

**ESTRUCTURA POBLACIONAL, CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA EN LOS
BANCOS DE PLÁNTULAS DE CASTAÑO, *Scleronema micranthum*, EN UN
BOSQUE AMAZÓNICO**

TESIS DE MAESTRÍA EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS

Línea: Ecosistemas, Biodiversidad y Conservación

María Catalina Lopera Doncel

Directora de tesis

Maria Argenis Bonilla Ph. D.

Profesora Asociada

Departamento de Biología

Universidad Nacional de Colombia

Sede Amazonia

2010

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia, a sus profesores y administrativos, por el apoyo prestado para durante construcción del proyecto, el trabajo de campo y el documento final. Especialmente agradezco a la profesora Argenis Bonilla por su dirección, sus consejos y las revisiones del documento a lo largo de todo el proceso de elaboración de este trabajo de Tesis.

Agradezco a la comunidad de Nazareth, por permitirme realizar el trabajo de campo en su Resguardo, y especialmente agradezco a la familia Pereira Manduca por acogerme en su casa y hacerme sentir como en casa durante mi estadía en Nazareth. Agradezco a los guías y ayudantes de campo: Milton, Celestino, Jorge y Damián. Especialmente a Milton por su dedicación y cumplimiento en el trabajo.

Agradezco a mi familia por su apoyo en todo el tiempo que duré en la maestría y en la elaboración de este trabajo de Tesis.

Finalmente agradezco a todas las personas que de una u otra manera contribuyeron a hacer posible este trabajo apoyándome y aconsejándome cuando fue necesario.

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCION	8
ESPECIE DE ESTUDIO	12
AREA DE ESTUDIO	15
LITERATURA CITADA	17
MARCO CONCEPTUAL	25
LA DISPERSIÓN DE LAS SEMILLAS.....	25
LAS PLÁNTULAS	27
EL RECLUTAMIENTO Y LOS BANCOS DE PLÁNTULAS.....	28
LOS MICROSITIOS.....	29
ALGUNOS FACTORES LIMITANTES DEL RECLUTAMIENTO EN EL BOSQUE	30
LAS ESCALAS.....	34
LITERATURA CITADA	35
ESTRUCTURA POBLACIONAL, CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS DE CASTAÑO, <i>SCLERONEMA MICRANTHUM</i> DUCKE, EN UN BOSQUE AMAZÓNICO.....	43
INTRODUCCIÓN	43
METODOLOGÍA.....	46
<i>Ubicación de bancos de plántulas y establecimiento de parcelas.....</i>	<i>46</i>

<i>Caracterización de las condiciones en los bancos de plántulas</i>	47
<i>Caracterización de las condiciones en los micrositos de las plántulas</i>	49
<i>Estructura de los bancos de plántulas</i>	50
<i>Crecimiento de las plántulas</i>	51
<i>Supervivencia de las plántulas</i>	52
ANÁLISIS DE LOS DATOS	52
RESULTADOS.....	61
<i>Condiciones en los bancos de plántulas</i>	61
<i>Condiciones de los micrositos</i>	67
<i>Estructura de los bancos de plántulas</i>	73
<i>Crecimiento y supervivencia de las plántulas</i>	82
DISCUSIÓN	90
SINTESIS.....	104
CONCLUSIONES	108
LITERATURA CITADA.....	104

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Arbol y plántulas de <i>Scleronema micranthum</i>	14
Figura 2. Ubicación de la zona de estudio.....	16
Figura 3. Diagrama de la parcela de estudio.....	46
Figura 4. Frecuencia relativa de las formas de vida de la vegetación.....	62
Figura 5. Distribución vertical de la vegetación.....	63
Figura 6. Frecuencia relativa de micrositios con las variables descriptoras de las condiciones ambientales.....	64
Figura 7. Diagrama del análisis de correspondencias para los bancos de plántulas de acuerdo con las condiciones ambientales.....	65
Figura 8. Frecuencias de los micrositios de acuerdo con las variables descriptoras de las condiciones en los bancos.....	67
Figura 9. Componentes principales para las condiciones de los micrositios.....	69
Figura 10. Porcentaje de micrositios y sitios con las condiciones evaluadas.....	71
Figura 11. Herbivoría en las plántulas de castaño.....	72
Figura 12. Promedios del índice de herbivoría para las plántulas dentro de cada banco.....	72
Figura 13. Representación de los índices de agregación locales para cuatro parcelas de muestreo de los bancos de plántulas.....	75
Figura 14. Distribución espacial de las plántulas al interior de los bancos.....	76

