

ECOLOGÍA DE LAS HISTORIAS DE VIDA

ARIEL E. LUGO Y JESS K. ZIMMERMAN

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Puerto Rico y La Universidad de Puerto Rico, Puerto Rico, respectivamente

Las investigaciones sobre la ecología de las historias de vida (o ciclo de vida) de árboles tropicales, se ha quedado rezagada con relación a la de otras plantas, particularmente de árboles de zonas templadas. En los trópicos, la investigación sobre la historia de vida ha seguido dos líneas: la demografía y la sucesión. Comparados con los árboles de las zonas templadas, los árboles tropicales (*sensu lato*) parecen tener un período más corto para la primera reproducción y un período de vida más corto. Poner en claro las estrategias de historia de vida de especies de los bosques tropicales es intimidante, debido a que la dependencia tradicional en el comportamiento entre la semilla y la plántula es inadecuada, y es necesario un análisis completo de la historia de vida para cada especie, antes de definir los grupos apropiadamente. Análisis del comportamiento de las semillas, plántulas y árboles jóvenes de tierras bajas húmedas o bosques húmedos sugieren dos grupos de especies: pioneras y no pioneras (o especies clímax). Para la mayor parte de los árboles (no pioneros), la supervivencia de los adultos contribuye más a su estado físico que al número de semillas y plántulas que ellos producen, o la rapidez de su crecimiento. Para las especies pioneras, es afectada mayormente por el banco de semilla y el crecimiento de juveniles.

Dado que las especies de árboles y condiciones ambientales en los trópicos son diversas, es necesaria una mayor investigación para ratificar esta opinión. Divisiones posteriores de historias de vida de especies no pioneras, mediante grupos funcionales, ha demostrado dificultad ya que parecen existir entre las especies características continuas.

La formación de brechas por árboles caídos ha sido enfatizado como el mayor evento alterador en el ciclo de vida de los árboles de bosques tropicales húmedos y lluviosos; estas brechas existen en la parte crítica de las etapas de desarrollo. La luz incidental y, en una menor extensión, los nutrientes, son los factores más importantes para el crecimiento de individuos a través de las brechas o dentro de un dosel cerrado. En los bosques secos, el agua es más importante que la luz como factor determinante del éxito de los individuos. Algunas características del ciclo de vida relacionadas con especies de árboles de bosques secos son, semillas pequeñas, dormancia de la semilla relacionada con la humedad, dependencia de raíces o retoños en el tallo para la regeneración, sincronía de los procesos de crecimiento y reproducción, poca abundancia de plántulas, banco de semillas reducido y alta densidad de tallos.

Grandes disturbios y poco frecuentes como los huracanes, introducen instantáneamente condiciones extremas las cuales alteran significativamente las etapas del ciclo de vida de algunos árboles tropicales. La formación de retoños, de uniones de árboles, individuos pequeños, corto período de vida, los cambios rápidos en la adaptabilidad a la sombra o sol, el establecimiento explosivo de poblaciones de plántulas, la proporción acelerada de productividad primaria y ciclo de nutrientes, y el incremento abundante de especies dependientes de las brechas en el dosel, son ejemplos de características de la historia de vida en áreas de disturbios frecuentes. En sitios degradados, como aquellos con frecuentes deslizamientos de tierra o afectados por las actividades humanas, se regeneran exitosamente diferentes grupos de especies incluyendo diferentes formas de vida y una fracción mayor de especies invasoras. Estas diferencias sugieren que otro grupo de características de la historia de vida se requieren para poder subsistir en estos ambientes extremos. Es necesaria una mayor investigación para tener una idea clara de la diversidad de estrategias en la historia de vida de árboles tropicales.

INTRODUCCION

La mayoría de las comunidades de plantas son sucesionales y cada especie está sentenciada a extinguirse localmente; las dos estrategias de “escaparse a otro lugar” o “esperar hasta que el habitat correcto aparezca” son dos formas alternativas para sobreponerse al deterioro del habitat local. (Harper, 1977).

Con estas palabras Harper presenta las opciones disponibles para la mayoría de plantas, incluyendo a los árboles de bosques tropicales. El desafío para los científicos es determinar cual planta sigue cual estrategia; describir las variaciones en sus respuestas a las condiciones cambiantes y examinar los fenómenos de la historia de vida en la búsqueda de patrones de respuestas, que puedan ser usados para categorizar las especies y mejorar la capacidad de manejo de los bosques tropicales. Desafortunadamente, el entendimiento ecológico de los bosques tropicales es reducido; en parte debido a que son demasiado complejos. La complejidad de los bosques tropicales viene de la gran concentración de árboles por unidad de área y la amplia diversidad de condiciones ecológicas que caracterizan las latitudes tropicales. En proporción, los árboles tropicales se enfrentan a una mayor competencia biótica y de variedad de clima que las especies en zonas templadas o boreales. El como describir la historia de vida (ciclo de vida) de tantas especies creciendo en

diferentes condiciones climáticas y edáficas es un reto para los ecólogos y silvicultores tropicales.

Un análisis cuantitativo de la historia ecológica de las plantas fue formalizado por Pelton (1953). Antes de ésta síntesis, se había dado poca importancia al enfoque de las plantas desde el punto de vista demográfico y poblacional, con relación a las poblaciones animales o de las comunidades de plantas (Harper, 1967; Hubbell y Werner, 1979; McCormick, 1995). Además, el estudio de la historia de vida de árboles tropicales se ha quedado atrás en relación a los árboles de zonas templadas. En las 892 páginas de revisión de Harper (1977), menos de 30 páginas contienen alguna referencia a especies de árboles tropicales, y la mayor parte de ésta información está relacionada con la dispersión de las semillas y su depredación. Desde 1977, muchos estudios se han enfocado a la regeneración de los árboles en brechas del dosel de bosques tropicales de tierras bajas y húmedas; pero pocos estudios han enfatizado la historia de vida completa de árboles en bosques tropicales y bosques secos en particular (Alvarez-Buylla *et al.*, 1996; Clark y Clark, 1992; Garwood, 1989; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974; McCormick, 1995; Putz y Brokaw, 1989; Swaine y Lieberman, 1987; Whitmore, 1984a, 1984b; Zimmerman *et al.*, 1984).

Swaine *et al.* (1987b), observaron que la mayoría de los estudios tropicales no duraban lo suficiente para considerar la longevidad de los árboles. En Puerto Rico, con algunos de los sitios más grandes en los neotrópicos, existen en la actualidad anotaciones cubriendo más de 60 años de ocurrencia de huracanes catastróficos (Lugo *et al.*, 2000). La situación se agrava con la dificultad para determinar la edad de los árboles de los trópicos. (Bormann y Belyn, 1981). Wyatt-Smith (1987) se lamentan de la poca información sobre la dinámica poblacional de árboles tropicales y agregan que muchos de los estudios a largo plazo en el trópico, se enfocan a árboles de diámetro normal > a 10cm. La regeneración y el establecimiento a través de plántulas y las fases de árboles jóvenes al igual que las fases durante la floración y la frutificación, recibieron menor atención. El enfatiza que el entendimiento de la dinámica de los árboles mayores de cualquier especie, requiere del estudio de las fases de establecimiento y regeneración. Esta necesidad existe a pesar de que la representación de la historia ecológica de vida de las especies de árboles tropicales, se ha enfocado normalmente en las respuestas a corto plazo de las semillas y las plántulas (Ej. Swaine y Whitmore, 1988).

Nuestra revisión de la literatura expone dos líneas complementarias a la investigación sobre la historia

de vida en bosques tropicales. Una visión es la demografía, con un enfoque específico en especies individuales (Alvarez-Buylla *et al.*, 1996; Hubbell y Foster, 1990; McCormick, 1995; Silvertown *et al.*, 1993). Esta investigación puede ser comprensiva, basada en una población o fragmentada, enfocada en uno o varios aspectos del ciclo de vida de un solo árbol. Una segunda línea de investigación es la sucesión, que se enfoca sobre la función de la comunidad y los medios para entender el rol de las poblaciones de árboles en la sucesión (Bazzaz y Pickett, 1980; Clark y Clark, 1992; Ewel, 1980; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974; Richards, 1964). A pesar de que las técnicas demográficas son usadas, ésta investigación selecciona grupos de especies con el objetivo de catalogar grupos funcionales de acuerdo a su papel en la sucesión. En nuestra revisión, primero ponemos la investigación de la historia de vida de árboles tropicales en el contexto de los estudios de la historia de vida en otros grupos de plantas, y luego presentamos la información sobre la historia de vida de acuerdo a varias líneas de investigación. Terminamos con una revisión de la historia de vida ecológica en bosques sometidos a grandes disturbios poco frecuentes, limitaciones en la cantidad de agua y otros estresores ecológicos. Nuestro objetivo es presentar el paradigma de la investigación sobre historia de vida ecológica de árboles tropicales y en donde sea posible, proponer mejoras para estos paradigmas basados en las experiencias en el Caribe. A través de esta revisión, señalamos la necesidad de investigación que soporte mejoras de los modelos de la historia de vida de árboles tropicales.

PARÁMETROS DE ÉSTA REVISIÓN

ADVERTENCIAS Y DEFINICIONES

La literatura tiende a generalizar sobre los trópicos, particularmente a través de comparaciones con condiciones en los climas templados (Lugo y Brown, 1991). Estas generalizaciones son útiles, pero pueden llevar a callejones sin salida y/o mitos por dos razones. Primero, la falta de consistencia en el uso de la terminología como son tropical, bosques tropicales, bosques lluviosos, bosques primarios y bosques secundarios (Brown y Lugo, 1990; Lugo y Brown, 1991). Los lectores no pueden estar seguros a que condiciones ambientales o del estado de los bosques se están refiriendo sin una definición precisa de éstas condiciones. Segundo, la gran riqueza de especies y la diversidad de formas de vida que tipifican los trópicos, hacen que existan excepciones para la mayoría de estas generalizaciones. En ésta revisión, mantenemos la terminología sobre los tipos de bosques usadas en el artículo original siempre

que nos referimos a los hallazgos expresados en dicho artículo, y la terminología de Holdridge (1967) cuando expresamos nuestro punto de vista.

El término “disturbios grandes e infrecuentes” es usado aquí *sensu* Romme *et al.* (1998):

Disturbios grandes e infrecuentes se definen como aquellos cuya intensidad excede la intensidad en la cual un umbral ocurre en la curva de respuesta [de los parámetros del ecosistema], y que son estadísticamente infrecuentes.

Ejemplos de estos disturbios son huracanes con cierta intensidad por encima del promedio, grandes inundaciones, fuertes e intensos fuegos y derrumbamientos de tierra que exceden ciertos volúmenes y puntos críticos y, sequías extremas.

MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE LA ECOLOGÍA DE LAS HISTORIAS DE VIDA

La historia de vida es definida como los cambios combinados en expectativas para promover la vida y reproducción de un organismo cuando madura o crece. Se asume que las historias de vida se producen en respuesta al ambiente del organismo; las tácticas de la historia de vida son las características individuales de la historia de vida que seleccionan a favor o en contra de dicho organismo. La manera en que la selección y las tácticas de la historia de vida evolucionen, depende de los intercambios específicos de esas especies entre las diferentes tácticas (esto es, reproducción vs supervivencia). Lewontin (1965) mostró la evolución del ciclo de vida usando un modelo gráfico simple, el cual fue incorporado por Harper (1977) en su ciclo de vida idealizado de una planta grande (porción sombreada en la Figura 1). El diagrama del ciclo de vida de Harper muestra el período reproductivo del ciclo de vida que es crítico para el éxito demográfico de las plantas: tiempo antes de la primera reproducción, capacidad de cambio del comienzo del período de fecundidad, tiempo pico de fecundidad, capacidad de cambio del período pico de fecundidad, tiempo en que la fecundidad cesa, capacidad de cambio de tiempo cuando la fecundidad cesa y número total de vástagos producidos.

El período de fecundidad comienza a la edad de la primera reproducción y continúa hasta que la reproducción cesa debido a la senescencia o muerte. La edad de la primera reproducción es el aspecto más crítico de la historia de vida, debido a que el crecimiento de la población es una variable compuesta, tan rápido como el organismo se

reproduzca, tan pronto como la nueva generación estará lista para reproducirse y agregar más individuos a la población. Los árboles se reproducen de manera relativamente tardía comparadas con otras plantas a cambio de crecimiento temprano (Sterns, 1992). La reproducción es imposible o difícil hasta que se obtiene un tamaño mínimo; por lo que el crecimiento temprano permite al árbol alcanzar el dosel donde es maximizada la reproducción.

La historia de vida puede ser analizada de mejor manera como una tabla de vida, una matriz cuadrada que provee la edad (o tamaño), las probabilidades específicas de muerte y la cantidad de reproducción para cada grupo de edades (o tamaño). Matrices basadas en la edad han sido llamadas matrices de Leslie (Leslie, 1948), en las cuales las únicas entradas que no tienen cero están en la primera fila (fecundidad) y a través de la diagonal (supervivencia). Entradas sin cero reflejan transacciones imposibles como sería el saltar de la edad 7 a la 9 en un sólo paso. Matrices de poblaciones basadas en etapas (poblaciones de transición) han sido llamadas matrices Lefkovich (Lefkovich, 1965), en las cuales cualquier elemento de la matriz puede ser diferente de cero porque cualquier clase puede contribuir a la otra, en el próximo intervalo de tiempo.

Una gráfica del ciclo de vida (Figura 2a) incluye toda la información demográfica relevante de un árbol, la cual se transfiere a una matriz de transición de la población (Figura 2b). La matriz de transición provee información cuantitativa en una base anual para las probabilidades de transición de un estado a otro (Caswell, 1989). Para árboles tropicales, es más apropiado una matriz basada en la etapa o matriz Lefkovich, que una matriz basada en la edad, debido a la dificultad de identificar la edad de los árboles tropicales, y más importante, con excepción de los árboles viejos, el tamaño de un árbol más que su edad determinará de mejor manera su futuro comportamiento.

Las columnas en la matriz de transición indican, para cada etapa, la probabilidad combinada de supervivencia y crecimiento, reducción de tamaño, o de la continuidad en la misma etapa hasta el próximo paso (usualmente de un año) para cada etapa. La producción de semillas (F = fecundidad) está representada en la línea superior (número de semillas producidas por un árbol pequeño promedio o un árbol adulto grande). Las probabilidades de que las semillas se queden en el banco de semilla, una plántula, un árbol joven, y así sucesivamente, están en la diagonal (L). Las posibilidades de supervivencia y crecimiento hacia la nueva etapa se muestran debajo de la diagonal (G) y las posibilidades de una

reducción en tamaño debido a una catástrofe (D), aparecen encima de la diagonal. Cada línea va en dirección inversa, definiendo cada etapa en términos de fecundidad, supervivencia e incremento de la contribución de las etapas, durante los años previos. La matriz tiene gran flexibilidad en términos del tipo de información sobre la historia de vida disponible. Por ejemplo, el crecimiento clonal puede ser indicado con flechas desde cualquiera de las clases de adultos hasta cualquiera de las etapas juveniles, y puede aparecer encima de la diagonal en la matriz de transición (combinada con la D). Con un banco de semillas, o si el banco de semillas no existe en la población por más de un año, entonces la etapa de semilla puede ser omitida (Caswell, 1989; Silvertown *et al.*, 1993); la reproducción es por lo tanto descrita como el promedio de producción de plántulas por cada etapa adulta. Este procedimiento es usado en casos en los que el tiempo de transición de la matriz es de un año.

