z. sprucei* tuvieron una distribución diferente de la distribución del bosque respecto a niveles de luz en esa categoría de altura. Presentó una abundancia de plántulas mayor en “luz vertical” y “sin luz directa” que lo esperado. Por su parte, *C. estrellensis* tuvo la tendencia a tener más individuos en la clase “sin luz directa” que la distribución esperada del bosque, aunque no hubo diferencia significativa. Tres de las cuatro especies en la clase de latizales mostraron una

distribución significativamente diferente a la esperada a lo largo de la gradiente de luz: *H. crepitans*, *S. fruticosa* y *Z. sprucei* (Tabla 3). Las dos primeras presentaron una distribución más alta en las clases de luz “lateral” que en la distribución esperada, mientras que *Z. sprucei* tuvo más individuos en la clase “sin luz directa” que en la distribución esperada. Se encontraron muy pocos individuos en la clase latizales, por lo que los resultados estadísticos deben ser tomados con cuidados.

Tabla 3. Comparación de la distribución de los índices de iluminación de copa (distribución observada) de siete especies forestales heliófitas de larga vida y la distribución de índices de iluminación de copa del bosque (distribución esperada) para brinzales y latizales (Tabla de contingencia, Chi-cuadrado).

Especies	Iluminación de copa brinzales (dap < 5.0 cm)					Iluminación de copa latizales (dap 5.0-9.9 cm)				
	Sin luz directa	Luz lateral	Luz vertical	N	P-valor	Sin luz directa	Luz lateral	Luz vertical	N	P-valor
<i>C. estrellensis</i>	21.4	78.6	0.0	14	0.0885	0.0	0.0	0.0	0	-
<i>C. ianeirensis</i>	5.0	86.7	8.3	60	0.5876	0.0	50.0	50.0	10	0.3069
<i>H. crepitans</i>	10.8	80.4	8.8	148	0.3693	6.7	46.7	46.7	15	0.0019
<i>M. nobilis</i>	7.1	64.3	28.6	15	0.1520	0.0	0.0	0.0	0	-
<i>S. fruticosa</i>	0.0	83.3	16.7	12	0.5528	10.0	60.0	30.0	10	<0.0001
<i>Z. sprucei</i>	25.0	40.0	35.0	20	0.0001	14.3	28.6	57.1	7	<0.0001
Bosque	7.5	81.1	11.4	334	-	0.0	34.1	65.9	167	-

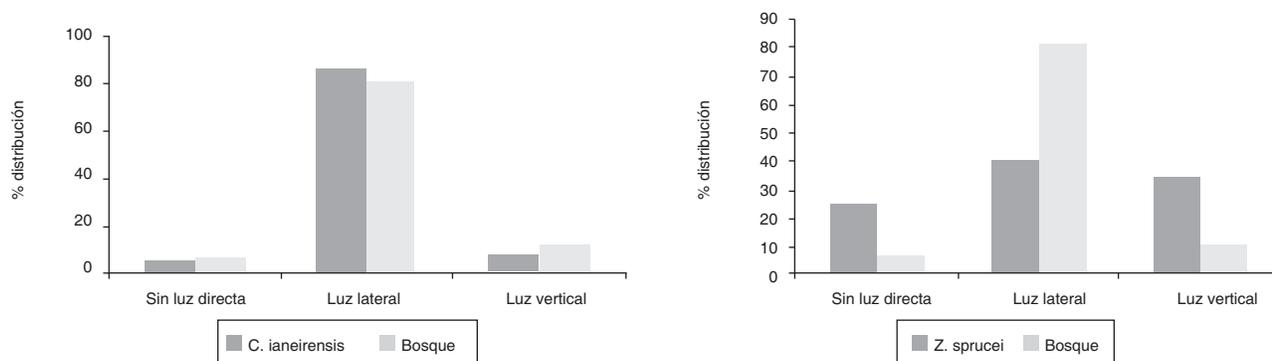


Figura 2. Histograma comparando la distribución de clases de iluminación de copa de *C. ianeirensis* y *Z. sprucei* con la distribución del bosque, dap ≤ 5.0 cm (P= 0.5876 y P= 0.0001 respectivamente)

La especie que mostró una mayor diferencia respecto a la distribución del bosque fue *Z. sprucei*, y la más similar fue *C. ianeirensis* (dap ≤ 5.0 cm). Ver distribución en la Figura 2.