Figura 15. Promedios y desviación estándar de las variables de tamaño en cada uno de los bancos de plántulas.	79
Figura 16. Distribuciones de las variables de tamaño de las plántulas evaluadas en dos mediciones.	80
Figura 17. Distribución espacial de las plántulas grandes con respecto a las pequeñas.	81
Figura 18. Diagramas de frecuencias del crecimiento anual en altura y diámetro	82
Figura 19. Crecimiento absoluto de las plántulas de acuerdo con la altura y el diámetro para dos periodos	83
Figura 20. Promedios de crecimiento en altura y diámetro	84
Figura 21. Porcentaje de supervivencia de las plántulas de <i>S. micranthum</i> en dos periodos.....	86
Figura 22. Porcentaje de supervivencia de las plántulas de <i>S. micranthum</i> en cada banco.	87
Figura 23. Número de plántulas muertas por categoría de tamaño.....	87
Figura 24. Frecuencias de las causas de muerte encontradas para las plántulas.....	88

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Proporción de los tamaños de los bancos de plántulas de acuerdo con el área ocupada y el número de plántulas.....	61
Tabla 2. Índices de correlación de Spearman entre las variables de los árboles parentales con el número de plántulas.	66
Tabla 3. Componentes principales de las condiciones de los micrositos	68
Tabla 4. Coeficientes de correlación de Spearman entre los factores del análisis de componentes principales de las condiciones de los micrositos de plántulas y el número de plántulas.	70
Tabla 5. Contraste de independencia de las variables de condiciones de los micrositos con la presencia-ausencia de plántulas en los micrositos.	71
Tabla 6. Índices de correlación de Spearman entre las variables de los micrositos y la herbivoría en las plántulas.	73
Tabla 7. Número de plántulas e índices de agregación de las plántulas en cada banco. ..	74
Tabla 8. Índices de correlación de Pearson para las variables de tamaño de las plántulas	77
Tabla 9. Índices de correlación de Spearman entre las variables de los micrositos y el crecimiento de las plántulas, en altura y diámetro.....	85
Tabla 10. Índices de correlación de Spearman entre las variables de los micrositos y la supervivencia de las plántulas.....	89
Tabla 11. Contraste de independencia de las variables de condiciones de los bancos de plántulas con la supervivencia de las plántulas y con las causas de muerte.	90

INTRODUCCIÓN

Los patrones de distribución y abundancia de los organismos están determinados en gran parte, por las interacciones intra e interespecíficas y por la influencia de las condiciones ambientales a diferentes escalas espaciales; estas diferencias entre las asociaciones de los organismos con el hábitat, contribuyen a la diversidad de las especies en cada lugar (Webb & Peart 2000).

La interacción de las especies vegetales con las características bióticas y abióticas de su hábitat se presenta desde las etapas más tempranas de vida de los individuos, esto incluye la reproducción, la dispersión de las semillas, la germinación, el establecimiento y el reclutamiento de los individuos y su efecto sobre la población puede ser diferente para cada una de las especies, resultando en patrones de distribución observables a diferentes escalas espaciales, desde la local hasta la regional.

La posición inicial de los individuos de una planta en el espacio depende de los procesos de dispersión de las semillas, mediante los cuales se une el final del ciclo reproductivo de las plantas adultas con el establecimiento de su descendencia (Wang & Smith 2002, Cousens *et al.* 2008). De la dispersión de los frutos y semillas depende que estas lleguen a lugares adecuados o micrositios seguros donde puedan germinar y/o establecerse, crecer y reproducirse, y donde la influencia de los predadores, competidores y patógenos sea menor (Harper 1977, Augspurger 1984, Gibson 2002). Estos sitios

generalmente están definidos por las características del hábitat a diferentes escalas, por lo cual dependen de la heterogeneidad de las condiciones ambientales (Christie & Armesto 2003).