En términos matemáticos, la transición o proyección de la matriz A provee las contribuciones promedio de un individuo en una etapa particular (j), a otra etapa (i), en un intervalo de tiempo pre-determinado. Cada elemento se expresa como a_{ij} ; estos valores son números enteros en términos de fecundidad; y fluctúan de 0 a 1 en el resto de la matriz. La variedad de medidas de la población se pueden deducir de A (Caswell, 1989). La más importante de estas medidas es λ (lambda), la proporción de crecimiento de la población o el cambio en el número de individuos en cada etapa de crecimiento, a través del tiempo (asumiendo que el número relativo de individuos en cada etapa es el mismo a través del tiempo). El valor de λ es importante ya que provee una definición de la idoneidad en estudios evolutivos, esto es, el número esperado de vástagos a ser producidos por un organismo, con un conjunto particular de características, en un ambiente específico. El conjunto de índices que se derivan frecuentemente de A son las elasticidades. La elasticidad (e_{ij}) es la medida de la sensibilidad proporcional de λ , a cambios pequeños en las a_{ij} s, proveyendo de esta manera una medida clara de la importancia relativa de las diferentes etapas de vida para la idoneidad de un organismo. Debido al "cuello de botella" entre las etapas de vida, un incremento de un 10% en la supervivencia de las plántulas no tendrá el mismo efecto que un incremento en un 10% en la supervivencia de adultos, o un 10% de incremento en la fecundidad.

LONGEVIDAD DE LA SEMILLA EN LOS BOSQUES TROPICALES

Para mostrar como las recientes investigaciones están modificando las primeras generalizaciones pantropicales, usaremos la información sobre la longevidad de las semillas. La generalización aceptada es que las semillas de árboles tropicales tienen un periodo corto de viabilidad (Harper, 1977; Mabberley, 1983; Ng, 1983). Muchas especies son aceptadas en esta generalidad, particularmente aquellas en bosques lluviosos típicos, pero muchas de las semillas no tienen periodos cortos de viabilidad y otras semillas presentan algún tipo de latencia (Gómez-Pompa, *et al.*, 1976; Smith, 1970; Whitmore, 1984b). Ng (1980) encontró una reducción exponencial en la relación entre el número de especies y el tiempo requerido para la germinación, en los bosques lluviosos de Malasia, con un 50% de 335 especies, completando su germinación en 6 semanas. Alrededor del 15% de las especies sobrepasaron las 20 semanas antes de que empezaran el proceso de germinación.

Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993) encontraron que la cosecha de semillas, la periodicidad de la producción y el número de semillas por fruto varía grandemente, debido a la enorme diversidad de taxa de plantas y las formas de vida en los bosques tropicales. También observaron que las semillas son notoriamente diversas en tamaño, forma, morfología, anatomía, contenido de humedad, tipo de reservas y presencia de compuestos secundarios. También reportaron que el promedio de longevidad de semillas en los bosques tropicales, donde el piso está mojado, oscuro y caliente, puede ser uno de los más cortos entre las comunidades de plantas, debido a que las semillas tienden a germinar inmediatamente después de la dispersión.

Sin embargo, las semillas de especies pioneras en bosques lluviosos muestran una gran longevidad, alcanzando un promedio de retorno de más de un año. En bosques tropicales estacionales, algunas semillas pueden ser liberadas en periodos de baja humedad (semilla dispersadas por el viento como es el caso de *Swietenia macrophylla*), y pueden permanecer latentes hasta que haya humedad disponible. Una gran cantidad de información sobre producción de semillas, tamaño y mecanismos de dispersión están disponibles para los bosques de la Amazonia en Knowles y Parrota (1995, 1997).

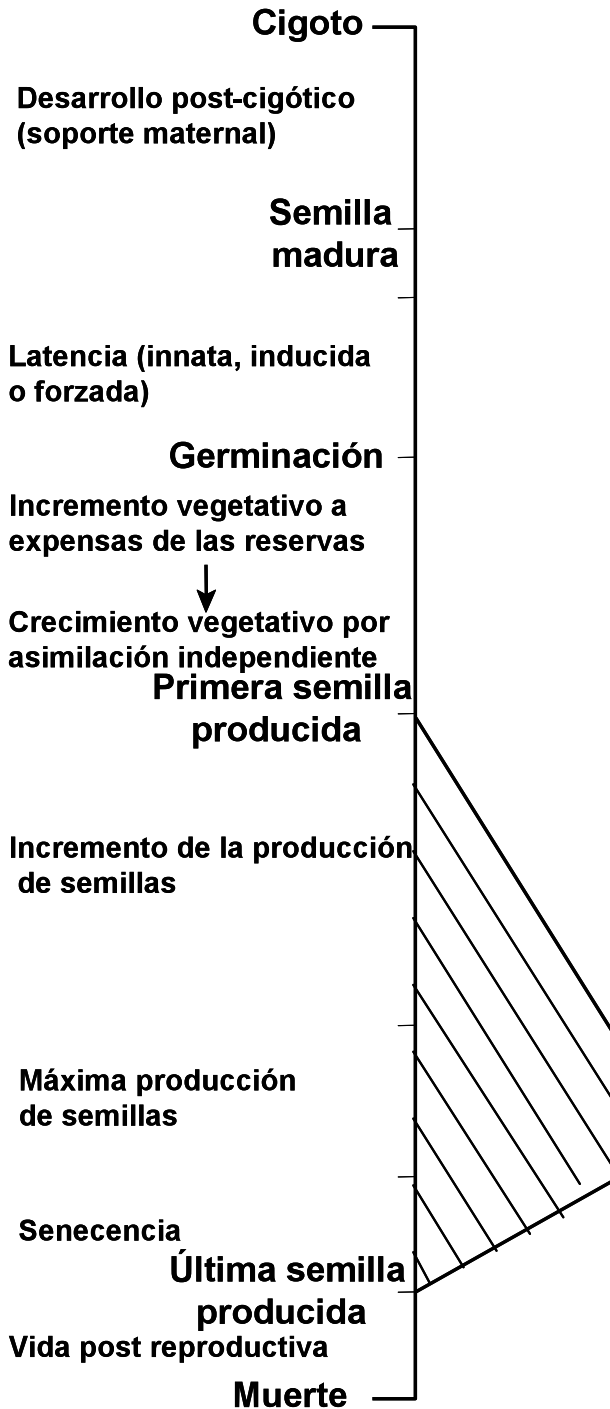


Figura 1. Ciclo de vida idealizado de una planta superior. La porción sombreada representa el patrón de producción y la cantidad total de semillas producidas. Tomado de Harper (1977).

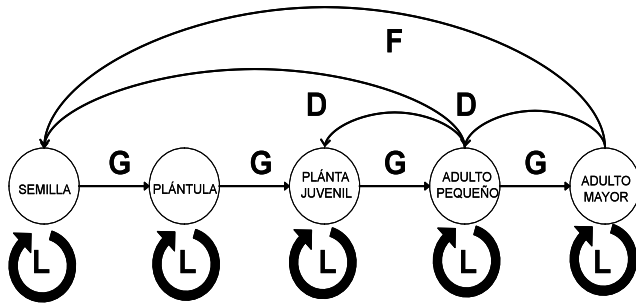


Figura 2a. Modelo del ciclo de vida en cinco etapas (semilla a adulto grande) de un árbol que muestra procesos demográficos críticos (a). L=Supervivencia; G=Crecimiento; D=reducción del tamaño debido a la catástrofe, F=fecundidad por la producción de semillas.

		Año t				
		Semilla	Plántula	Planta juvenil	Adulto pequeño	Adulto mayor
Año t + 1	Semilla	L			F	
	Plántula	G	L			
	Planta juvenil		G	L	D	
	Adulto pequeño			G	L	D
	Adulto mayor				G	L

Figura 2b. El mismo diagrama en forma de matriz (b) apropiada para el análisis por el método de Power de Caswell (1989). Tomado de Hubbell y Warner (1979).

Los factores que independientemente o en combinación con otros pueden extender la longevidad ecológica de las semillas son: mecanismos de latencia, retrasos en la germinación, metabolismos de interrupción, presencia de una testa dura o impermeable que previene una rápida hidratación y disminuye la depredación, producción abundante de semilla permitiendo a muchas sobrevivir ataques de depredadores y parásitos, así como fuertes defensas químicas contra la depredación y parasitismo. Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993) determinaron que las plantas que se han establecido en el piso de bosques inalterados, tienen una latencia menos compleja y mecanismos de dormancia regulados ambientalmente, que aquellas establecidas en brechas diseminadas. Garwood (1989) dió ejemplos de la diversidad de la germinación de semillas y de sus patrones de dispersión, a lo largo de gradientes de estrategias de regeneración, en las tierras bajas tropicales (Tabla 1). Desafortunadamente, la cantidad de información disponible acerca de la fisiología de la latencia de las semillas en los bosques tropicales es muy limitada, para permitir generalizaciones relacionadas con los mecanismos para diferentes grupos ecológicos de plantas.

Tabla 1. Distribución esperada de estrategias de los bancos de semillas entre las estrategias de regeneración, basadas en la distribución de la conducta de geminación y frecuencia de dispersión. (Fuente: Garwood, 1989).

Estrategia del banco de semilla	Estrategia de Regeneración ^a			
	Especies de maleza	Pioneras de vida corta	Pioneras de vida larga	Especies primarias
Transitorias	R + A	R + A	R + A/I	R + A/I
Transitorias con banco de semillas	—	—	—	R + A/I
Pseudo-persistente	R + C	R + C	—	—
Retrasada-transitoria	—	—	D + A/I	D + A/I
Estacional-transitoria	S + C/A	S + C/A	S + A/I	S + A/I
Persistente	F + C/A	F + C/A	—	—

^aConducta de germinación + Frecuencia de dispersión. Conducta de germinación indicada por: R, germinación rápida y período corto de viabilidad; S, latencia estacional y período de viabilidad intermedio; D, germinación retrasada y período de viabilidad intermedio; F, latencia facultativa y largo período de viabilidad. Frecuencia de dispersión indicada por: C, continua; A, anual; I, supra anual (intermitente).

HISTORIA DE VIDA DE ÁRBOLES TROPICALES COMPARADOS CON OTRAS PLANTAS Y ÁRBOLES

Harper y White (1974) recopilaron datos sobre la edad de la primera reproducción de las plantas producidas por semillas. Ellos diferenciaron entre plantas "semelparous" (aquellas que se reproducen una sola vez y luego mueren, esto es edad de reproducción es igual a tiempo de vida), hierbas, arbustos y árboles, tanto angiospermas como gimnospermas (Figura 3). En comparación con otras plantas, los árboles tienen un período de vida más largo y tienden a alcanzar de manera tardía, la edad de la primera reproducción. Se han añadido datos nuevos relacionados con árboles tropicales (dicotiledoneas, *Cecropia* y palmas) a la figura de Harpers y White, y se han incluido éstos en el diagrama original. Los resultados sugieren que los árboles tropicales (*sensu lato*) tienden a reproducirse a una edad más temprana, y tienen un período de vida más corto que los árboles en climas templados. Adicionalmente, algunas palmas que crecen debajo de la cubierta, parecen tener un período juvenil largo, en relación con su período de vida (Bullock, 1980; Olmstead y Alvarez-Buylla, 1995; Van Valen, 1975). La única especie pionera en este grupo (*Cecropia*), mostró un comportamiento similar al de los arbustos de zonas templadas: con un tiempo de vida muy corto y una primera reproducción a una edad temprana. Para verificar estas tendencias es necesario realizar más investigaciones.

Grime (1979) identificó el ambiente extremo para una especialización evolutiva de las plantas, en términos de estrés, competencia y disturbios. Para esos extremos, describió tres estrategias principales de respuesta de las plantas: tolerancia al estrés (S), competidores (C) y ruderales (R). Los que tienen tolerancia al estrés crecen en zonas libres de competencia, donde la disponibilidad de recursos es baja. Los competidores crecen en áreas donde la disponibilidad de recursos es alta y donde la competencia de otras especies ya establecidas es alta también. Los ruderales son malezas que crecen en ambientes libres de competencia, donde la disponibilidad de recursos es alta. Grime identificó también estrategias secundarias que se desarrollan a partir de una combinación de estas tres estrategias, y colocó varios grupos de plantas en el contexto de estas estrategias de respuesta (Figura 4).

La mayoría de los árboles ocupan un rango de condiciones ampliamente definidas como la tolerancia al estrés de los competidores, los cuales se adaptan a condiciones relativamente inalteradas,

con intensidades moderadas de estrés. A partir de estas definiciones, podemos generalizar las estrategias de regeneración, que permiten a los árboles adaptarse mejor a las condiciones que enfrentan. Por ejemplo, en caso de un incremento en estrés, los árboles dependen más de bancos persistentes de plántulas, que de bancos de semillas (Garwood, 1989). Los árboles de mangle (manglares) son árboles tropicales sin un banco de semillas y con plántulas vivíparas, formando un banco de plántulas (Tomlinson, 1986). De esta manera, los árboles pioneros se presentan cercanos a la esquina de las plantas ruderales en el triángulo donde los recursos (luz incidental), son relativamente altos y la competencia, relativamente baja. Desafortunadamente, Grime desarrolló su esquema principalmente para plantas herbáceas en zonas templadas; la utilidad de este esquema para diferenciar entre las historias de vida de los árboles, no se ha determinado, al igual que la diferencia entre árboles en zonas templadas y tropicales.

El enfoque demográfico a las historias de vida de árboles ha sido más productivo, con un esquema de vida similar al de Grime. Silvertown *et al.* (1993) analizaron matrices de Lefkovitch para 66 especies de plantas, calculando la elasticidad agregada para la fecundidad (F) supervivencia (S) y el crecimiento (C) para cada especie. El resultado es presentado en un diagrama triangular similar a la clasificación para hábitats de Grime. Las especies difieren de sus parámetros demográficos en una manera que colmaría las expectativas. La elasticidad de hierbas "semelparous" (bienal) alcanzó su pico más alto en los ejes de F y C, mientras que para las hierbas perennes aparecen a la mitad del diagrama. Las hierbas creciendo bajo la cubierta fueron intermedias para S y C, y bajas en el eje F. Las plantas leñosas, incluyendo algunos árboles tropicales, se ubicaron casi en su totalidad, en una de las esquinas del triángulo, en el cual F y C estuvieron cerca de 0 mientras que S estuvo cercano a 1. Así que, la supervivencia de la mayor parte de los árboles depende de la idoneidad y no el número de semillas o plántulas que ellos producen, o qué tan rápido crecen los árboles. Las pocas excepciones a este patrón fueron especies de arbustos en hábitats propensos a fuegos, en los cuales F y C fueron intermedios.