En cuanto a la apertura de dosel, a nivel de brinzales, sólo *Z. sprucei* tuvo una distribución diferente a la distribución del bosque. Esta especie fue más común en claros grandes que lo observado en la distribución del bosque (Tabla 4), siguiendo un patrón similar en iluminación de copa. En el tamaño de latizales, no se

encontraron diferencias significativas entre la distribución de apertura de dosel y la distribución del bosque. Sólo *Z. sprucei* mostró una tendencia en concentrar sus individuos en claros grandes, mientras que las demás especies siguió el mismo patrón de la distribución del bosque, concentrando su distribución en la clase “dosel cerrado” (Tabla 4).

Ninguna de las especies presentó una distribución diferente a la del bosque en cuanto a fase de regeneración en los dos tamaños. Todas las especies

Tabla 4. Comparación de la distribución de los índices de apertura de dosel (distribución observada) de siete especies forestales heliófitas de larga vida y la distribución de índices de apertura de dosel del bosque (distribución esperada) para brinzales y latizales (Tabla de contingencia, Chi-cuadrado).

Especies	Apertura de dosel brinzales (dap < 5.0 cm)					Apertura de dosel latizales (dap 5.0-9.9 cm)				
	Dosel cerrado	Claro mediano	Claro grande	N Total	P-valor	Dosel cerrado	Claro mediano	Claro grande	N Total	P-valor
<i>C. estrellensis</i>	85.7	14.3	0.0	14	0.5937	0.0	0.0	0.0	0	-
<i>C. ianeirensis</i>	81.7	15.0	3.3	60	0.6098	60.0	30.0	10.0	10	0.4164
<i>H. crepitans</i>	80.4	17.6	2.0	148	0.1081	60.0	33.3	6.7	15	0.2097
<i>M. nobilis</i>	73.3	26.7	0.0	15	0.3452	0.0	0.0	0.0	0	-
<i>S. fruticosa</i>	91.7	8.3	0.0	12	0.4798	80.0	10.0	10.0	10	0.8355
<i>Z. sprucei</i>	40.0	20.0	40.0	20	<0.0001	57.1	14.3	28.6	7	0.0941
Bosque	77.8	15.6	6.6	334	-	77.8	15.6	6.6	67	0

presentaron una alta abundancia en el ambiente más común del bosque, es decir, en la fase de regeneración “madura” (Tabla 5).

Con el análisis de Cluster se construyeron tres grupos de especies respecto a su demanda de luz sólo para dap < 5.0 cm. Los tres grupos fueron: (1) *Z. sprucei*, como la más demandante de luz, (2) *M. nobilis*, *H. crepitans*, *S. fruticosa* y *C. ianeirensis*, como especies

demandantes intermedias, y (3) *C. estrellensis*, como la menos demandante (Figura 3). Al igual que en el análisis de componentes principales, *Z. sprucei* aparece separada de las demás especies como la más demandante de luz.

Estos resultados fueron consistentes con el análisis de coordinadas principales. Aquí, el orden de respuesta de las especies de alta a baja demanda de luz fue: *Z.*

Tabla 5. Comparación de la distribución de los índices de fase de regeneración (distribución observada) de siete especies forestales heliófitas de larga vida y la distribución de índices de fase de regeneración del bosque (distribución esperada) para brinzales y latizales (Tabla de contingencia, Chi-cuadrado).