En un micrositio los principales factores abióticos que afectan la germinación de las semillas, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas son las características físicas y químicas de los suelos, la disponibilidad y la cantidad de luz, agua y nutrientes y la ocurrencia de pequeños disturbios como inundaciones periódicas causadas por lluvia o caída de ramas y hojarasca. Los principales factores bióticos son la densidad, la competencia intra e interespecífica, los predadores de semillas y herbívoros de plántulas y la incidencia de patógenos causantes de enfermedades (Jones & Sharitz 1998).

La distancia entre las semillas y sus parentales también puede afectar la supervivencia de la descendencia, incrementa las probabilidades de que escape a la mortalidad denso-dependiente o distancia-dependiente, que es mayor bajo los árboles parentales donde generalmente hay una alta densidad de juveniles de la misma especie, aumentando así la probabilidad de mortalidad debida a herbívoros y patógenos (Janzen 1970, Connell 1971, Howe & Smallwood 1982).

Estos procesos de dispersión, germinación, establecimiento, supervivencia y finalmente reclutamiento de las plántulas son de especial importancia para las especies tolerantes a la sombra, características en los bosques tropicales de tierras bajas, ya que la estrategia principal para mantener sus potenciales de regeneración es a través de la formación de bancos de plántulas, compuestos por individuos que han surgido de semillas cuya longevidad es corta, y después de sobrevivir a altas tasas de mortalidad detienen su crecimiento y quedan a la espera de condiciones apropiadas, principalmente

de luz cuya disponibilidad aumenta por la formación de claros, y que les permitan crecer hasta alcanzar el dosel (Del Amo & Gomes-Pompa 1976, Vázquez-Yanez 1976, Whitmore 1989, Nadolny 1999). Estos procesos tienen efecto sobre las dinámicas poblacionales a micro y mesoescalas espaciales y a largo plazo, llevan a determinar la distribución espacial de los individuos de una especie, los patrones de regeneración y la composición de las especies en una comunidad.

Para entender estas dinámicas, en los bosques tropicales se ha estudiado la influencia de los factores bióticos y abióticos sobre la germinación, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas. Se ha evaluado la importancia de la variabilidad de los suelos de los micrositios (Forget 1994, Baraloto *et al.* 2006), la ocurrencia de claros (Whitmore 1996, Hubbell *et al.* 1999, Dalling & Hubbell 2002), la influencia de la vegetación circundante (Wang & Augspurger 2004, Benitez-Malvido 2006), la herbivoría (Benitez-Malvido *et al.* 2005, Eichhorn *et al.* 2006) y el efecto de la hojarasca (Molofsky & Augspurger 1992, Benitez-Malvido & Kossman-Ferraz 1999, Sayer 2006) sobre la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, y también se ha evaluado la supervivencia y de los individuos en respuesta a la distancia al árbol parental (Augspurger 1984, Connell *et al.* 1984, Howe *et al.* 1985, Wenny 2000, Hyatt *et al.* 2003).

Estos estudios muestran la importancia de las interacciones de las plántulas con las condiciones ambientales *in situ* y en especies particulares, para entender así sus dinámicas poblacionales; sin embargo, la mayoría de estos estudios han sido llevados a cabo en viveros o alterando la posición y las condiciones en las que se regeneran naturalmente las especies y en pocas ocasiones, se relacionan las condiciones ambientales

con la distribución y el desempeño de las plántulas en los diferentes micrositios donde se encuentran, especialmente para especies emergentes de bosques tropicales (Baraloto & Goldberg 2004).

En este trabajo, evalué cómo son algunas de las condiciones de los bancos de plántulas de castaño, *Scleronema micranthum*, una especie de árbol maderable con importancia comercial en la Amazonía colombiana y brasilera. Así, evalué las condiciones de los bancos de plántulas y de los micrositios dentro de estos, la estructura espacial y de tamaños de las plántulas establecidas en los bancos, y la relación entre las condiciones y el crecimiento y la supervivencia de las plántulas. De las variadas condiciones que pueden afectar la estructura y el desempeño de las plántulas en los bosques tropicales, para este estudio tuve en cuenta la apertura de claros en el dosel, la estructura vertical y horizontal de la vegetación, los sustratos y la herbivoría.