Con este mismo enfoque, Alvarez-Buylla *et al.* (1996) se concentraron en 13 especies de árboles tropicales y especies de palmas. Encontraron que la más alta elasticidad en 12 de esas especies, ocurre en la supervivencia de adultos o preadultos, un hallazgo similar al de análisis global de Silvertown *et al.* (1993). La única excepción fue *Cecropia obtusifolia*, la única especie pionera en la lista para la cual, la

supervivencia de semillas en el banco de semillas y el crecimiento de juveniles mostraron mayor elasticidad. Este hallazgo está de acuerdo con las expectativas, de que las especies pioneras y no pioneras son diferentes. *Cecropia obtusifolia* se ubicaría hacia el centro del espacio para C-S-F (Silvertown *et al.*, 1993), con arbustos de clima templado en hábitats propensos al fuego. Por lo tanto, las historias de vida de los árboles

(angiospermas) de clima templado y tropical estudiados, tienden a ser similares, excepto para árboles pioneros tropicales de rápido crecimiento. Sin embargo, es necesaria una mayor cantidad de matrices para confirmar este patrón. Este enfoque podría también ser usado para determinar si las especies no pioneras muestran un patrón distintivo de cambio en sus elasticidades.

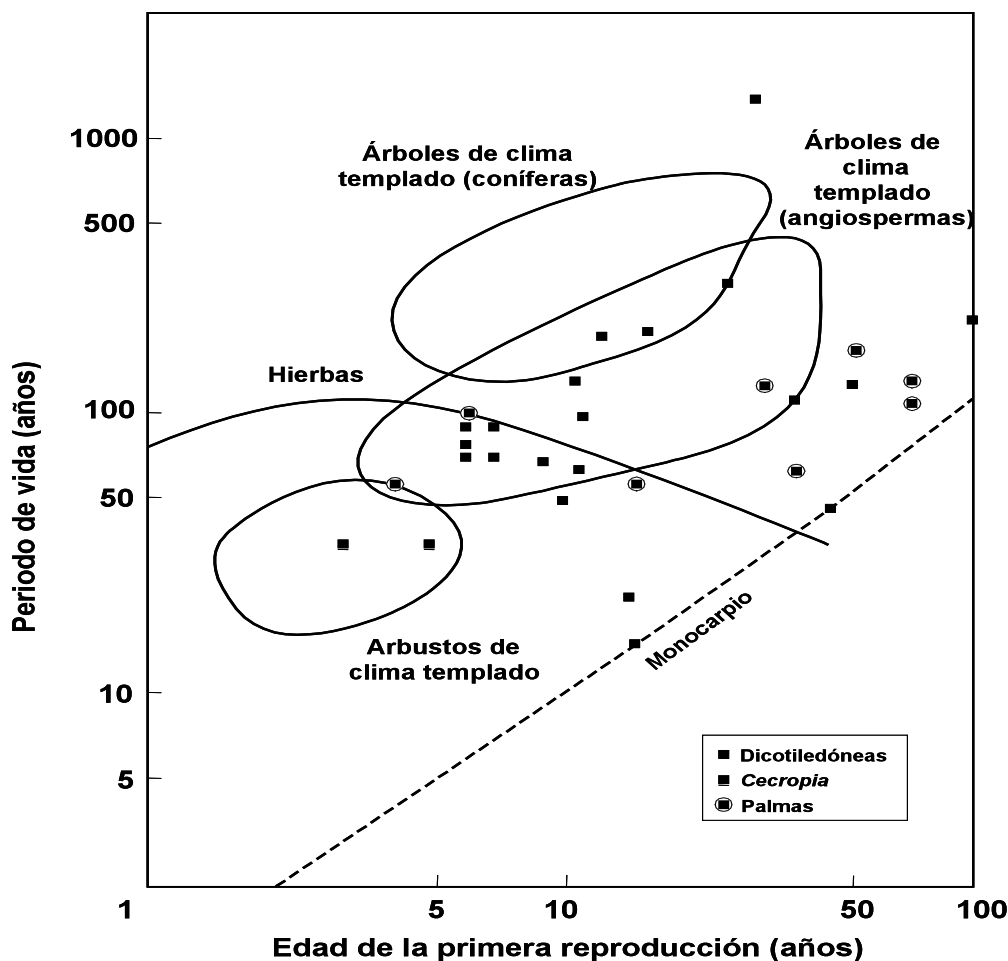


Figura 3. Relación entre el periodo juvenil (edad a la primera reproducción) y periodo total de vida para plantas perennes. Modificado de Harper (1977). Datos originales de Harper y White (1974) con datos adicionales para árboles tropicales obtenidos por Álvarez-Buylla y Martínez Ramos (1982), Bullock (1980), Francis (1989), Francis (1991), Hartshorn (1972 y comunicación personal), Muñiz-Meléndez (1978), Olmstead y Alvarez-Buylla (1995), Piñero *et al.* (1984), Sastre de Jesús (1979), Silander (1979), Van Valen (1975), You (1991), [dos del Manual de Sivicultura: *Mammea americana* y *Swietenia mahoganí*].

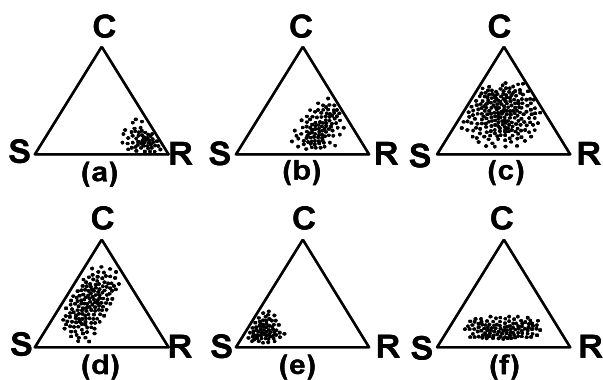


Figura 4. Diagrama que describe el rango de estrategias en (a) hierbas anuales, (b) hierbas bienales, (c) hierbas perennes y helechos, (d) árboles y arbustos, (e) líquenes, y (f) briofitas. Tomado de Grime (1979).

HISTORIA DE VIDA ECOLÓGICA DE LOS ÁRBOLES TROPICALES

Schimper (1903) hizo una distinción entre las plantas adaptadas al sol y a la sombra, y Richards (1964) hizo un contraste entre especies que crecen en áreas abiertas o en brechas, en los bosques tropicales (con demanda de luz o intolerancia [plantas de sombra]), con aquellas que se regeneran dentro del bosque (plantas de sombra, tolerantes o dominantes de bosques primarios). Estas observaciones forman la base para una variedad de estudios ecofisiológicos de las hojas, plántulas y el árbol en sí (Bazzaz y Pickett, 1980; Fetcher *et al.*, 1987; Kitajima, 1994; Lugo, 1970; Medina [en prensa]; Odum *et al.*, 1970). Las plantas adaptadas al sol se distinguen por curvas de respuesta fotosintética a la luz que se satura a altas intensidades; la tasa de fotosíntesis de plantas adaptadas a la sombra se satura a bajas intensidades de luz. La tasa de respiración en plantas adaptadas a la sombra es baja, permitiéndoles persistir durante períodos largos en la sombra.

Fetcher *et al.* (1987) encontraron que el metabolismo de plantas de sucesión primaria es afectado menos por el ambiente previo, después de ser transferidas a un nuevo ambiente, que aquellas especies de sucesión tardías. Por lo tanto, consideraron que las especies con sucesiones tempranas pueden aclimatarse a su nuevo ambiente más rápidamente, que aquellas especies de sucesión tardía. Sin embargo, cuando las respuestas a variables fueron consideradas individualmente, Fetcher *et al.*, (1987) encontraron que las especies con aparente similitud ecológica no necesariamente tienen similar respuesta de aclimatación. Kitajima (1994) encontró que las características que ayudan a incrementar la ganancia de carbono en plántulas, no necesariamente conducen a un incremento en la supervivencia en la

sombra, y las respuestas a aclimatación de características fotosintéticas individuales, no necesariamente difieren entre especies tolerantes e intolerantes a la sombra. En cambio, descubrió que las características morfológicas están negativamente correlacionadas con la supervivencia de los individuos en la sombra. La explicación es que una tasa de crecimiento más rápida se obtiene a costa del nivel de defensa y almacenaje. Las características morfológicas adquieren un nivel de protección y almacenamiento que asegura la supervivencia en la sombra, a una tasa baja de crecimiento.

La dicotomía de respuesta a la luz (adaptadas al sol o heliofitas vs. adaptadas a la sombra o no heliofitas) es la base de la cita de Harper (1977), usada al principio de la revisión. Esta dicotomía ha llevado a la mayoría de nombres pares revisados en la crítica de Swaine y Whitmore (1988). Entre estos nombres encontramos pioneras vs. no pioneras; colonizadoras vs. climax; secundarias vs. primarias; tolerantes de la sombra vs. exigentes de luz; no equilibradas vs. equilibradas; r-seleccionada vs. k-seleccionada; malezas vs. especies de vegetación cerrada; efímeras vs. persistentes; nómadas vs. driadas. Swaine y Whitmore (1988) usaron la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas como la base para proponer dos grupos ecológicos, que sustituyan a los nombres pares de usos comunes. La nomenclatura que ellos propusieron fue especies pioneras vs. especies no pioneras (o climax).

Estamos de acuerdo con Swaine y Whitmore (1988) y Clark y Clark (1992) en que el único esquema de clasificación en la historia ecológica de plantas tropicales que está avalado por datos, es el contraste entre especies pioneras y no pioneras. El que estos dos tipos de especies formen grupos distintos (Clark y Clark, 1992; Swaine y Whitmore, 1988; Zimmerman *et al.*, 1994), o sean puntos opuestos en una línea de historia de vida continua (Alvarez-Buylla *et al.*, 1996; Gómez-Pompa *et al.*, 1976), no está claro al momento y amerita más investigaciones. Las características distintivas de estos dos tipos de historias de vida fueron resumidas por Swaine y Whitmore (1988), pero difieren de las características provistas anteriormente por Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974) (Figura 5). El síndrome característico de especies de árboles pioneros en bosques tropicales propuesto por Swaine y Whitmore está descrito a continuación.

- Semillas que germinan solamente en espacios abiertos del dosel, permitiéndole cierta cantidad de luz solar plena.
- Plantas que no pueden sobrevivir en la sombra-plantas jóvenes que no se encuentran bajo un dosel cerrado del bosque.

- Semillas pequeñas, producidas en grandes cantidades y más o menos de forma continua.
- Semillas producidas a una edad temprana.
- Semillas dispersadas por el viento o animales.
- Semillas latentes y usualmente abundantes en suelo del bosque (especialmente especies de frutos carnosos); semillas ortodoxas (no se conocen especies con semillas recalcitrantes).
- Tasa alta de fijación del carbono por las plántulas; el punto de compensación es alto.
- Crecimiento rápido en altura.
- Crecimiento indeterminado sin brotes de descanso.
- Ramificaciones relativamente escasas.

- Hojas con un tiempo de vida corto.
- Raíces superficiales.
- Madera usualmente pálida, de baja densidad y no silícea.
- Hojas susceptibles a herbívoros; algunas veces con poca defensa química.
- Amplio rango ecológico; fenotípicamente plásticas
- Usualmente de vida corta.

Todas las plantas pioneras suelen tener las dos primeras características, pero no todas las pioneras cumplen con todas las características de la lista.

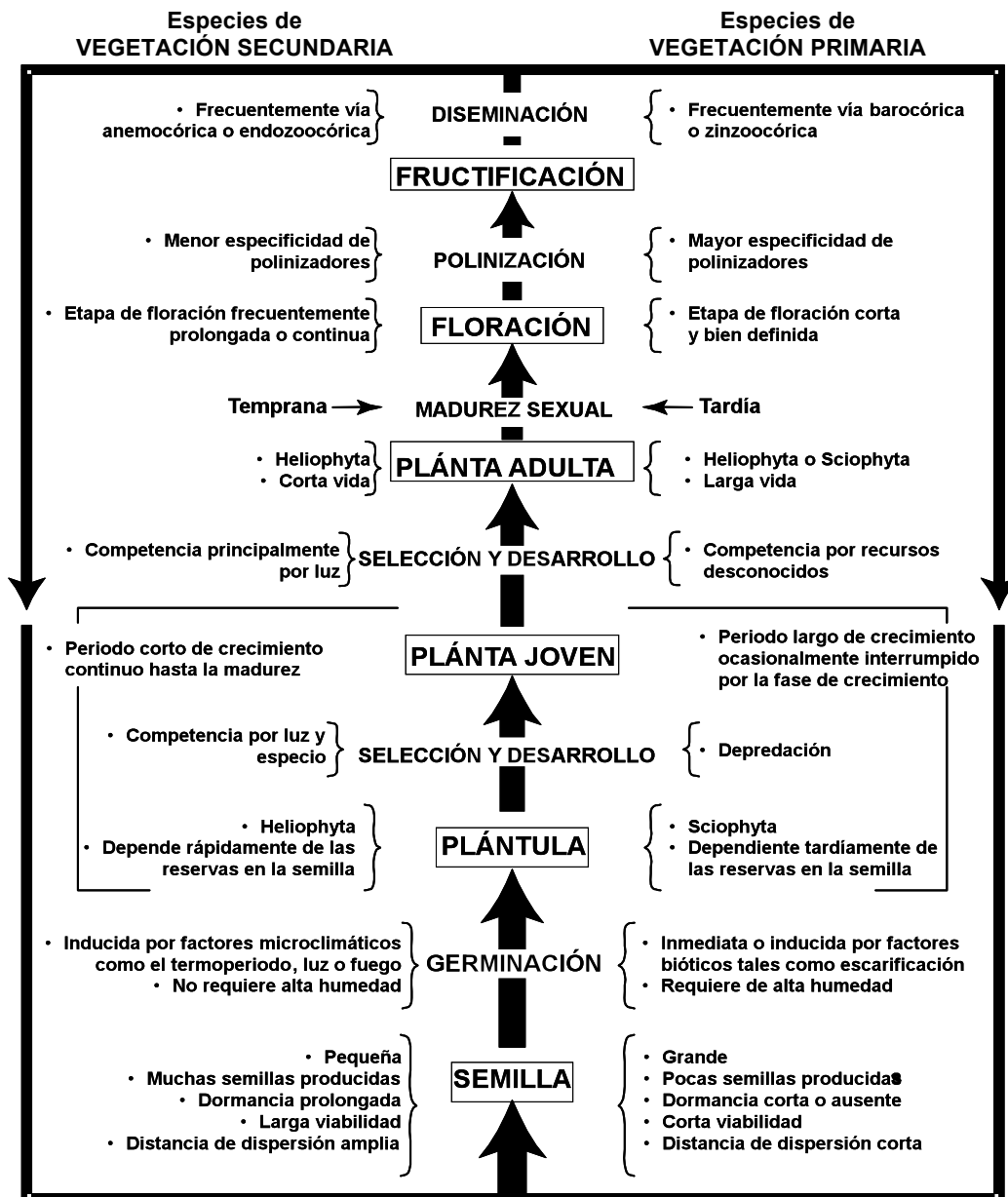


Figura 5. Ciclo de vida de especies de plantas primarias y secundarias en bosques tropicales. Cada fase del diagrama puede ser separado para propósitos de investigación. Tomado de Gómez-Pompa y Vázquez-Yañez, 1974.