Especies	Fases de regeneración brinzales (dap < 5.0 cm)					Fases de regeneración latizales (dap 5.0-9.9 cm)				
	Dosel cerrado	Claro mediano	Claro grande	N Total	P-valor	Dosel cerrado	Claro mediano	Claro grande	N Total	P-valor
<i>C. estrellensis</i>	85.7	14.3	0.0	14	0.5937	0.0	0.0	0.0	0	-
<i>C. ianeirensis</i>	81.7	15.0	3.3	60	0.6098	60.0	30.0	10.0	10	0.4164
<i>H. crepitans</i>	80.4	17.6	2.0	148	0.1081	60.0	33.3	6.7	15	0.2097
<i>M. nobilis</i>	73.3	26.7	0.0	15	0.3452	0.0	0.0	0.0	0	-
<i>S. fruticosa</i>	91.7	8.3	0.0	12	0.4798	80.0	10.0	10.0	10	0.8355
<i>Z. sprucei</i>	40.0	20.0	40.0	20	< 0.0001	57.1	14.3	28.6	7	0.0941
Bosque	77.8	15.6	6.6	334	-	77.8	15.6	6.6	67	0

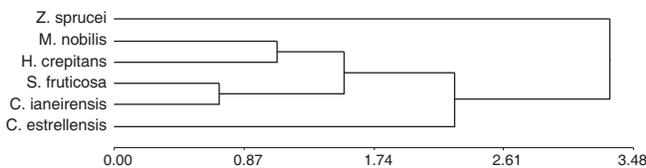


Figura 3. Análisis de Cluster, mediante el método de distancia Euclídea, de las especies estudiadas utilizando las variables iluminación de copa, apertura de dosel y fase de regeneración (dap < 5.0 cm).

sprucei, *M. nobilis*, *H. crepitans*, *C. ianeirensis*, *S. fruticosa*, y *C. estrellensis* (Figura 4), lo que *grosso modo* sugiere un gradiente de demanda de luz de las especies estudiadas. En ambos análisis *Z. sprucei* aparece como separada de las demás especies como más demandante de luz.

Cinco de las siete especies fueron clasificadas como comunes (≥ 1 ind/ha con $\text{dap} \geq 10.0$ cm). La más

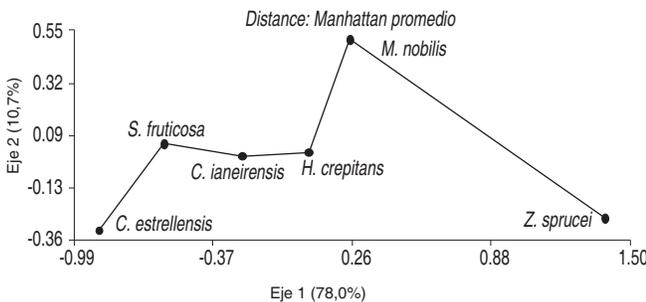


Figura 4. Análisis multivariado de componentes principales de las especies estudiadas utilizando las variables de iluminación de copa, apertura del dosel y fase de regeneración (dap < 5.0 cm)

abundante fue *H. crepitans* con 6.3 ind/ha y las más escasas fueron *C. pentandra* y *S. parahyba*, las cuales no presentaron ningún individuo ≥ 10 cm dap. Se esperaba que las especies menos demandantes de luz fueran las más abundantes (Poorter y Arets, 2003), pero esta expectativa fue sólo parcialmente cumplida.

Se encontró que los micrositios más abundantes en el bosque no intervenido fueron aquellos con bajo niveles de luz, similar a lo encontrado por otros autores en otros bosques tropicales (Clark *et al.*, 1993; Diaz, 1995; Guzmán, 1997; Poorter y Arets, 2003). Estos resultados nos llevan a preguntarnos si la tendencia de las especies fue debido a la preferencia de micrositios o si fue influenciada por la proporción de micrositios del bosque de tal manera que la alta abundancia de especies bajo el dosel no necesariamente significaría que las especies “prefieren” sitios de sombra.

En el tamaño de latizal, la distribución de *H. crepitans* fue diferente a la del bosque, con menos individuos en “luz vertical” y algunos en la clase “sin luz directa”, mostrando su capacidad de desarrollar regeneración natural bajo el dosel así como de responder bien a aperturas grandes, conforme lo reporta Foster y Brokaw (1996) y Justiniano y Fredericksen (2000). Esto puede explicar su alta abundancia en bosques no intervenidos así como en rodales intervenidos.