Para entender las condiciones en los bancos de plántulas del castaño, planteé las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿Cuáles son algunas de las condiciones bióticas y abióticas de los bancos y los micrositios de plántulas? 2) ¿Cómo es la estructura espacial y de tamaños de las plántulas en los bancos? 3) ¿Cómo se relacionan el crecimiento y la supervivencia de las plántulas con las condiciones, a la escala de los bancos y a la escala de los micrositios?

El documento está compuesto por dos partes: en la primera, presento un marco conceptual importante para la formulación del proyecto y el desarrollo de la investigación. Incluyo conceptos importantes sobre el reclutamiento, la dispersión de semillas, los factores ambientales importantes para la germinación y el establecimiento de las plántulas.

La segunda parte está compuesta por un capítulo escrito en forma de artículo, en donde doy respuesta a las tres preguntas de investigación incluyendo la descripción de algunas condiciones bióticas y abióticas de los bancos y los micrositos de las plántulas, el análisis de la distribución espacial y de tamaños de plántulas para toda la población y para cada banco de plántulas, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas y su relación con las condiciones de los bancos y los micrositos. Por último presento las conclusiones del trabajo.

ESPECIE DE ESTUDIO

Scleronema micranthum Ducke es una especie de la familia Bombacaceae y se conoce en la Amazonia colombiana como “Castaño” o “Yolombó”, y en la Amazonia brasilera como “Cardeiro”.

Los individuos de esta especie son árboles emergentes, que alcanzan hasta 35m de alto y más de 80cm de DAP (Fig 1a.). Tienen la corteza roja, las ramas jóvenes son ocreo tomentosas a pubérulas y las adultas son glabras. Las hojas son compuestas, alternas, tienen pecíolos de 3-9cm, los folíolos son de 6-28 x 4-9cm, coriáceos, oblongoelípticos, con ápice agudo, obtuso o acuminado, y base redondeada a subcordada. Las flores solitarias o en fascículos de dos a cuatro, tienen pétalos blancos o amarillentos. Los frutos son cápsulas ovoides a globosas, de 8-10x4-8cm, rugosos y ferrugineotomentosos, con peso hasta 83.6g (Parrado 2005). Semillas una a tres por fruto (Rudas & Prieto 2005, Lopes 2005).

Florece de mayo a julio y fructifica de agosto a abril en la Amazonia brasilera (Ferraz *et al.* 2004, Lopes 2005); y en la región del medio Caquetá, en la Amazonía colombiana, se encontró que la fructificación tiene un patrón anual y fructifica de febrero

a julio, con una duración clasificada como intermedia, es decir, de uno a cinco meses (Parrado 2005). Según Rankin-de-Merona & Ackerly (1987), los árboles de castaño tienen la capacidad de producir frutos a partir de 25cm de DAP. Las semillas tienen una dispersión barócora y/o por roedores grandes, no presentan dormancia y su longevidad es corta (Rankin-de-Merona & Ackerly 1987, Ferraz *et al.* 2004). No se conocen estudios sobre la viabilidad y la germinación de las semillas.

En estudios de crecimiento los árboles de *S. micranthum* presentaron incrementos anuales de DAP de aproximadamente 2.1mm (da Silva *et al.* 2002). Laurance *et al.* (2004) registraron un promedio de incremento anual en DAP de 1.76mm.

El castaño es una especie de tierra firme, abundante en la Amazonia colombiana (Lopes 2005) y brasilera (Valle & Prance 1998), donde se reportan densidades mayores a ocho árboles por hectárea (Rankin-de-Merona & Ackerly 1987). En cuanto al estado sucesional del bosque se clasifica como intermedia entre oportunista y de bosque maduro, y puede crecer bien en suelos ácidos con pocos nutrientes (Ferraz *et al.* 2004, Marengo & Vieira 2005). Es una especie generalista con respecto a tres unidades de paisaje en la Amazonia Colombiana (Duque *et al.* 2003).

Por otra parte, el castaño tiene importancia económica en la Amazonia colombiana (Cárdenas & López 2000) y brasilera (da Silva *et al.* 2002), ya que se utiliza como árbol maderable. Su madera es medianamente pesada y es usada para triplex, chapas decorativas, muebles y construcción (Acero 1982). En el resguardo indígena de Nazareth (Sur del Trapecio amazónico, Colombia) se reporta su uso, principalmente para construcción de vivienda (Camacho *et al.* 2006).