El punto de vista de las sucesiones en el ciclo de vida de los árboles considera la importancia de su recuperación en caso de disturbios. Históricamente, esta recuperación ha sido vista primeramente en el contexto de regeneración de brechas, en la mayoría de bosques húmedos y lluviosos. Las especies secundarias responden a disturbios (brechas pequeñas) incrementando su número. Las especies secundarias son efímeras en espacio y tiempo. Las poblaciones primarias o de especies clímax, se convierten en predominantes mucho después de que el disturbio ocurre, o persisten a través del disturbio recuperándose luego por medio de regeneración directa (Yih *et al.*, 1991; Zimmerman *et al.*, 1994). La Figura 6 presenta una guía con algunos de los esquemas usados para clasificar los árboles tropicales de acuerdo a grupos de sucesión funcional, para las especies que se presentan en las páginas siguientes.

Whitmore (1984b) formalizó la descripción del ciclo de vida de árboles tropicales en el lejano oriente, desde su desarrollo de la semilla hasta la senescencia. Describió las fases de crecimiento después de la formación de brechas como de regeneración de las brechas, la construcción y fases de la madurez. Este proceso resume el modelo sobre la dinámica de las fases de una brecha desde el principio hasta el final. Sin embargo, Whitmore previene en contra de la generalización de que la fase de brecha y la fase madura, pueden ser identificadas; esto se debe a que las poblaciones de bosques tropicales tienen una serie de especies que pueden completar su ciclo de vida, a lo largo de un gradiente de condiciones, que va desde bosques cerrados hasta brechas muy grandes.

Swaine y Whitmore (1988)	Varios	Whitmore (1984)	Mankaran y Kochummen (1987)	Garwood (1989)	Denslow (1987)	Varios	Convencional
Pioneras	Demandante de luz	Pioneras de vida corta	Pioneras	Pioneras de vida corta	Ruderal	Efímera	Secundaria
	Dependiente de claros					Nomada	
No Pioneras	Tolerantes a la sombra	Pioneras de vida larga	Relativamente tolerantes a la sombra	Pioneras de vida larga	Especies de claros pequeños	Colonizadora Persistente	Primaria
Climax	Orientación de la sombra	Sombras orientadas bajo el dosel	Subdosel	Primaria		Especies de claros grandes	
		Dosel en crecimiento	Dosel principal			Colonizadora	Climax
		Dosel sin crecimiento	Emergente				

Figura 6. Algunos esquemas comunes utilizados para clasificar árboles de especies tropicales. La comparación cruzada entre los esquemas son únicamente aproximaciones y existen numerosas excepciones (ver el texto).

El tamaño del claro es crítico para la determinación de las condiciones microclimáticas que las semillas encontrarán en su desarrollo hasta árboles. Las especies pueden ser categorizadas por su demanda de luz o tolerancia a la sombra, y también por su capacidad de crecimiento a través de una vegetación enmarañada con la cual compiten para invadir claros del bosque. Whitmore identificó dos tipos de especies pioneras: de vida corta, las cuales maduran entre 10 y 30 años y las de larga vida, que maduran después de 80 años. Sin embargo, no existe una gran división entre ambos grupos.

Whitmore (1984b) trabajando en las Islas Salomón, organizó 12 especies de árboles en cuatro grupos de acuerdo a su respuesta a claros: plántulas que se establecen y crecen en la sombra del dosel; plántulas que se establecen y crecen dentro del dosel, pero que muestran signos de que se benefician de claros; plántulas que se establecen principalmente dentro del dosel, pero que definitivamente requieren de claros para crecer; y plántulas que se establecen principalmente o completamente en claros, y crecen sólo en éstos (especies pioneras). Este arreglo ilustra la continuidad de respuestas a los gradientes ambientales.

Whitmore (1984b) agrupó, usando la mortalidad de los árboles y el reclutamiento de la información recolectada en Malasia por Wyatt-Smith, a los árboles de los bosques maduros en cinco grupos de acuerdo con su estrategia de historia de vida: 1) especies pioneras de vida corta y especies pioneras de vida larga, 2) especies sin reclutamiento debajo de un dosel cerrado, 3) especies tolerantes a la sombra debajo de la cubierta que no alcanzan el dosel, 4) especies del dosel sin crecimiento interno y, 5) especies del dosel con crecimiento interno (Figura 6). Un crecimiento interno significa que las plántulas de una población pudieron desarrollarse hasta árboles dentro del dosel. Este análisis demuestra que los árboles emergentes tienen una demanda de luz, y las especies principales en el dosel también. Árboles tolerantes a la sombra fallaron en alcanzar el dosel. Las formaciones de claros periódicos y disturbios de gran tamaño crean condiciones para la regeneración de especies dominantes en la copa.

Una categorización similar fue usada por Manokaran y Kochummen (1987) para árboles en parcelas permanentes en un bosque dipterocarpo en Malasia peninsular (Figura 6). Colocaron especies en cinco grupos de acuerdo a sus características: especies pioneras de vida corta que requieren un claro para germinar y establecerse, mostrando crecimiento rápido, demanda de luz extremadamente alta e intolerancia a la sombra; especies de árboles demandantes de poca luz, relativamente tolerantes a

la sombra y prominentes durante las últimas etapas de sucesión (pueden permanecer en los bosques maduros); fase madura-emergente con demanda de luz, especies de larga vida, creciendo sobre el dosel principal de los bosques primarios a una altura de más de 30 m., usualmente con copas extendidas; la fase madura en el dosel principal, con demanda de luz y relativamente larga vida; estas especies forman el dosel principal de los bosques primarios y crecen a alturas entre 20 y 30 m.; y especies debajo de la cubierta-madura especies tolerantes a la sombra que forman la capa baja de los bosques tropicales, y tienen una altura máxima debajo de los 20 m.

Garwood (1989) agrupó la estrategia de historias de vida en cuatro grupos de regeneración para analizar el papel de los bancos de semillas y plántulas, regeneración avanzada y retoños en las tierras bajas de los bosques tropicales (Figura 6). Los cuatro grupos son: (1) especies con germinación primaria y que se establecen en la sombra debajo de la cubierta inalterada; (2) especies pioneras de larga vida o especies secundarias tardías que germinan en la sombra o pleno sol, pero creciendo solamente en los claros del bosque, son intermedias entre pioneras de corta vida y especies primarias, y dominan los bosques secundarios pero son también componentes de los bosques primarios; (3) especies pioneras de corta vida que germinan y se establecen sólo en grandes claros del bosque o desmontes producidos por el hombre, y contanto con semillas pequeñas, intolerantes a la sombra y tienen rápido crecimiento; (4) especies de malezas (*sensu* Gómez Pompa y Vázquez-Yanes, 1974). Estas especies no se muestran en la figura 6. Estos grupos de regeneración fueron unidos a seis estrategias en bancos de semillas [transitorias, transitorias con banco de plántulas, pseudo-persistentes, transitoria-retrasada, transitoria-estacional y persistente (Figura 7)], cuya matriz resultante se muestra en la tabla 1. La germinación rápida y la viabilidad a corto plazo se encuentran en todas las estrategias de regeneración, al igual que latencia estacional y frecuencia de dispersión anual. Las especies primarias son las únicas especies con un banco de plántula transitorio. Las especies pioneras de larga vida y las especies primarias son las únicas con germinación de semillas retrasadas, viabilidad intermedia y dispersión con frecuencia intermitente. La combinación de la diversidad de regeneración y las estrategias del banco de semillas es obvia, al igual que los cambios en la densidad del banco de semilla y la composición a través de la sucesión.

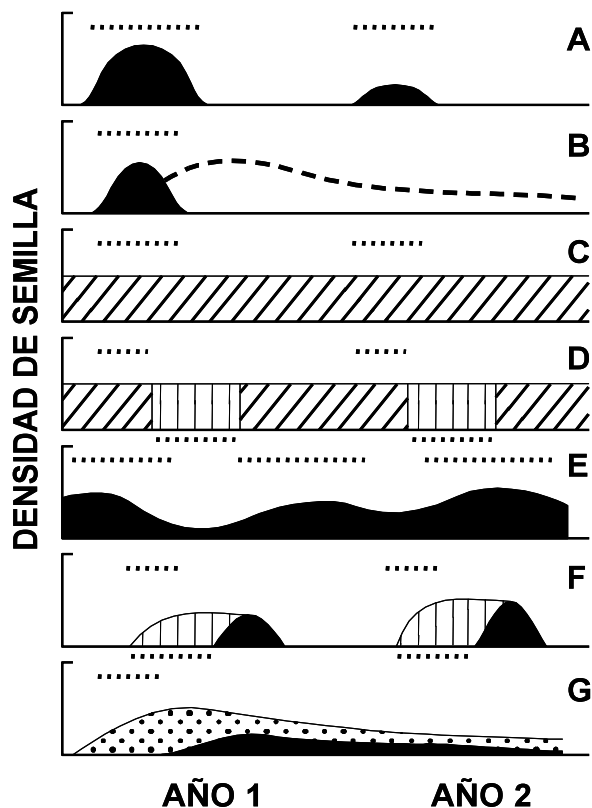


Figura 7. Estrategias de bancos de semillas en suelos tropicales. (A) transitorias. (B) transitorias reemplazando el banco de semillas. (C) persistente. (D) persistente con dormancia estacional periódica. (E) pseudopersistente de tamaño fluctuante. (F) Estacional-transitoria. (G) retrasada-transitoria. Los periodos de fructificación están marcados con asteriscos, la estación seca por círculos pequeños abiertos, los bancos de plántulas por líneas interrumpidas, semillas germinables sin latencia que tienen que germinar o morir, por áreas negras, semillas con latencia estacional por líneas verticales, semillas con latencia facultativa debajo del dosel del bosque, por líneas inclinadas y semillas con germinación retrasada por líneas punteadas. Tomado de Garwood (1989).

El tamaño del claro influye el tipo de regeneración en los bosques en tierras bajas (Figura 8). Garwood (1989) propuso la existencia de un incremento en la dependencia de la dispersión de semillas y el banco de semillas y una reducción drástica de retoños en raíces y tallos como resultado a incrementos en el tamaño del claro. La regeneración avanzada (RA) tiene su punto más alto en brechas de un tamaño intermedio (Figura 8a). Como resultado a incrementos en el tamaño de la brecha, las semillas pioneras incrementan gradualmente su capacidad de regeneración y de completar su ciclo de vida, a menos que el incremento en el tamaño de la brecha sea debido a condiciones estresantes en el ambiente (Figura 8b). La dispersión de semillas se reduce cuando el tamaño del claro se incrementa, debido a que los mecanismos de dispersión de las semillas se limitan en claros muy grandes (Greene y Johnson, 1995, 1996), pero el número de semillas que pueden germinar en el banco de semillas es independiente

del tamaño del claro y del momento en que éste se genere (Figura 8c). Como resultado de estas dos tendencias (Figuras 8a y 8b), el número de semillas que contribuyen al punto máximo de regeneración incrementa en brechas grandes, y se reduce en brechas muy grandes o pequeñas (Figura 8d).

Denslow (1980, 1987) sugirió que la mayor parte de las especies de árboles tropicales tienen diferentes propiedades de regeneración, adaptadas a tamaños particulares de claros, y la frecuencia de distribución del tamaño del claro influenciando los tipos y riquezas de especies en bosques tropicales. Las estrategias de vida para éstos árboles podrían ser agrupadas acorde a la respuesta a la luz. Ello generó arreglos lineales de especies acorde a la disponibilidad de luz, desde especies con alto requerimiento de luz, no tolerantes a la sombra, ruderales; siguiendo con especies que requieren cierta luz y con cierta tolerancia a la sombra; hasta especies con alta tolerancia a la sombra y bajo crecimiento. Estas categorías conforman los tipos ruderales de Grime, que son competitivas y tolerantes al estrés. De acuerdo con las anotaciones de Denslow, el recurso (luz) que regula la respuesta está siempre relacionado con disturbios.

La respuesta a la luz en árboles tropicales es compleja, debido a que los requerimientos de luz cambian en las diferentes etapas del ciclo de vida de un individuo. Estos cambios a su vez tienen implicaciones en la historia de vida del grupo de árboles (Augspurger, 1984). En un estudio de la regeneración en claros, Brokaw (1985, 1987) encontró evidencia que la especialización en función del tamaño del claro en solamente tres de las especies estudiadas. Más aún, Clark y Clark (1992) mostraron que si se agrupan las especies de acuerdo con las respuestas de las semillas y plántulas a la luz, éstas pueden diferir en respuestas si son consideradas todas las etapas del ciclo de vida.

Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974) centraron su atención en especies secundarias, especialmente aquellas con vida corta, las cuales denominaron nómadas. Su modelo de ciclo de vida (Figura 5) contrasta los árboles tropicales primarios y secundarios en atributos de su historia de vida, tales como periodos de crecimiento, vida, dispersión, polinización, floración, tiempo para alcanzar la madurez sexual, selección y desarrollo, germinación, y características de la semilla. Aunque ellos utilizaron dicotomías para contrastar la historia de vida de árboles, segregaron 21 grupos de historia de vida a lo largo de un eje sucesional en el tiempo (Figura 9). Un resumen subsecuente de los datos demográficos para especies en México acentuó la ausencia de una dicotomía entre especies clímax y pioneras. En

cambio, se encontró una continuidad en la historia de vida de árboles de estos dos extremos (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992).

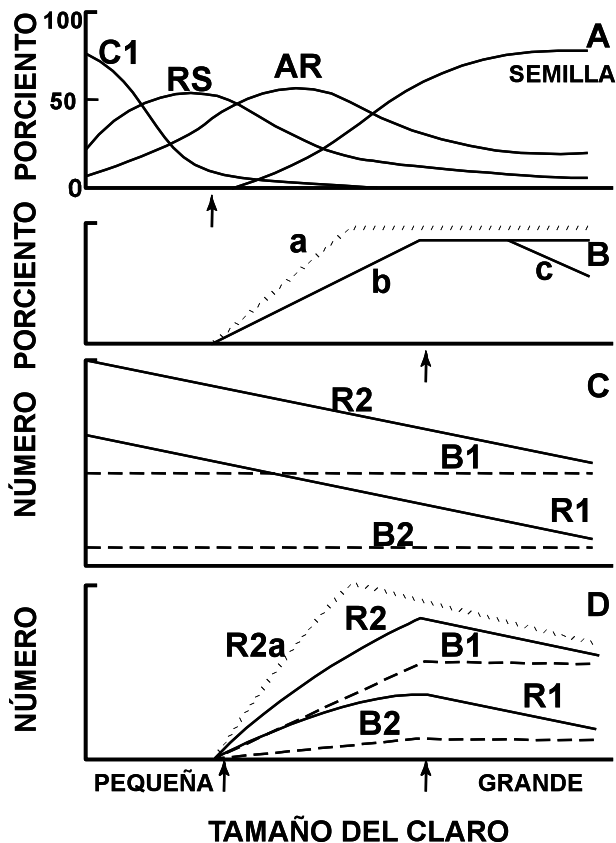


Figura 8. Relación entre el tamaño del claro y el papel cambiante de las diferentes rutas de regeneración en tierras bajas tropicales. (A). porcentaje de contribución a la regeneración desde diferentes vías: crecimiento interno del dosel (C1), (RS) raíces y retoños, (AR) banco de semillas y regeneración avanzada, (SEED) banco de semillas y lluvia de semillas combinadas. Las flechas indican el tamaño mínimo del claro para el establecimiento de banco de semillas pioneras. (B). Porcentaje disponible de semillas pioneras del banco de semillas o lluvia de semillas que germinarán, se establecerán exitosamente y contribuirán a la regeneración. La flecha indica el tamaño del claro para el cual se espera que la contribución a la regeneración máxima ocurra. La contribución máxima y el tamaño del claro para el cual ocurre, varía entre taxas (a vs b). (c). Si la mortalidad es mayor en tamaño, más claros causados por estrés en el medio ambiente, el porcentaje de semillas contribuyendo a la regeneración decrecerá. (C). Número de semillas disponibles para la regeneración al momento de la creación del claro. El número obtenido en la dispersión de las semillas (R1 o R2) va a decrecer si el tamaño del claro se incrementa, esto es debido a la distancia entre el borde del bosque y el incremento en las fuentes de semillas. El número de semillas en el banco de semillas (B1 o B2) va a ser independiente del tamaño del claro recién creado. (D). Número de semillas contribuyendo a la regeneración proveniente de la dispersión y banco de semillas. El número que contribuye al tamaño de cada claro está en función del número disponible (Figura 8C) y el porcentaje de contribución (Figuras 8B: b para R1, R2, B1, B2; y a para R2a). En B-D, el porcentaje y número se incrementan en unidades arbitrarias a lo largo del eje. Tomado de Garwood (1989).