Z. sprucei, la especie más demandante de luz del grupo y que presentó una alta abundancia en los micrositios menos iluminados que la distribución del bosque, lo mismo que *S. fruticosa*, sugiere una habilidad de brinzales y latizales de las especies pioneras de larga vida de sobrevivir bajo el dosel, conforme lo encontrado por Guariguata (2000). Se hipotetiza aquí que la luz indirecta y rayos de luz juegan un rol mayor que el esperado en la regeneración de especies bajo el dosel del bosque.

A pesar del hallazgo que *Z. sprucei* fue la especie más demandante de luz, también fue encontrada en clases bajas de iluminación de copa y apertura de dosel. Este hallazgo no era esperado debido a que esta especie es la más demandante de luz, encontrada generalmente en micrositios bien iluminados. Cuál podría ser la explicación de esto? Se encontró una alta proporción de *Z. sprucei* en los micrositios de claros grandes, creciendo bajo las copas de especies de muy rápido crecimiento como *Cecropia*, por lo que asumimos que a pesar de haber asignado a esos sitios como Clase o índice 1 (“sin luz directa”) en estos casos las plantas de *Z. sprucei* estuvieron realmente creciendo en micrositios de altas temperaturas y luz indirecta intensa bajo las plantas de especies pioneras de corta vida, de rápido crecimiento, situación que no es reflejada fielmente por el índice de iluminación de copa asignado. Esto sugiere que puede que sea necesario revisar y modificar el índice de iluminación con el fin de reflejar adecuadamente las condiciones de micrositios cuando la supresión de copas es efímera, como en el caso de copas de especies pioneras de corta vida situadas temporalmente sobre las copas de pioneras de larga vida.

En todos los casos los individuos de todas las especies incrementaron sus índices de iluminación cuando pasaron de la clase brinzales a latizales, lo que sugiere que los individuos de diámetros mayores están expuestos a un mayor grado de iluminación (Davies *et al.*, 1998; Poorter y Arets, 2003).

Los resultados de las pruebas sobre apertura de dosel para apertura de dosel fueron consistentes con los resultados de iluminación de copa para el tamaño de brinjal: *Z. sprucei* fue la única especie con una distribución diferente a la distribución del bosque. Sin embargo, la prueba para fase de regeneración mostró que *Z. sprucei*, así como las demás especies, no difería de la distribución del bosque. Una posible explicación para este hecho sería que la variable de fase “madura”, donde se encontró la mayor abundancia de las especies, no necesariamente refleja la disponibilidad de luz en el piso debido a la ocurrencia de pequeños claros verticales o laterales en la fase madura que proveen luz para la regeneración, pero no reflejada en esta variable. Por lo tanto, la fase de regeneración “madura” puede que no sea siempre una buena variable para representar el nivel de penetración de luz por el dosel, pero sí de la estructura de la vegetación. No se encontró ningún patrón entre el grado de tolerancia a la sombra y la abundancia de regeneración natural, como lo encontrado por Poorter y Arets (2003) en un bosque húmedo tropical en Bolivia, y Hartshorn (1980) en Costa Rica.

Para aquellas especies que tuvieron una distribución similar a la del bosque, se concluye que la influencia de los micrositios sobre la distribución de las especies en estudio fue mínima, y que ellas fueron mayormente influenciadas por el ambiente más común del bosque: baja iluminación de copa, dosel cerrado y fase de regeneración madura. Se necesita aún determinar por cuánto tiempo estas especies pueden sobrevivir antes que aparezca un claro que les permita desarrollarse en tamaños mayores.

La ausencia de *S. parahyba* y la presencia de sólo un individuo de *C. pentandra* en las parcelas de muestreo probablemente se deba a diferentes razones: *S. parahyba* necesita de altos niveles de disturbios para regenerarse (Justiniano *et al.*, 2001), una condición no encontrada en un bosque no intervenido; mientras que *C. pentandra* es una especie muy escasa y simplemente se encontró un solo individuo.