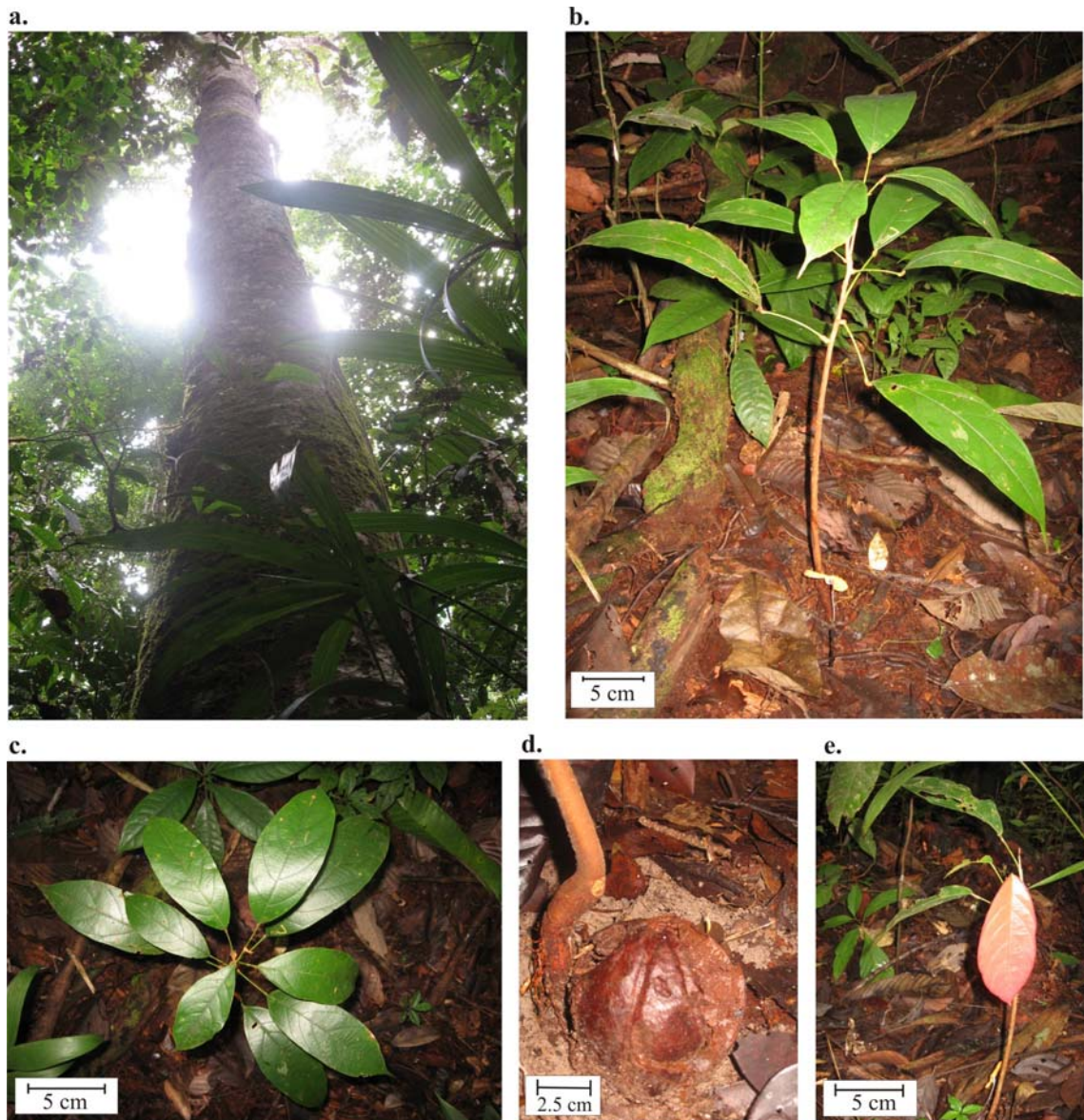


Figura 1. Arbol y las plántulas de *Scleronema micranthum*. a-Árbol maduro visto desde la base del tronco, b-Plántula vista lateral, c-Vista desde arriba de la plántula, d-Semilla y tallo de una plántula. e.- Hoja joven de plántula

PLÁNTULAS._Con base en las características observadas en campo, las plántulas se pueden clasificar en el tipo hipógea-criptocotilar de reserva, según la tipificación realizada por Garwood (1996). Las hojas de las plántulas son simples, alternas (Fig.1-b,c) y rojas cuando jóvenes (Fig.1-e). El tallo conserva la cicatriz de los

cotiledones y es frecuente encontrar plántulas establecidas con los cotiledones todavía en la base del tallo (Fig.1-d).