Los procesos de los claros parecen ser un control determinante respecto a cuales árboles alcanzarán el dosel y formarán las etapas maduras de los bosques tropicales húmedos y lluviosos. Swaine *et al.* (1987a) reunieron evidencia que muestra que los árboles de rápido crecimiento tienen mayor capacidad de alcanzar el dosel, y tener una menor tasa de mortalidad que los árboles de bajo crecimiento. También encontraron que los árboles de grandes diámetros tienen mayores tasas de crecimiento respecto de aquellos con diámetros pequeños. Hartshorn (1980) encontró que más de dos tercios de las especies de árboles en La Selva, Costa Rica son intolerantes a la sombra, y casi la mitad de las 320 especies de árboles dependen de claros para su regeneración.

Clark y Clark (1992) observaron que, en bosques húmedos tropicales, sólo un grupo de especies que han sido claramente identificados como aquellos que comparten una historia de vida en común: especies pioneras de corta vida *sensu* Whitmore (1984b). Estas especies se caracterizan por tener una fecundidad alta, semillas pequeñas, dependencia de grandes claros para la germinación y su establecimiento, altas tasas de crecimiento, periodo de vida corto y alta mortalidad en la sombra (Tabla 2). Los géneros representativos son *Trema*, *Ochroma* y *Macaranga*. Clark y Clark (1992) propusieron que la cantidad de datos disponibles no es suficiente para justificar la clasificación del resto de árboles tropicales como tolerantes a la sombra, o dependientes de los claros como si estas categorías fueran tan bien establecidas como pioneras de corta vida. La ausencia de criterios documentados operativamente limita la justificación para que las especies puedan ser agrupadas debido a sus características de historias de vida. Clark y Clark listaron los siguientes pasos necesarios para entender la regeneración de árboles tropicales: (1) evaluación de requerimientos para la germinación y el establecimiento de plántulas; (2) estudio de todas las clases de tamaños juveniles; (3) determinación del comportamiento bajo condiciones medibles de micrositios, para un rango de sitios ocupados por las especies; (4) observación a largo plazo, particularmente del análisis de supresión, supervivencia y dinámica del microhabitat; (5) y preferentemente comparación de especies dentro del mismo bosque.

Cuando Clark y Clark (1992) aplicaron estos criterios durante 6 años a nueve especies en el bosque húmedo de La Selva, encontraron que los juveniles están asociados con cuatro patrones de ocupación de micrositios. Entre las seis especies no pioneras que alcanzaron el dosel y se comportaron como árboles emergentes en su madurez, dos de las

especies estaban asociadas a la iluminación en la copa baja y a bosques en su fase madura en todas las etapas juveniles. Las dos especies con el menor número de muestras, predominantemente se encontraron en sitios maduros con poca luz, pero con iluminación en la copa; y la asociación con claros o sus fases de construcción, se incrementaron dentro de las etapas juveniles. Dos especies fueron fuertemente asociadas con los claros o las fases de construcción, como pequeños juveniles y también como árboles en el subdosel, pero en la fase de madurez fueron predominantemente de tamaños intermedios. Los juveniles de dos especies pioneras mostraron una fuerte iluminación de la copa asociado a los claros o sus fases de construcción.

Clark y Clark (1992) concluyeron que una clasificación de la historia de vida basada en conceptos generalizados, como son las dependencias de los claros y la tolerancia a la sombra, es inadecuada para describir la similitud y diferencia de patrones complejos dependientes del tamaño en la historia de vida entre árboles pioneros y no pioneros, de especies tropicales (*sensu* Swaine y Whitmore, 1988). La tarea de aclarar el número de estrategias de historias de vida en los bosques tropicales es intimidante, debido a que la dependencia tradicional en el comportamiento de semillas y plántulas para hacer estas determinaciones es inadecuado; es necesario un análisis completo de toda la historia de vida para determinar los grupos apropiados.

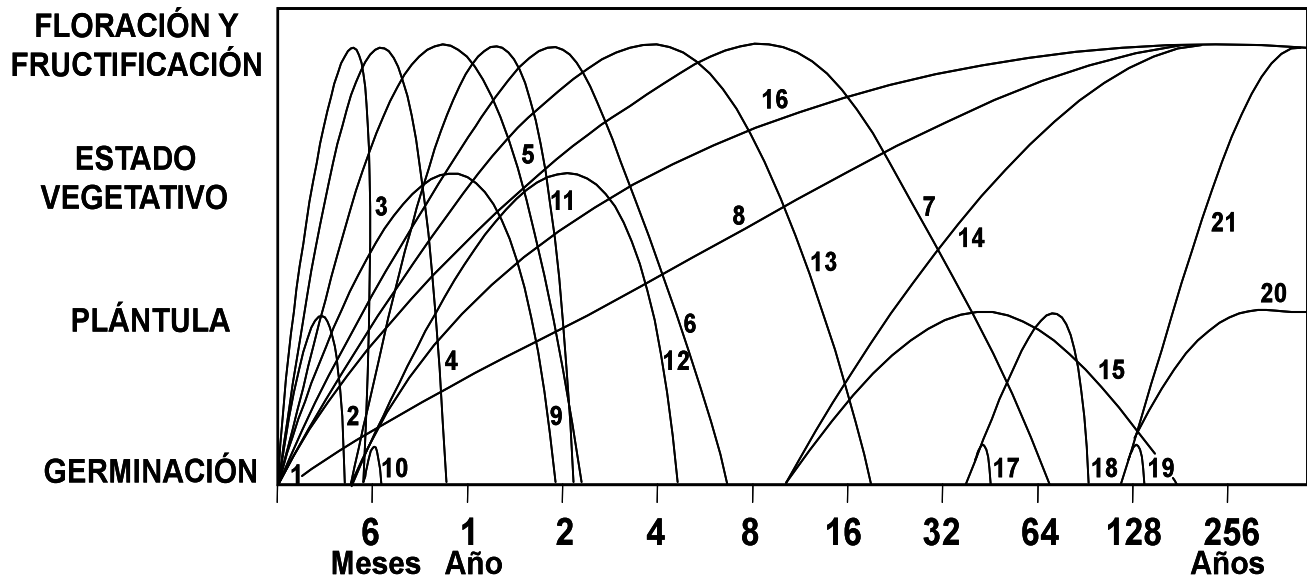


Figura 9. Un modelo de patrones del ciclo de vida a lo largo de un gradiente de tiempo en el proceso sucesional. Cada una representa un ciclo de vida completo o incompleto. (1) especies que germinan y mueren. (2) especies que germinan y producen pocas hojas y mueren, (3) especies que completan su ciclo de vida en pocos meses, (4) especies anuales, (5) especies bianuales, (6) especies con ciclo de vida de unos cuantos años (<10 años), (7) especies con un periodo de vida largo, de varias décadas, pero que eventualmente mueren (especies de bosques maduros secundarios), (8) especies primarias con un periodo de vida de cientos de años y que han vivido desde el comienzo de la sucesión, (9) especies que nunca alcanzan un estado de reproducción sexual, (10) especies que germinan unos cuantos meses después de que la sucesión comienza y rápidamente mueren, (11) especies anuales que germinan después de que la sucesión comienza, (12) especies que germinan después de que la sucesión comienza pero no alcanzan un periodo de reproducción sexual, (13) especies con un ciclo de vida corto (<30 años), (14) especies con un ciclo de vida largo, que germinan cuando la sucesión está bien avanzada, (15) especies que germinan cuando la sucesión está bien avanzada y permanecen en la etapa de plántula o plantas jóvenes por algunos años, (16) especies que germinan en pocos meses después de que la sucesión comienza y tienen un ciclo de vida de cientos de años (especies primarias). (17) especies que germinan y mueren en etapas maduras sucesionales, (18) especies que germinan y viven en la etapa de plántula o planta joven en etapas maduras de sucesión, y después mueren, (19) especies que germinan y mueren en el bosque primario, (20) especies que germinan y crecen hasta alcanzar la etapa de plántula o juveniles en el bosque primario y permanecen ahí, esperando por condiciones favorables para su posterior desarrollo, (21) especies que germinan y crecen en el bosque primario y pueden alcanzar la etapa reproductiva después de ciclo de vida largos (especies primarias). Tomado de Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974).

Tabla 2. Síndrome característico de especies de árboles pioneros en bosques tropicales lluviosos. No todas las especies pioneras poseen todas las características bajo la segunda lista.
Tomado de Swaine y Whitmore (1988)

1. Las semillas sólo germinan en los claros del dosel abiertos al cielo, y que reciben pleno sol.
2. Plantas que no pueden sobrevivir a la sombra-plantas jóvenes nunca se encuentran bajo un dosel forestal cerrada.
3. Semillas pequeñas producidas de manera abundante y más o menos continua.
4. Semillas producidas en etapas tempranas.
5. Semillas dispersadas por animales o el viento.
6. Semillas latentes y comunmente abundantes en el suelo forestal (especialmente aquellas de características carnosas). Semillas ortodoxas (especies conocidas como no recalcitrantes)
7. Plántulas con altas tasas de fijación de carbono; alto punto de compensación.
8. Crecimiento rápido en altura.
9. Crecimiento indeterminado sin yemas latentes.
10. Ramificaciones relativamente escasa.
11. Hojas de vida corta.
12. Raíces superficiales.
13. Madera usualmente pálida, de baja densidad, no silicea.
14. Hojas susceptibles a herbívoros; a veces con poca defensa química.
15. Amplia distribución ecológica; fenotípicamente plásticas.
16. A veces de vida corta.

Clark y Clark (1992) también observaron que la regeneración de ciertos árboles emergentes en el dosel, no fue dependiente de los claros. Otros han propuesto (Denslow, 1980, 1987) o encontrado (Hartshorn, 1978, 1980; Whitmore, 1984b) que la regeneración dependiente de los claros es común en bosques tropicales de los neotrópicos y el lejano oriente. Estas observaciones cuestionan la importancia relativa de la adaptación a una alta iluminación (heliófitas) en la historia de vida de árboles maduros y emergentes, en bosques tropicales. Para árboles emergentes en el dosel en La Selva (Clark y Clark, 1992), la regeneración dependiente de los claros no siempre es tan importante como lo es para otros grupos de especies funcionales, como son las pioneras o muchos bosques maduros y árboles emergentes en el dosel, en los bosques húmedos de Puerto Rico (Zimmerman *et al.*, 1994). Esta diferencia destaca la importancia de alteraciones a gran escala en la historia de vida de árboles tropicales.

ECOLOGÍA DE LAS HISTORIAS DE VIDA EN RELACION A GRANDES E INFRECUENTES DISTURBIOS

Describir el ciclo de vida de árboles tropicales comúnmente envuelve tres fases (Hallé y Oldeman, 1975). La fase I comienza con la germinación, quizás dentro del claro, y continúa hasta que aparecen mecanismos y ritmos morfológicos definitivos en el aparato vegetativo. La fase II comienza cuando la

arquitectura vegetativa específica es adquirida cualitativamente, y se mantiene mientras el árbol joven permanece en condiciones ecológicas constantes y a menudo óptimas, lo que caracteriza el crecimiento bajo el dosel. Esta fase puede ser llamada la fase microclimática; los árboles jóvenes se pueden expandir libremente, protegidos de traumas ecológicos y dirigidos por su constitución genética. La fase III (influenciada por el macroclima), comienza cuando el árbol, el cual a alcanzado un tamaño comparativamente grande, penetra el dosel del bosque y, a pleno sol, desarrolla una copa de follaje grande y hemisférica. Esta definición es para bosques tropicales húmedos y lluviosos no sujetos a grandes e infrecuentes disturbios. La ausencia de estos fenómenos permite tiempo suficiente para que el árbol alcance y domine su espacio en el dosel.

Disturbios grandes e infrecuentes pueden modificar significativamente la cadena de eventos como sugieren Hallé y Oldeman. Tormentas y huracanes incrementan las áreas con doseles abiertos, y pueden reducir el tiempo en el cual el árbol en crecimiento es protegido por el macroclima del sitio. Vandermeer *et al.* (1996) encontraron que un huracán en Nicaragua actuó como un factor independiente de la densidad, eliminando la dominancia competitiva de especies, por lo tanto, preservando así la diversidad de las especies por el retardo la exclusión competitiva. En la siguiente discusión examinamos como los disturbios grandes e infrecuentes afectan ecológicamente las historias de vida de los árboles, y nos cuestionamos los efectos que pueden representar como agentes evolutivos.

HURACANES, DESLAVES Y OTROS GRANDES E INFRECUENTES DISTURBIOS

Los huracanes, deslaves y otros disturbios son significativos debido a que pueden cambiar el paisaje o la matriz espacial en la cual los árboles deben completar su ciclo de vida. Siguiendo un modelo de la dinámica en las fases de los claros, éstos son una parte de una gran matriz en los bosques cerrados. Típicamente, cerca del 0.7 al 1.2% del área de bosque se convierte de manera anual en claros (Denslow, 1987), y éstos pueden cubrir no más del 10% del paisaje en cualquier momento. (Brokaw, 1982; Hartshorn, 1978; Lang y Knight, 1983). Comparados con sitios sujetos a huracanes y deslaves, las condiciones de regeneración de los claros son lejanamente predecibles (Denslow, 1987). Sin embargo, con el paso de un huracán de alta intensidad, la matriz del paisaje se invierte y los claros comienzan a ser la regla en vez de la excepción (Boose *et al.*, 1984; Brokaw y Gear, 1991). Fragmentos de bosques cerrados pueden en este caso, cubrir menos de la mitad del paisaje. Después de estos disturbios, los microclimas y las fuentes de semillas difieren de aquellas donde existen claros normales dentro del bosque (Fernández y Fetcher, 1991; You y Petty, 1991). Como consecuencia, la regeneración de árboles puede tomar diferentes trayectorias y comprender especies substitutas, especialmente si las condiciones del lugar cambian significativamente (Dittus, 1985; Lugo y Scatena, 1996; Walker *et al.*, 1996a). Los procesos son mucho más rápidos. Por ejemplo, la mortalidad de los árboles incrementa instantáneamente de 1 a 5% a 5 a 40% por año (Lugo y Scatena, 1996). La abundancia de plántulas y su dinámica temporal también cambian dramáticamente (Figura 10). Antes de un huracán, la densidad de plántulas en el bosque promedia 540 plántulas/ha (Smith, 1970). Las plántulas pueden alcanzar densidades superiores a 1,600/ha, pero éstas cubren solamente el 2% del suelo forestal. Después de experimentar disturbios, Smith (1970) contó 3,000 plántulas/ha. La variabilidad fue alta, con una desviación estándar fluctuando de 400 a 8,000 plántulas por hectárea. Después del huracán, la densidad de plántulas se incrementa a cerca de 55,000 plántulas/ha en áreas fuertemente afectadas (Figura 10A, B), y éstas cubren el suelo forestal.