Aunque todas las especies estudiadas son consideradas como heliófitas de larga vida, se encontró que responden de manera diferente a las diferentes condiciones de luz y que fueron capaces de germinar y desarrollar regeneración bajo sombra, coincidiendo con Guariguata (2000), quien sugiere que especies supuestamente pertenecientes al mismo gremio en realidad ocupan diferentes nichos de iluminación, lo que puede contribuir a la coexistencia de especies (Poorter y Arets, 2003) y riqueza. El hecho que estas especies fueran capaces de regenerar bajo el dosel cuestiona su clasificación como especies demandantes de luz, o implica que el concepto sea revisado.

La capacidad de las especies en desarrollar cierto nivel de regeneración bajo el dosel puede ser explicado por el hecho de recibir luz lateral, pequeños rayos de luz y luz difusa, lo cual fue más común para los individuos con dap < 10 cm (Clark y Clark, 1987). Por esta razón los micrositios no pueden ser clasificados meramente como claros o no claros. Esto es particularmente importante en bosques semidecuidos como el estudiado, el cual provee un mínimo de luz a través del dosel cuando la mayoría de los árboles pierden sus hojas durante los meses de sequía, facilitando el establecimiento de un banco de plántulas de especies demandantes de luz. La existencia de brinzales y latizales bajo la sombra daría a estas especies una cierta ventaja para responder a las aperturas del dosel creadas por la caída de árboles o aprovechamiento. Sin embargo, puede que las plántulas no sobrevivan permanentemente in micrositios bajo sombra: la luz favorable debe hacerse

disponible en los periodos cruciales de la vida de cada plántula (Clark y Clark, 1987).

Aunque parece que las especies escasas o raras tienen una estrategia de regeneración exitosa, para propósitos de manejo forestal la escasez significa un desafío para los ecólogos y manejadores de bosques sobre cómo incrementar la abundancia de estas especies desde brinzales y latizales a clases diamétricas mayores. La escasez de especies sugiere que para su conservación se requiere de áreas grandes (Hubbell y Foster, 1986; Pitman *et al.*, 1999; Bawa y Ashton, 1991). Por esta razón el manejo forestal sostenible puede ser una importante y efectiva herramienta para la conservación fuera de las áreas protegidas y también en enfoques a escala de paisaje que integran manejo forestal y áreas protegidas. Las especies escasas, incluyendo las muy demandantes de luz, son más vulnerables que las comunes (Rabinowitz *et al.*, 1986; Jennings *et al.*, 2001), por lo que se sugiere poner especial atención en éstas durante el manejo forestal.

Nuestros resultados muestran que la mayoría de las especies tuvieron baja abundancia. Cómo se puede incrementar esta abundancia? La luz en las aperturas aumenta las posibilidades de sobrevivencia de las plántulas (Augsburger, 1984), en consecuencia las aperturas del dosel parecen ofrecer un camino adecuado para favorecer el reclutamiento y desarrollo de especies heliófitas de larga vida, en concordancia con los hallazgos de Guariguata (2000) en Costa Rica. Él encontró patrones contrastantes en la regeneración de especies pertenecientes al mismo gremio: algunas podían regenerar bajo el dosel, otras necesitaban aperturas, y otras tenían una respuesta intermedia, pero todas respondían bien a las aperturas del dosel. Con base en estos hallazgos, Guariguata concluyó que los sistemas monocíclicos podrían ser adecuados para las especies estudiadas debido a que ellas necesitan “una remoción casi completa del dosel tanto para estimular la germinación de semillas como para favorecer el crecimiento de semillas y su sobrevivencia”. Sin embargo, debemos ser cuidadosos a la hora de considerar sistemas monocíclicos, debido a sus posibles impactos ecológicos. En el caso de Bolivia, concordamos con Fredericksen (1998) en que los sistemas intensivos de aprovechamiento policíclicos pueden producir suficientes disturbios en el bosque para promover la regeneración de especies heliófitas de larga vida.