AREA DE ESTUDIO

El estudio lo realicé en el resguardo de la comunidad indígena de Nazareth, que se encuentra en el extremo sureste de Colombia, en el departamento del Amazonas, municipio de Leticia, en el curso medio de la megacuena del río Amazonas, en la zona limítrofe entre Brasil y Perú (Fig. 2).

El resguardo de Nazareth tiene una extensión de 1367 ha, ubicado al noroeste del casco urbano del municipio de Leticia, sobre la margen izquierda del río Amazonas. La comunidad de Nazareth se localiza a 15 km de Leticia y a 2km del margen izquierdo del río Amazonas, en las coordenadas S 04°06'8.4" S y 70°2'28.9" W y a una altitud de 85 msnm (Camacho *et al.* 2006). Se caracteriza por tener una red de caños y amplias zonas inundables; y pertenece a la provincia fisiográfica Megacuena de sedimentación de la Amazonía colombiana y a la unidad climática cálido húmedo y superhúmedo, con un promedio anual de lluvias entre 3200 y 3800mm. Los periodos más lluviosos comprenden los meses de octubre a mayo y los secos de junio a agosto. La temperatura promedio anual es homogénea para toda la zona y varía entre 24-25°C. La humedad relativa es superior al 80% y la zona de vida, según Holdridge, corresponde a Bosque Húmedo Tropical (bh-T) (Camacho *et al.* 2006).

El asentamiento de Nazareth se ubica en una zona alta no inundable, caracterizada por pequeñas ondulaciones y suelos arcillosos. En términos generales, los recursos tanto de fauna como de flora con valor comercial se encuentran bastante agotados, como es el

caso de la hoja de caraná, la madera de cedro y la chambira, entre otras, razón por lo cual su obtención obliga a mayores desplazamientos a áreas más apartadas.