Los deslaves ocupan un fracción pequeña del paisaje (<3% de un bosque subtropical húmedo bajo de montaña) (Walker *et al.*, 1996a), pero éstos cambian las condiciones del suelo y luz, permitiendo que una flora completamente diferente se establezca en el área (Walker *et al.*, 1996a). La sucesión puede

interrumpirse con los deslaves (Walker, 1994) y el establecimiento de árboles puede retrasarse, dependiendo de las condiciones del substrato (Walker *et al.*, 1996a).

Los disturbios causados por el hombre, asociados con la deforestación y la degradación del sitio también influyen en la trayectoria sucesional (Thomlinson *et al.*, 1996). Las condiciones para el establecimiento de especies pueden ser extremas, y nuevamente, diferentes especies pueden invadir el lugar como resultado de alteraciones causadas por el hombre. Cuando la degradación del sitio es seguida de un disturbio, la posibilidad de invasión por especies exóticas se incrementa en el banco de semillas (Garwood, 1989) y la vegetación en el terreno (Aide *et al.*, 1996). No se comprenden a ciencia cierta las razones por la que especies exóticas tienden a invadir suelos altamente degradados, pero pocas veces invaden áreas no degradadas naturalmente. Éste fenómeno ha sido objeto de muchos análisis (cf. Williamson, 1996).

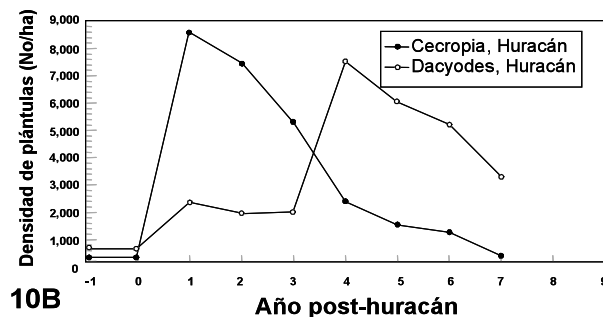
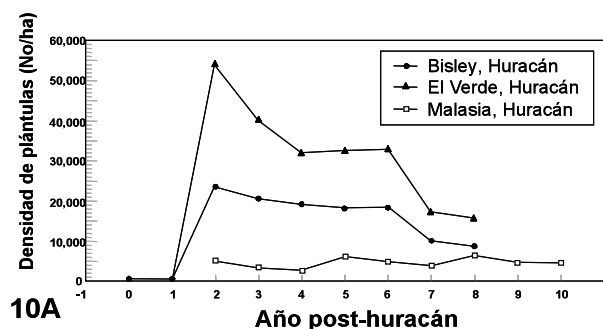


Figura 10 A. Fluctuación de poblaciones de plántulas *Parashorea tomentellas* en Sepilok, Sabah y de plántulas después del huracán Hugo en Puerto Rico. Tomado de Whitmore (1984) de Sabah, tomado de Brokaw, Haines, Walker, y Lodge (no publicado) para El Verde, y de Scatena *et al.* (1996) y Scatena (no publicado) para Bisley. La altura mínima de las plántulas para El Verde fue de 10cm; para Bisley fue 23cm. B. Fluctuación de poblaciones de plántulas de dos especies en El Verde, bosque experimental Luquillo, Puerto Rico. *Cecropia peltata* es una especie pionera y *Dacryodes excelsa* es una especie de bosque primario. A y B. La información obtenida después al huracán tomada de Brokaw, Haines, Walker y Lodge (no publicado). La información obtenida antes al huracán tomadas de Lugo (1970) y Smith (1970).

La experiencia en El Caribe, con sus grandes e infrecuentes disturbios y paisajes degradados (Lugo, 1996) proporciona una nueva dimensión al análisis de la historia de vida de árboles tropicales, debido a que los trabajos clásicos en el lejano oriente (Whitmore, 1984b) y América Central (Clark y Clark, 1992; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974), se condujeron fuera del cinturón de huracanes y en bosques maduros, fuera de zonas de grandes disturbios por un largo periodo de tiempo. En el Caribe y otras partes de los trópicos, los disturbios abióticos cambian las condiciones en gran medida y muy a menudo, por lo que los individuos deben de completar el ciclo de vida en cierta manera, sin el beneficio de largos periodos de estabilidad ambiental.

Las características de historias de vida que se acercan a las de las especies pioneras (*sensu* Swaine y Whitmore, 1988) deben ser más comunes que aquellas de especies clímax, tolerantes a la sombra. Similarmente, la importancia de las especies heliófitas y otras formas de vida, como son las enredaderas, se incrementa. Diferencias entre las especies pioneras y clímax pueden ser no tan amplias, como las de clima tropical, sin la ocurrencia de grandes e infrecuentes disturbios.

RESULTADOS DE LOS BOSQUES HÚMEDOS EN LAS MONTAÑAS DE LUQUILLO

Las especies arbóreas de las Montañas de Luquillo se han clasificado como sucesionales o primarias con base al tamaño de las semillas, densidad de la madera, proporción de densidad en la capa interna y la densidad relativa del dosel, y la proporción de la densidad relativa de plántulas con la densidad relativa del dosel (Smith, 1970; Weaver, 1995). Los indicadores del tamaño de la semilla y la densidad de la madera no fueron suficientes para producir una dicotomía clara entre especies y su productividad; en cambio, las características forman una continuidad, con las características de las especies pioneras y primarias al final de cada uno del espectro. La proporción de densidad relativa de la capa interna y las plántulas tienen cierta discontinuidad, lo que permite integrar tres grupos de especies entre las 29 estudiadas por Smith (1970). Weaver (1995) encontró resultados similares en su análisis de 20 especies en un bosque de *Cyrilla racemiflora*. Los resultados de Weaver se consideran notables debido a que la especie dominante en el bosque (*Cyrilla*), fue clasificada como sucesional o especie de claro. Cuando se examinó la respuesta de las especies forestales al huracán Hugo, Zimmerman *et al.* (1984) encontraron algunas evidencias de diferencias entre

especies pioneras y no pioneras. Estudios detallados de la demografía de más especies así como su papel en la sucesión, podrían ayudar a explicar el porqué es tan difícil la clasificación de especies en pioneras y no pioneras en las Montañas de Luquillo.

Usando como base el trabajo de Pelton, McCormick (1975) desarrolló un modelo de la ecología de la historia de vida de los árboles en los bosques subtropicales húmedos del Caribe (Figura 11). El modelo del ciclo de vida de McCormick fue usado específicamente para reunir datos demográficos en una variedad de especies de árboles (Bannister, 1967; Lebrón, 1977; Muñiz Meléndez, 1978; Sastre de Jesús, 1979; Silander, 1979; You, 1991), que les permitieran entender el papel de las poblaciones arbóreas en la comunidad vegetal. El modelo incluye cinco etapas del ciclo de vida, desde semilla hasta senescencia, 17 procesos (tres asociados con las semillas, tres con las plántulas, dos con los árboles jóvenes, tres con árboles maduros y tres con árboles seniles, y seis de retroalimentación de una etapa a la etapa previa de desarrollo), y tres clases de reguladores de la población como son animales, microorganismos y disturbios.

Este modelo, al igual que el de Gómez-Pompa y Vázquez-Yanez (Figura 5), es útil en forma de una lista de verificación del tipo de medidas necesarias para evaluar los parámetros del ciclo de vida de las especies. Adicionalmente, el modelo de McCormick incluye los disturbios como un proceso regulador de la historia de vida de árboles tropicales. De manera similar, aún y cuando se conoce la importancia y sus consecuencia de los árboles seniles en los trópicos, éstos son poco entendidos, sin embargo, proporcionan datos valiosos en el desarrollo y funcionalidad de los bosques (Lugo y Scatena, 1996; Scatena y Lugo, 1995).

Cada una de las seis especies estudiadas (Tabla 3) exhibe características complejas en su historia de vida, con estrategias que han sido consideradas pioneras en una etapa de su desarrollo y no pioneras en otros. *Manilkara bidentata* tiene plántulas que sobreviven por décadas bajo un dosel cerrado y que presentan un crecimiento lento, pero los individuos maduros dominan el dosel. Estas características sugieren una estrategia no pionera. Sin embargo, *Manilkara bidentata* crece explosivamente después de disturbios, al igual que las pioneras (You y Petty, 1991). Aún más notable son especies que se comportan como primarias en algunas localidades y como pioneras en otras (Ej. *Prestoea montana*) (Bannister, 1967; Lugo *et al.*, 1995). El establecimiento de *Buchenavia capitata* (Sastre de Jesús, 1979), una especie de sucesión tardía, es favorecido por huracanes. La especie prospera en

áreas riparias donde disturbios continuos causan una tasa de retorno de individuos de todas las especies (Scatena y Lugo, 1995). *Palicourea riparia* (Lebrón, 1977) es una especie de claro que prospera después de huracanes y otros disturbios, como es la exposición a radiación ionizante, pero crece en forma de árbol pequeño debajo del dosel de bosques maduros. *Palicourea* alcanza la madurez reproductiva en 2.5 años. *Inga vera* es fijadora de nitrógeno, con viviparidad, dependencia de los claros en las primeras etapas de regeneración y tolerante a la sombra en la etapa de plántula (Muñiz y Meléndez, 1978). *Cecropia peltata* (ahora *C. schreberiana*), es una especie pionera típica a través de los bosques lluviosos y húmedos de Puerto Rico (Silander, 1979), pero no en bosques lluviosos, planicies inundadas o en zonas de pastoreo (Aidé *et al.*, 1996; Frangi y Lugo, 1998; Walker *et al.*, 1996b).

El siguiente resumen de las características de las historias de vida de dos especies de los bosques húmedos de las Montañas de Luquillo, ilustra algunas de las generalizaciones previas, mostrando la complejidad de las estrategias de historias de vida, y realza las características que pueden ser interpretadas como respuestas a un régimen de grandes disturbios. El árbol del dosel (*Manilkara bidentata*) es considerado como especie de bosques primarios basado en su tolerancia a la sombra en la etapa de plántula, crecimiento lento dentro del dosel forestal, madera de alta densidad, pocas y grandes semillas (You, 1991; Tabla 2). Las semillas tienen un periodo de viabilidad corto y no presentan mecanismo de latencia. Las plántulas de esta especie son grandes, leñosas y pueden vivir más de 40 años debajo del dosel. Los árboles maduros también tienen una vida larga. Los árboles jóvenes son tolerantes a la sombra, con una tasa baja de mortalidad y son considerados el punto crítico de la historia de vida (You, 1991; You y Petty, 1991). A pesar de estas características, las plántulas transplantadas pueden crecer hasta 24 veces más rápido en claros producidos por árboles caídos que aquellas que crecen en la sombra (You, 1991).

El huracán Hugo causó un impulso en la mortalidad de grandes árboles de *Manilkara* (4%), plántulas jóvenes (61%) y plántulas mayores (30%) (You y Petty, 1991). La causa de mortalidad debajo del dosel fue por aplastamiento y/o enterramiento, debido a la caída de grandes árboles y residuos. No se encontraron flores, frutas o semillas durante 9 meses después del huracán. Como resultado, se esperó que la nueva regeneración se retrasara por al menos 2 años después del huracán. Sin embargo, los individuos que sobrevivieron el huracán se ajustaron a las nuevas condiciones de luz, crecieron más rápidamente y pasaron a una categoría de

tamaño mayor y con más eficiencia en menor tiempo, que antes del huracán (Tabla 4). Debido a la baja mortalidad de las etapas avanzadas de la historia de vida de esta especie, los efectos del huracán incrementaron la presencia de *Manilkara bidentata* en el bosque. Disturbios relacionados con el huracán también incrementaron el número de árboles jóvenes en el bosque, a valores más altos que antes del huracán. El resultado de un solo huracán fue suficiente para superar su efecto instantáneo y el efecto de los desmontes selectivos anteriores. Para ganar ventaja de este evento, los individuos desarrollaron cambios en el patrón de tolerancia a la sombra a favor de un patrón de fuerte tolerancia al sol, lo cual requirió que los árboles descartaran las hojas viejas y formarían hojas nuevas (You y Petty, 1991).

Dacryodes excelsa (tabonuco) es otra especie primaria (Smith, 1970). Su plántula está adaptada a la sombra y es incapaz de desarrollarse en pleno sol (Lugo, 1970). Las plántulas dependen de micorrizas para su establecimiento (Guzmán Grajales y Walker, 1991) y responden positivamente a la presencia de materia orgánica en el suelo y negativamente a su ausencia. Durante los 60's y 70's encontrar árboles jóvenes de esta especie era casi imposible; durante este periodo el dosel de El Verde estuvo cerrado y el bosque se encontraba en un estado aparente de estabilidad (Lugo *et al.*, 2000; Odum, 1970). Durante años, muchas de las producciones de frutos eran estériles. Sin embargo, periódicamente ocurrieron grandes explosiones de semillas, con una densidad promedio de 481 plántulas por ha (Lugo, 1970). Las plántulas se encontraban más comúnmente en lomas donde las densidades alcanzaron 8,776 plántulas por ha $\pm 1,240$ en los años de alta densidad y 728 plántulas por ha ± 307 en los años bajos. En los valles, la densidad de las plántulas alcanzó 4,304 por ha ± 1010 en años buenos y 2,334 por ha ± 118 en años bajos (Lugo, 1970). Sin disturbios significativos, la población de plántulas de tabonuco tienen un periodo de vida media de seis meses, y su crecimiento se limita a incrementos en el número de hojas y algún engrosamiento del tallo (Lugo, 1970). Con la apertura del dosel causadas por el huracán Hugo y su cierre 5 años después, plántulas, árboles jóvenes y varas de estas especies son comunes (Figura 10b), aunque el retraso de la densidad máxima fue retrasada por el huracán por 4 años. En contraste, el valor máximo en cuanto a densidad de las plántulas de la especie pionera *Cecropia peltata* fue menor a un año posterior al huracán (Figura 10b).