Sin embargo, puede que el reclutamiento de plántulas promovido por aprovechamientos intensivos no sea sufi-

ciente para asegurar la existencia de la futura cosecha, por lo que probablemente sea necesario implementar tratamientos silviculturales para asegurar que las plántulas se puedan convertir en árboles aprovechables. Con toda seguridad, la viabilidad de los tratamientos silviculturales dependerá en gran medida de su viabilidad económica.

Respecto a la distancia de dispersión de semillas, las distancias máximas registradas por especie fueron: *S. parahyba*: 38 m, *H. crepitans*: 10 m, *M. nobilis*: 4 m, y *Z. sprucei*: 4 m. Si bien las especies con menor dispersión fueron *M. nobilis* y *Z. sprucei*, no se puede saber con exactitud la verdadera distancia de dispersión dado que sus semillas son dispersadas por animales. Estas especies fueron las más demandantes de luz y se especula que reciben el beneficio de la dispersión por animales para colonizar los sitios disturbados. Las especies escasas como *S. parahyba* pueden compensar sus bajas abundancias a través de su buena capacidad de dispersión de semillas y su ya conocida latencia de semillas (Justiniano *et al.*, 2001). *H. crepitans*, que mostró una dispersión intermedia, parece que su estrategia de regeneración se basa en su capacidad de desarrollar abundante regeneración bajo el dosel y al mismo tiempo ser capaz de colonizar claros cuando estos ocurren.

Otras estrategias de supervivencia a ser considerada en futuros estudios son sus mecanismos de escape de los predadores, rápido crecimiento y su capacidad de germinación de semillas en un amplio rango de condiciones de substrato y humedad. Considerando que nuestros resultados sobre dispersión de semillas son preliminares, recomendamos continuar con estudios sobre fenología, producción de semillas, dispersión, depredación y germinación de especies heliófitas de larga vida en bosques no intervenidos. Hoy día, los sistemas silviculturales en el neotrópico usualmente fallan en considerar los requerimientos ecológicos de semillas y su dispersión (Guariguata, 2000). Estas consideraciones son particularmente importantes a la hora de identificar árboles semilleros a ser dejados después de la tala y establecer el periodo del aprovechamiento.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) por el apoyo a esta investigación; El Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF) facilitó su estación de

investigación; a la empresa forestal La Chonta por su cooperación y a Gustavo López, Fernando Casanoves y Bonifacio Mostacedo por su apoyo en el análisis estadístico. El primer autor agradece al Proyecto FOMABO (un proyecto de colaboración universitario boliviano-danés) por una beca proporcionada durante esta investigación de doctorado, a la Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, y a Francis E. Putz y la Universidad de Florida donde inició su programa de estudios de doctorado con el apoyo de una beca Fulbright.

BIBLIOGRAFÍA

- Augspurger, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65(6): 1705-1712.
- Bawa, K.S. y P.S. Ashton. 1991. Conservation of rare tree species in tropical rain forests: a genetic perspective. En: Falk, D.A., Holsinger, K.E. (Eds.). *Genetic and conservation of rare plants*. Oxford University Press, Oxford, pp. 62-71.
- Bertault, J.G., B. Dupuy & H.F. Maitre. 1995. Silviculture for sustainable management of tropical moist forest. *Unasylva* 181(46): 3-9.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effects on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14(2): 158-160.
- Brokaw, N.V.L. y S. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70(3): 538-541.
- Clark, D.B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. En: Guariguata, M.R. y G.H. Catan (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, Ed. Lur. pp. 192-221.
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosques muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl. 1): 41-54.
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3): 315-344.
- Clark, D.B., D.A. Clark y P.M. Rich. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by sapling of nine tree species in neo-tropical rain forests. *Biotropica* 25(4): 397-407.
- Clark, D.B. M.W. Palmer & D.A. Clark. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80(8): 2662-2675.
- Croat, T.B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, Stanford.
- Dalling, J.W. 2002. Ecología de semillas. En: Guariguata, M.R. y G.H. Catan (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ed. Lur, Cartago, pp. 344-375.
- Davies, S.J., P.A. Palmiotto, P.S. Ashton & J.V. LaFrankie. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662-673.

- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12 (Supp I): 47-55.
- Diaz, J.C. 1995. Caracterización de la iluminación de micrositios de regeneración de 14 especies arbóreas en un bosque húmedo intervenido en Costa Rica, y el efecto de la intervención sobre la abundancia de la regeneración natural. Tesis de Maestría, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *TREE* 11: 119-124.
- Finegan, B., M. Camacho, N. & Zamora. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121: 159-176.
- Foster, R.B. y N.V.L. Brokaw. 1996. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island. Smithsonian Institution, Washington DC, USA.
- Fredericksen, T.S. 1998. Limitations of low-intensive selection and selective logging for sustainable tropical forestry. *Commonwealth Forestry Review* 77(4): 262-266.
- Guariguata, M.R. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neo-tropical secondary forests: management implications. *Ecological Applications* 10(1): 145-154.
- Guzmán, R. 1997. Caracterización y clasificación de especies forestales en gremios ecológicos en el bosque subhúmedo estacional de la región de Lomerío, Santa Cruz, Bolivia. Tesis de Maestría, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic press, London.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neo-tropical forest dynamics. *Biotropica* 12(2 Suppl.): 23-30.
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986. Commonness and rarity in a neo-tropical forest: implications for tropical tree conservation. En: Soule, M.E. (Ed.). *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, pp. 205-231
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1987. La estructura especial en gran escala de un bosque neotropical. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl.): 7-22.
- Jennings, S.B., N.D., Brown, D.H., Boshier, T.C., Whitmore & J. do C.A. Lopez. 2001. Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainable managed tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 154: 1-10.
- Justiniano, M.J. y T.S. Fredericksen, 2000. Ochoó. *Hura crepitans* L. Euphorbiaceae. BOLFOR, Santa Cruz.
- Justiniano, M.J., W. Pariona, T.S. Fredericksen & D. Nash. 2001. Serebó o Sombrerillo *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, Caesalpinaceae. BOLFOR, Santa Cruz.
- La Chonta. 1998. Plan general de manejo forestal Empresa Agroindustrial La Chonta Ltda. La Chonta, Santa Cruz, Bolivia.
- Lieberman, M., D. Lieberman & R. Peralta, 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry on non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70(3): 550-552.
- Oldeman, R.A.A. y d. J. van. Dijk. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rainforests trees. En: Gomez-Pompa, A., T.C., Whitmore, y M. Hadley (Eds.). *Rainforest regeneration and management*. UNESCO, Paris, pp. 21-65.
- Peña-Claros, M. y H. de Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18: 261-274.
- Pitman, N.C.A., J. Terborgh, M.R. Silman & P. Nuñez. 1999. Tree species distribution in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80(8): 2651-2661.
- Poorter, L. y E.J.M.N. Arets. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- Primak, R.B. 1992. Tropical community dynamics and conservation biology. *BioScience* 42(11): 818-821.
- Putz, F.E. y S. Appanah. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica* 19(4): 326-333.
- Rabinowitz, D., S. Cairns & T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soule, M.E. (Ed.). *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Inc, Massachusetts, pp.182-204.
- Root, R., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological monographs* 37: 317-350.
- Swaine, M. D. y T.C. Whitmore. 1988. On the Definition of Ecological Species Groups in Tropical Rain Forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Swaine, M.D., D. Lieberman & F.E. Putz, 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.

- Unzueta, O. 1975. Mapa ecológico de Bolivia: memoria explicativa. Maca, La Paz, Bolivia.
- Vroomans, V. 2003. Topografía de las parcelas permanentes en la concesión forestal La Chonta y su efecto en la vegetación. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical rain forests of the Far East. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3): 536-538.
- Whitmore, T.C. 1998. An introduction to tropical rain forest (2da. edición). Oxford University Press, Oxford