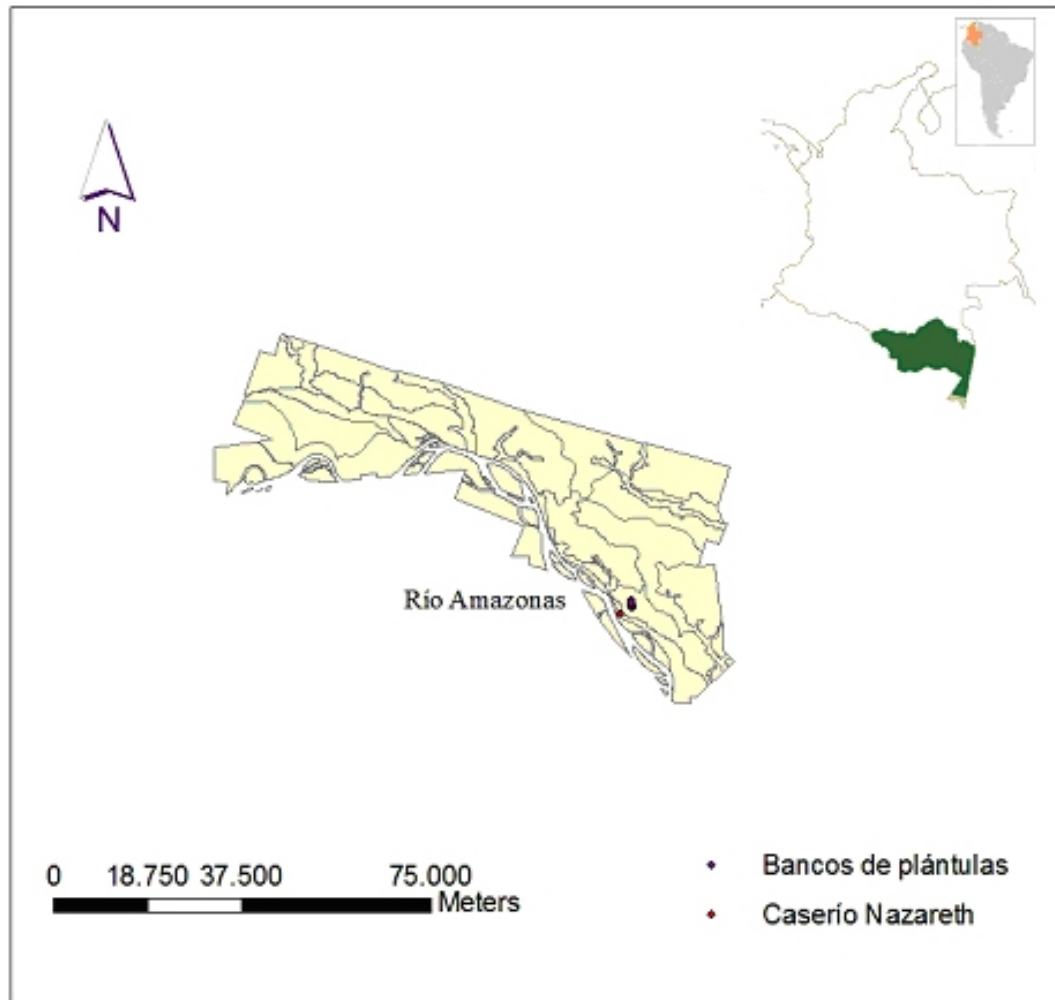


Figura 2. Ubicación de la zona de estudio (Modificada de Palacios 2005).

Particularmente la zona de estudio abarca un área de 80ha dentro del resguardo, y está a una hora de camino a pie desde el caserío, donde el número de chagras de los habitantes del resguardo disminuye. Se caracteriza por presentar un bosque alto, de tierra firme, compuesto por árboles de altura hasta 30m. Se ubica dentro de la unidad de paisaje terraza reciente a subreciente y en la subunidad de paisaje correspondiente a superficie

plana a ligeramente ondulada, conformada por sedimentos finos a moderadamente gruesos, no inundables. Sus suelos varían entre suelos muy poco desarrollados, formados por un solo horizonte (Entisoles), jóvenes (Inceptisoles) o más desarrollados con horizontes arcillosos, desarrollados en relieve de terraza plana a ligeramente plana. Su drenaje externo es nulo o lento (Palacios 2005).

LITERATURA CITADA

Acero, D. 1982. *Propiedades, usos y nominaciones de especies vegetativas de la Amazonía Colombiana*. COA, DAINCO, Convenio Colombo-Holandés. Bogotá.

Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance. Light-gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.

Baraloto C. & D. E. Goldberg. 2004. Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia* 141: 701–712

Baraloto, C., D. Bonal & D. E. Goldberg. 2006. Differential seedling growth response to soil resource availability among nine neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* 22:487–497.

Benitez-Malvido, J. & I.D. Kossman-Ferraz. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31:598-606.

- Benítez-Malvido J., M. Martínez-Ramos, J. L. C. Camargo & I. D. K. Ferraz. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21:397–406.
- Benitez-Malvido, J. 2006. Effect of low vegetation on the recruitment of plants in successional habitat types. *Biotropica* 38: 171–182.
- Camacho, H.A., J. Rivas & J. Ortiz. 2006. *Actualización del estudio socioeconómico, jurídico y tenencia de tierras para la legalización del predio Meechí (La Henchí) del FNA. Resguardo Indígena Tikuna de Nazareth, Leticia, Amazonas.* INCODER y CODEBA. Leticia.
- Cárdenas, D. & R. López. 2000. *Plantas útiles de la Amazonia colombiana- Departamento del Amazonas.* Instituto Sinchi. Bogotá
- Christie, D. A. & J. J. Armesto. 2003. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island. Chile. *Journal of Ecology* 91: 776–784
- Connell, J. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pags. 298-310 en: den Boer & G. Gradwell (eds), *Dynamics of populations.* Proceedings of the Advanced Study

Institute on Dynamics of Numbers in Populations. Oosterebeek. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.