Las plántulas de *Dacryodes excelsa* tienen más hojas y de mayor tamaño que antes del huracán, y el crecimiento en altura fue explosivo (observaciones del autor). Hemos estimado que para las poblaciones

de *Dacryodes excelsa* en El Verde, las explosiones de plántulas se presentan en intervalos cercanos a los 60 años después de que se presentan fuertes huracanes. En la estrategia de regeneración de *Dacryodes excelsa*, las plántulas son cambiadas constantemente hasta que un huracán crea las

condiciones en las cuales, un cultivo se desarrollará exitosamente alcanzando el dosel, mientras que en *Manikara bidentata*, las plántulas presentan una estrategia de supervivencia al periodo entre huracanes como un avance a su regeneración.

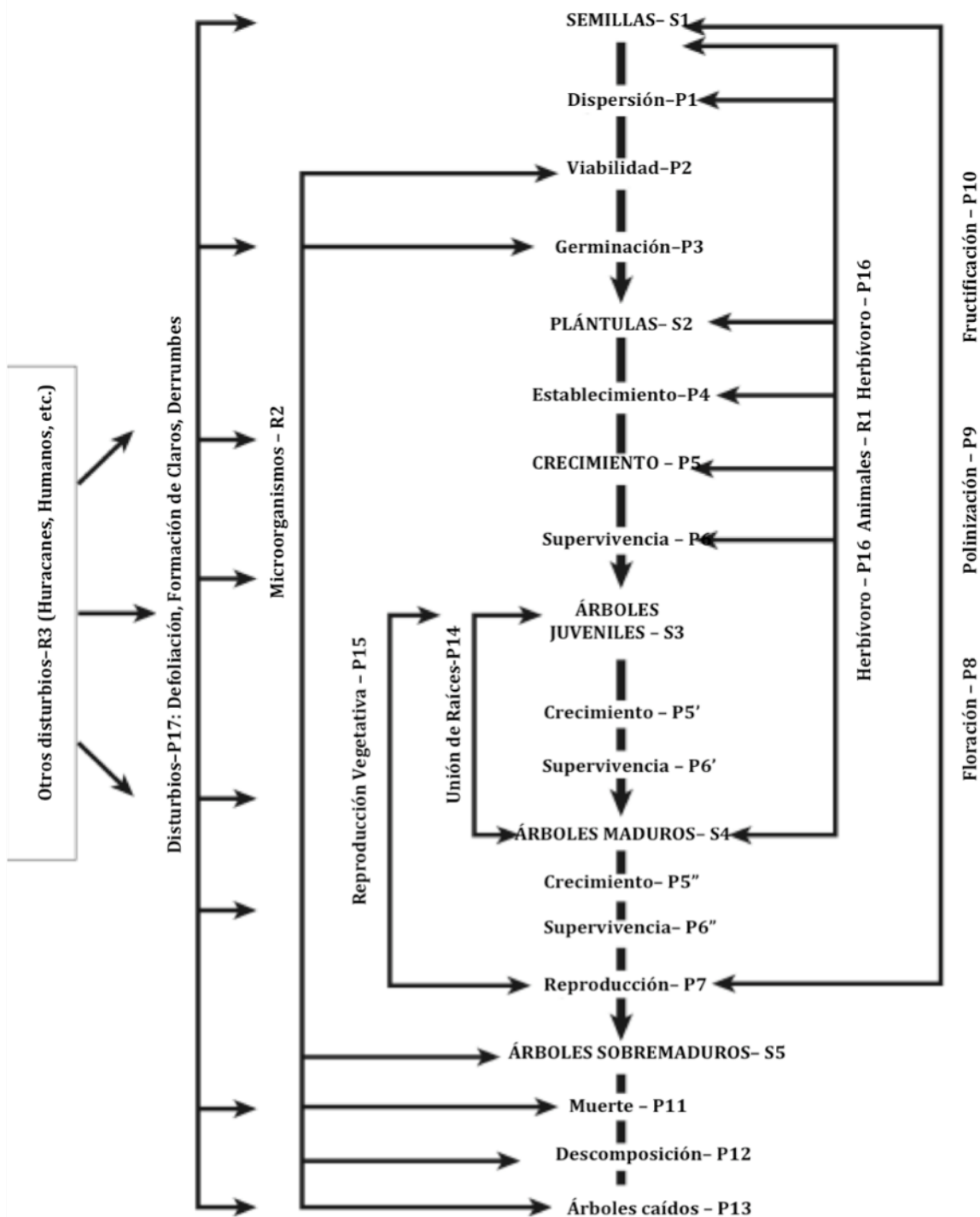


Figura 11. Modelo conceptual del ciclo de vida ecológico de especies arbóreas en un bosque húmedo subtropical en Puerto Rico. Las etapas del ciclo de vida (S), los procesos (P) y los reguladores de la población (R). El número de cada etapa proceso o regulador de la población está mostrado después de la letra del código. Tomado de McCormick (1996).

Tabla 3. Resumen de los ciclos de vida ecológicos de seis especies arbóreas en el bosque experimental de Luquillo.

	<i>Secropia peltata</i>	<i>Prestoea montana</i>	<i>Buchenavia capitata</i>	<i>Palicourea riparia</i>	<i>Inga vera</i>	<i>Manilkara bidentata</i>
ETAPAS						
Semilla	Numerosas (6.7 x 10 ⁶ por individuo) pequeñas (2 mm de long.) viabilidad larga (2 a 6 meses). Germinación favorecida por disturbios en el bosque (76% vs. 0.3%)	Grande (fruto aprox. 1 cm. peso 0.07g), numerosas (promedio 1.4/m ² a través del bosque). Viabilidad corta. Maduración larga (> 3 meses). Predación alta.	Fruto grande, producción alta (22.4 x 10 ⁶ /ha/año), pero con predación alta (>20% son consumidas por roedores).	Latencia y viabilidad prolongadas.	Grandes, pocas sobreviven y su dispersión es pobre. Viabilidad es baja (una semana de "días secos" = nula germinación)	Grandes y pocas (0.3/m ²). Sin latencia.
Plántula	Supervivencia alta en claros (80% vs. 0% en bosques cerrados). Rápido crecimiento en altura.	Relativamente de larga vida (3 veces mayor al promedio de todas las especies). Lento crecimiento (promedio de crecimiento en altura=0.1 mm/mes en el bosque).	Alta mortalidad (86%).	Rápida aclimatación a nuevas condiciones de luz.	Adaptada a la sombra pero responde a incrementos en la luz. Crece seis veces más en claros.	Muy larga vida (35 a 50 años) adaptadas a la sombra y fuertes. (sobrevive aun enterrada en escombros).
Juveniles	Crecimiento rápido en claros (max. 2.2 m/año de altura y 3.0 cm/año de diámetro).	Alta mortalidad (supervivencia de Juveniles no es mayor que en las plántulas).	Alta supervivencia hasta la madurez (59%).	Adaptadas a la sombra.	Crece en condiciones de baja luminosidad. Alta mortalidad (>99% de plántulas a juveniles)	Baja mortalidad. Altamente tolerante a la sombra
Arbol maduro	Crecimiento cambia a incrementos radiales (promedio=0.6 cm/año, max. = 1.5 cm/año. De corta vida (< a 30 años).	Esperanza de vida intermedia (promedio 61 años). Reproducción intermedia a madurez (25 años). Largo tiempo para alcanzar el dosel (50 años)	Aparentemente alta supervivencia (87%) cuando los árboles alcanzan el sub-dosel (10m o más, 30 a 50 años)	Madurez reproductiva en 2.5 años	senescencia temprana (35 años)	Larga vida: 50 años para alcanzar el dosel. >100 años de vida.
PROCESOS						
Germinación	Requiere luz o disturbios (76% en claros, 0.3% en bosques cerrados).	Exito intermedio (53%) Lenta (3 a 6 meses)	Durante la estación seca, la remoción del mesocarpio toma 45 días.	Muy lenta y limitada por la luz (14% en claros vs 6% en bosques)	Inicialmente alta (83%) pero disminuye rápidamente (20% después de 3 meses) restringida a claros.	Sin latencia. 42% de germinación de las semillas viables.
Crecimiento	Explosivo (árboles > 2 m/año). Alcanza el dosel en menos de 10 años.	Adaptada a la sombra. Limitada a la luz (10 veces más con luz, crecimiento 10 veces mayor).	Luz limitada plántulas crecen 3.7 cm/mes en claros vs 0.7 cm/mes en bosques cerrados	Respuesta rápida y extrema a la luz. Tasa fotosintética alta pero baja productividad.	Limitado por la luz	Adaptada a la sombra. Crecimiento de la plántula >40 veces en claros vs bosques
Reproducción	Prolíficas (>106 semillas/año/árbol). Polinizada por viento. Madurez temprana (< 4 años).	Polinizada por abejas y moscas. Alta producción de semillas. (>5000/individuo/año)	Alta producción de semillas (448,000/árbol/año). Viento daña las flores	Polinizada por abejas y colibríes. Luz limitada (95% menos semillas producidas en bosques vs claros.	Viviparidad, resultando en gran pérdida de semillas por depredadores. Muchas flores, pero pocas semillas (1 semilla c/255 flores). Daño por polinizadores. Muy ineficiente.	Maduración tardía Polinizadas por abejas. Pocas semillas por fruto. Pocas semillas producidas.
Dispersión	Amplia en el bosque. (promedio de 300/m ² a través del bosque) Aves y murciélagos.	Pobre. Aves y Ratas (densidad debajo del árbol parental es de 5.5 m ² vs 1.4 m ² a través del bosque).	Casi inexistente (5.2 semillas/m ² bajo el árbol padre vs 0.6/m ² en el bosque).	Aves, bien dispersas.	Aves, roedores y agua. Muy pobre. No hay semillas en bosque a excepción de debajo del árbol padre	Semillas dispersadas por murciélagos. (eventualmente 95% llegan a plántulas). Alta mortalidad bajo el árbol padre. (70% a los 3 años).

Tabla 3. Resumen de los ciclos de vida ecológicos de seis especies arbóreas en el bosque experimental de Luquillo. (continuación).

	<i>Secropia peltata</i>	<i>Prestoea montana</i>	<i>Buchenavia capitata</i>	<i>Palicourea riparia</i>	<i>Inga vera</i>	<i>Manilkara bidentata</i>
Supervivencia	Corta vida (30 años). Solo claros.	Periodo de vida intermedio (promedio de 61.1 años). De semillas a plántulas 53%. De plántulas a juveniles 32%. Semillas a árbol maduro 0.05%.	Incrementa con huracanes.	Luz limitada (77% en claros vs. 53% en bosques).	Supervivencia de las semillas y las plántulas es muy pobre.	Supervivencia de semillas a largo plazo (>35 años) Supervivencia alta de plántulas después de huracanes proporcionando reclutamiento de clases de tamaño de los árboles.
Fenología	Florece todo el año, máximo de enero a marzo. Estación seca	Florece todo el año. Máxima de Junio a Septiembre. Máxima fructificación de Octubre a Enero.	Florece durante la caída de las hojas en la estación seca.	Reproducción todo el año, pero sin ser abundante.	Máxima fructificación de marzo a Junio.	Floración extremadamente esporádica, de árbol a árbol y rama a rama.
Adaptaciones Especiales	Crecimiento rápido. Alta reproducción y buena dispersión	Proporción de raíces adaptadas a la sombra.	La polinización se beneficia de la caída de hojas. Excelente calidad de madera.	Aclimatación a la luz reversible. Sin ecotipos.	Viviparidad y polinización muy ineficiente. Sospechosa pérdida de los polinizadores y dispersores originales.	Dispersión por murciélagos en sitios favorables. Plántulas de larga vida y aclimatación a incrementos en la luz contribuyen a la resistencia en contra de huracanes. Se beneficia de los huracanes y la dispersión por murciélagos.
Habitat de preferencia	Claros obligados	Rocas y arroyuelos	A través del bosque	Claros	Sitios mésicos	Bosques, plateaus y laderas

Tabla 4. Efectos del Huracán Hugo en el ciclo de vida de *Manilkara bidentata*, una especie primaria de árbol forestal.

Parámetro	De plántula joven a madura		De plántula madura a juvenil	
	pre-huracán	post-huracán	pre-huracán	post huracán
Costo de reclutamiento ^a	168.3	7.5	4.0	0.3
Período de transición (meses)	140	28	292	16

* Número de muertes/número de reclutamiento a la siguiente clase de tamaño
Fuente: You y Petty (1991); Datos de El Verde.

Las poblaciones de plántulas de *Dacryodes excelsa* tienden a concentrarse en las laderas (Lugo, 1970) donde los adultos dominan y forman uniones entre árboles, interconectándose entre ellos a través de injertos en las raíces (Basnet *et al.*, 1993). Estas uniones entre árboles excluyen de una manera efectiva a los competidores del área, la cual tiene los suelos mejor aireados en el bosque (Silver *et al.*, 1999). La unión de los árboles proporciona resistencia efectiva a tormentas de viento, debido a que los árboles en las laderas soportan los vientos más fuertes que se han observado en Puerto Rico (Basnet *et al.*, 1992; Scatena y Lugo, 1995; Wadsworth y Englerth, 1959). Otro mecanismo de tolerancia al viento, es la disposición de las ramas

durante las tormentas, seguido de retoños vigorosos después del evento (Zimmerman *et al.*, 1994). Como resultado, muchas especies en el bosque tabonuco tienen bajas proporciones del área del dosel en relación con el área de los fustes (Pérez, 1970). Debido a que las conexiones de las raíces en la unión de éstos árboles permite el intercambio de materiales entre árboles, árboles suprimidos o muertos, los tocones forman retoños después de los disturbios (Basnet *et al.*, 1992, 1993; Scatena y Lugo, 1995). Esta formación de brotes asegura que la unión del árbol continuará ejerciendo dominancia en las laderas a pesar del final que tendrán ciertos individuos dentro de la unión.

Meses después de la presencia de huracanes en Nicaragua y Puerto Rico, en muchas especies retoñaron ramas nuevas en tocones que habían perdido todas sus ramas, tomando así un papel importante en la recuperación después del huracán (Yih *et al.*, 1991; Zimmerman *et al.*, 1994). Yih *et al.* (1991) nombraron a este rebrote como regeneración directa y Zimmerman *et al.* (1994), demostraron su relación con la historia de vida. Los árboles muestran un intercambio en relación con daños por huracanes y su recuperación. Muchas especies tienen una mortalidad baja durante los huracanes, pierden muchas ramas y retoña con gran frecuencia después de los huracanes. Las especies pioneras sufren una mortalidad alta (30 a 60% de los árboles con un diámetro normal < 10cm), como resultado de una alta frecuencia de tallos rotos; los sobrevivientes exhibieron una baja frecuencia de retoños. Estas frecuencias analizadas mediante la técnica de componentes principales, sugieren que las respuestas de las especies pioneras fueron separadas de las especies no pioneras. Las diferencias principales reflejadas en estos intercambios comentados anteriormente, caen dentro del eje principal primario. Este eje correlacionado con un índice de tolerancia a la sombra para estas mismas especies, desarrollado a partir de los datos de Smith (1970), lo cual indica una conexión entre plántula y características de la vida adulta.

EFFECTOS DE LOS DERRUMBES EN EL BOSQUE DE LAS MONTAÑAS DE LUQUILLO

Los derrumbes exponen grandes superficies de suelo mineral, depositando la cubierta de suelo orgánico en el fondo del derrumbe. Estas dos regiones del derrumbe, comunmente ofrecen diferentes transiciones sucesionales, debido a las diferentes disponibilidad de nutrientes (Walker *et al.*, 1996a). Fletcher *et al.* (1996) estudiaron el crecimiento y respuestas fisiológicas a fertilización de el suelo mineral expuesto en dos especies pioneras y dos no pioneras. Las dos especies no pioneras (*Manilkara bidentata* y *Policourea riparia*) (tabla 2) respondieron a un incremento de la disponibilidad de fósforo, pero no a incrementos en nitrógeno, mientras que las dos especies pioneras (*Cecropia schreberiana* y *Phytolacca rivinoides*) respondieron tanto al fósforo como al nitrógeno. Las especies pioneras parecen ser altamente demandantes de nutrientes, lo que podría ser una explicación de porque no pueden invadir de manera exitosa, sitios degradados. Los derrumbes también poseen condiciones extremas (substratos libres de materia orgánica activa y suelos con poca estructura), para la germinación de semillas de especies arbóreas, pero benéficas para el

establecimiento de helechos y otras especies herbáceas. Estas últimas especies pueden dominar el sitio por largos periodos mientras el suelo de rehabilita, resultando en periodos de retrasos en la sucesión (Walker, 1994).

RESULTADOS EN LOS BOSQUES LLUVIOSOS EN LAS MONTAÑAS DE LUQUILLO

En los bosques montañosos enanos y *Cyrilla* de las regiones bajas tropicales y subtropicales, con excesiva humedad y malas condiciones de dispersión crean problemas para la regeneración de plantas (Brown *et al.*, 1983). La clonación, una estrategia de regeneración usada bajo estas condiciones, se observa en *Tabebuia rigida* a altas elevaciones, en las Montañas de Luquillo. A partir de las observaciones hechas en el área dañada por un avión que se estrelló en un bosque enano, durante 23 años, Weabber (1990b) sugirió que estos bosques carecen de árboles de especies pioneras. Las yerbas que invadieron el lugar, fueron lentamente reemplazadas con árboles nativos del lugar, sin una etapa de intervención de abundantes plantas de especies pioneras. Walker *et al.* (1990b) encontraron evidencia que apoya la hipótesis de que las plantas de especies pioneras no crecen en los bosques enanos. Después del Huracán Hugo, parcelas fertilizadas en bajas elevaciones fueron dominadas por *Cecropia schreberiana*, pero la única especie disponible para responder a una cantidad grande de nutrientes disponibles en el bosque enano dañado por el huracán, fueron hierbas, las cuales crecieron en grandes cantidades. Ninguna especie pionera invadió la zona después del huracán. Lugo y Scatena (1995) interpretaron esto como una autosucesión alogénica, como resultado de las condiciones de humedad, como son las plantas enanas, palmas, *Cyrilla* y manglares. En estas condiciones de humedad, especies como *Prestoea montana*, *Tabebuia rigida*, *Cyrilla racemiflora* y *Rhizophora mangle* pueden ser interpretadas como sucesionales o especies clímax, dependiendo del lugar donde crezcan (Lugo, 1980; Lugo *et al.*, 1995; Weaver, 1995).

RESULTADOS DE BOSQUES SECOS EN PUERTO RICO Y AMÉRICA CENTRAL

Las plantas de los bosques secos enfrentan diferentes condiciones respecto de aquellas de los bosques tropicales. En los bosques secos, las plantas no parecen competir por luz, pero deben asegurar una fuente de agua bajo condiciones de

altas temperaturas, déficit de saturación atmosférica, y cantidades y periodos de lluvia irregulares. El establecimiento de plántulas y la supervivencia de árboles bajo estas condiciones, requiere de diferentes estrategias en su ciclo de vida, respecto a la de los árboles en bosques lluviosos (Bullock, 1995; Castilleja, 1991; Gerhardt, 1994; Lugo *et al.*, 1978; Medina (en prensa); Molina Colón, 1998; Murphy y Lugo, 1986a, 1986b; Murphy *et al.*, 1995). La concentración de savia en especies de bosques secos, la cual es alta comparada con la de las especies de bosques lluviosos, tiende a incrementar con

la aridez del terreno (Medina, 1995). Estas concentraciones permiten a los árboles de bosques secos, asegurar agua de suelos con bajo contenido hídrico. Especies de árboles suculentos como *Clusia* sp., mantienen una baja presión osmótica en la savia, y sobreviven almacenando agua y conduciendo el metabolismo del ácido crasuláceo (CAM) (Medina, 1995). Bullock (1995) notó que contrario a la situación en sitios de mayor humedad, el tamaño del tronco en los bosques secos es un mal predictor de la reproducción. También sugirió que una mayor densidad de individuos puede favorecer su cruzamiento en los bosques secos.

A pesar de la limitación del agua en bosques secos, la plantas enfrentan un ambiente heterogéneo. La base para la heterogeneidad del ambiente descansa en los gradientes edáficos como son la profundidad del suelo, fertilidad y humedad, así como las variaciones estacionales en la mayoría de los factores ambientales incluyendo la lluvia. Medina (1995) ha mostrado que los bosques secos contienen más formas de vida vegetales que los bosques húmedos y lluviosos. Cada una de estas formas de vida tiene una estrategia de metabolismo diferente (perennes, deciduos y suculentas), con diferentes atributos funcionales (Ewel y Bigelow, 1996), y diferentes características de los ciclos de vida. Desafortunadamente, esta diversidad de historias ecológicas de vida, no ha sido documentada a detalle. Molina Colón (1998) clasificó las especies de los bosques secos en pioneras o primarias, basado en el tamaño del propagulo, periodos de fructificación, condiciones del suelo requeridas para la germinación, tolerancia a la sombra, preferencia en el tamaño de la brecha, tasa de crecimiento y longitud del periodo vegetativo. Con estos criterios ella determinó como especies pioneras a *Leucaena leucocephala*, *Croton astroites*, *C. rigidus*, *Guazuma ulmifolia*, y *Latana arida* y *Bursera simaruba*, *Bucida buceras*, *Machaonia portoricensis* y *Eugenia fortida*, como especies primarias.

Las semillas en el bosque Guánica, Puerto Rico, son dispersadas primariamente por aves y hormigas, que

germinan sólo cuando hay adecuadas condiciones de humedad en el suelo (Castilleja, 1991). El banco de semillas es bajo en número de semillas y especies representativas (Castilleja, 1991; Molina Colón, 1998; Murphy *et al.*, 1995). Las plántulas son poco comunes en el suelo forestal y están limitadas en sitios sombreados. El reclutamiento de plántulas es un evento infrecuente y la mayor parte de los árboles pueden formar bosques pequeños, por medio de raíces o tallos (Dunevitz, 1985; Dunphy, 1996; Ewel, 1971; Molina Colón, 1998; Murphy *et al.*, 1995). La mayor parte de los eventos de la historia de vida en el bosque Guánica (tales como la floración, fructificación, caída de las hojas, crecimiento de las hojas, crecimiento del árbol y germinación de las semillas), están sincronizados con los ciclos de lluvia y sequía (Murphy y Lugo, 1986a, 1986b; Murphy *et al.*, 1995). Sin embargo, debido a que el acceso al agua es diferente en esas áreas, algunos árboles pueden tener un complemento completo de follaje verde, flores en periodos de extensas sequías, y pueden ser completamente deciduos.

Castilleja (1991) comparó las semillas del Bosque Guánica con las de Luquillo (bosque seco vs bosque húmedo) y encontró que las semillas del bosque seco tienden a ser remarcadamente más pequeñas. Aunque existen estaciones de fructificación, éstas no parecen estar determinadas como mecanismo para evitar la humedad, como en Costa Rica (Frankie *et al.*, 1974). Las semillas son dispersas por aves durante todo el año, lo cual representa un ajuste positivo a las altas variabilidades de lluvias. En otros bosques tropicales secos, las semillas son predominantemente dispersas por el viento (Frankie *et al.*, 1974). Las semillas en el Bosque Guánica tienen cubierta impermeable y germinación hipógea retrasada; éstas germinan en respuesta a una adecuada cantidad de humedad. La densidad de las plántulas varía de acuerdo a la cubierta forestal, incrementándose en bosques deciduos de doseles cerrados y decreciendo hacia las zonas de cactus. Los bancos de plántulas, al igual que los bancos de semillas, son escasos y reflejan la dominancia del dosel. El reclutamiento de plántulas es infrecuente y responde a la disponibilidad de humedad. La especie *Bursera simaruba* mostró una mayor tasa de reclutamiento y crecimiento cuando emerge de grietas en piedras calizas expuestas; creció más rápido en áreas expuestas que en zonas de sombra, donde otras especies tienden a crecer mejor. La mayor parte de las especies en el Bosque Guánica evitan la sequía, y ambos, las plántulas y los bancos de semillas fallan en exhibir la abundancia y diversidad de árboles en el estrato superior (Castilleja, 1991; Molina Colón, 1998). Estos resultados enfatizan la importancia de retoños como estrategia de regeneración en este bosque (Dunevitz,

1985; Dunphy, 1996; Ewel, 1971; Molina Colón, 1998; Murphy y Lugo, 1986a, 1986b; Murphy et al., 1995).

En bosques secos con grandes cantidades de lluvia y suelos más profundos que los del Bosque de Guánica, las plantas son más altas (Murphy y Lugo, 1995), las plántulas son más grandes y representan un grupo de especies más diverso. Una mayor disponibilidad de humedad, sombra y nutrientes, permite un conjunto de estrategias más diverso para el establecimiento y crecimiento de las plántulas. Gerhardt (1994) estudió las estrategias de desarrollo de plántulas de cuatro especies de árboles (*Hymenaea courbaril*, *Swietenia macrophylla*, *Manilkara chicle* y *Cedrela odorata*) y encontró diferencias significantes en sus respuestas a la luz y humedad. La sequía fue la mayor causa de mortandad y algunas especies desarrollaron sistemas radicales profundos antes de la elongación. La competencia radical incrementa el efecto de sequía y cuando fue reducido a través de zanjas, el desarrollo de las plántulas mejoró. Alguna cubierta perenne ayuda a reducir la mortalidad durante la estación seca. La disminución de la densidad del dosel benefició a *Hymenaea courbaril* y *Swietenia macrophylla*, pero redujo la supervivencia de *Manilkara chicle* y *Cedrela odorata*. La obtención de plántulas de buen tamaño antes de la llegada de la estación seca mejoró las posibilidades de supervivencia. *Hymenaea courbaril* y *Swietenia macrophylla* se establecen bien en praderas y bosques secundarios jóvenes. *Manilkara chicle* tiene baja supervivencia en este ambiente, mientras que *Cedrela odorata* falló en la mayoría de las condiciones, limitando su incorporación a los años lluviosos.

OBSERVACIONES FINALES

Los resultados disponibles sugieren notables diferencias cuando las especies de tipos contrastantes de bosques son comparadas (i.e. bosques secos con humedad a bosques lluviosos, o bosques inundados con bosques en zonas de sin inundaciones), al igual que los diferentes niveles entre bosques con clima similar pero con diferentes regímenes de disturbios (i.e. bosques húmedos que tienen sólo claros producidos por la caída de árboles, con bosques húmedos afectados por huracanes). Estas diferencias son presentadas abajo como generalidades, pero en la actualidad representan la hipótesis que deben ser investigadas más a fondo.

La mayor diferencia entre bosques secos y húmedos es el papel fundamental del agua en los bosques secos, comparados con los bosques con poca

humedad y bosques lluviosos. Los ciclos de vida en los bosques secos tropicales tienen como consecuencia, una mayor respuesta al agua que a la luz; lo opuesto ocurre en bosques húmedos o lluviosos. La secuencia y tasa de los procesos de los ciclos de vida están sincronizados con el tiempo, intensidad y variabilidad de lluvia en los bosques secos; pero en la mayoría de los bosques lluviosos, los ciclos de vida están sincronizados con la intensidad y duración de la luz.

En bosques húmedos pantanosos, la poca cantidad de oxígeno es un factor que influye en la germinación de las semillas, dando como resultado que en su ciclo de vida se incluya la viviparidad, bancos de plántulas, ausencia de bancos de semillas, clonación, tejidos adventicios, regeneración ligada a periodos favorables, retoños frecuentes y cortas sucesiones, culminando con la autosucesión.

Los ciclos de vida de árboles afectados por huracanes se caracterizan por cortos periodos de vida, una primera reproducción temprana, hojas heterofilas, capacidad para cambiar de forma rápida de tolerantes a intolerantes a la sombra, regeneración avanzada, retoños conspicuos, uniones de árboles y, una baja relación del área de la copa-área del tallo. A medida que se incrementan los agentes estresantes (de bosques húmedos sin presencia de huracanes a bosques con el mismo clima y presencia de huracanes, a bosques pantanosos), decrece el número de especies capaces de completar su ciclo de vida.

Las secuencias descritas en la figura 8 para la dinámica de claros no se aplica a sitios con regeneración por huracanes, en parte debido a que las condiciones posteriores a un huracán difieren de las predichas para claros de gran tamaño. En claros grandes, una regeneración avanzada y retoños, son supuestos de ocurrir en valores mínimos, pero después de un huracán, estos dos mecanismos de regeneración adquieren predominancia. Además, comparados con sitios con dinámica de fases de claros como mayor régimen de disturbios, el tiempo disponible para un crecimiento ininterrumpido está dramáticamente reducido en sitios donde ocurren grandes e infrecuentes disturbios. Las condiciones que producen la interrupción del crecimiento pueden actuar como una fuerza selectiva para características de los ciclos de vida que incluyen un período de vida corto, reproducción temprana, menor acumulación de biomasa, retoños y plasticidad morfológica y fisiológica en las etapas tempranas del ciclo de vida. Similarmente, los cambios observados en especies y la composición de las formas de vida en las zonas de derrumbes y lugares degradados por actividades humanas, señalan los límites de adaptación del ciclo

de vida de especies de árboles normales. Estos cambios también sugieren la selección de mayores adaptaciones bióticas extremas, para el establecimiento y supervivencia en estos ambientes desequilibrados, quizás análogos al concepto de supertrampa en aves (Arendt 1993).

RECONOCIMIENTOS

Este trabajo fue hecho en colaboración con la Universidad de Puerto Rico y como parte de una contribución del Programa del Servicio Forestal de los Estados Unidos de América (USDA-FS), al Programa de la Fundación Nacional de Ciencias de Investigaciones Ecológicas del Bosque Experimental de Luquillo (Subsidio BSR-8811902), a la División de Ecología Terrestre, Universidad de Puerto Rico y al Instituto Internacional de Silvicultura Tropical (USDA-FS). Agradecemos a Sandra Brown, T. Mitchell Aide, Nicholas Brokaw, Alberto Sabat, John Francis, John Parrota y Carleen Yokum por sus revisiones del manuscrito, a Martha Brookes y Pam Bowman por la edición del manuscrito. También agradecemos a Mildred Alayón, Ivelisse Ortíz y Gisel Reyes por su ayuda con la producción.