Connell, J. H., J. G. Tracey & L.J. Webb. 1984. Compensatory recruitment, growth and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.

Cousens, R., C. Dytham & R. Law. 2008. *Dispersal in plants. A population perspective*. Oxford University Press. United States. Pags. 221

Da Silva, R.P., J. dos Santos, E. Tribuzy, J.Q. Chambers, S. Nakamra & N. Higuchi. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166: 295–301

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

Del Amo, S. & A. Gomez-Pompa. 1976. Crecimiento de estados juveniles de plantas en selva tropical alta perennifolia. Págs. 549-565 en: Gomez-Pompa. A. C. Vazquez-Yanes. S. Del Amo & A. Butanda (eds), *Regeneración de selvas*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bioticos. Compañía Editorial Continental. S.A. México.

- Duque, A., J. Cavelier & A. Posada. 2003. Strategies of Tree Occupation at a Local Scale in terra firme Forests in the Colombian Amazon. *Biotropica* 35: 20-27
- Eichhorn, M. P., S. G. Compton & S. E. Hartley. 2006. Seedling species determines rates of leaf herbivory in a Malaysian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 22:513–519.
- Ferraz, I. D. K., N. Leal, A. M. Imakawa, V. P. Varela & F. C. M. Piña-Rodrigues. 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 34: 621- 633
- Forget, P.M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in french guiana. *Biotropica* 26: 408-419
- Garwood, N. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. Págs 59-129 en: Swaine, M.D (ed), *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO & Parthenon Publishing Group, Francia.
- Gibson, D. J. 2002. *Methods in comparative plant population ecology*. Oxford University Press. New York.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. NY. USA.

- Hyatt, L. A., M. S. Rosenberg, T.G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R.Grella, K. Hinman, J.P. Kurdziel & J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103: 590–602.
- Howe, H. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228
- Howe, H. F., E. W. Shupp & L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Hubbell, S. P., R. B. Foster, S. T. O'Brien, K.E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S.J. Wright, S. Loo de Lao. 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501-528.
- Jones, R. H. & R. R. Sharitz. 1998. Survival and growth of woody plant seedlings in the understorey of floodplain forest in South Carolina. *Journal of Ecology* 86: 574-587.

- Laurance, W.F., H.E. Nascimento, S.G. Laurance, R. Condit, S. D'angelo, & A. Andrade. 2004. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *Forest Ecology and Management* 190 131–143
- Lopes, G. 2005. Flora da reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Bombacaceae. *Rodriguésia* 56: 115-124.
- Marenco R. A. & G. Vieira. 2005. Specific leaf area and photosynthetic parameters of tree species in the forest understorey as a function of the microsite light environment in Central Amazonia. *Journal of Tropical Forest Science* 17: 265-278.
- Molofski, J. & C. K. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73:68-77.
- Nadolny, C. 1999. Recruitment and survival of *Argyrodendron actinophyllum* seedlings in an Australian rainforest. *Australian Journal of Ecology* 24:258-269.
- Palacios P.A. 2005. *Estructura y patrón de distribución de las poblaciones de Brosimum rubescens Taub. en los paisajes del Sur del Trapecio Amazónico*. Tesis de Maestría en Estudios Amazonicos. Universidad Nacional de Colombia. Sede Amazonia.
- Parrado, A. 2005. *Fruit availability and seed dispersal in terra firme rain forests of Colombian amazonia*. PhD Thesis University of Amsterdam, The Netherlands.

- Rankin-de-Merona, J.M. & D.D. Ackerly. 1987. Estudos populacionais de árvores em florestas fragmentadas e as implicações para conservação in situ das mesmas na floresta tropical da Amazônia central. *IPEF* 35:47-59.
- Rudas, A. & A. Prieto. 2005. *Flórula del parque nacional Natural Amacayacu. Amazonas, Colombia*. Missouri Botanical Garden Press. Missouri, USA.
- Sayer, E. J. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* 81: 1-31
- Valle, L. & G. T. Prance. 1998. Species richness and floristic composition in four hectares in the Jaú National Park in upland forests in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 7: 1349-1364
- Vazquez-Yanez, C. 1976. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. Págs. 279-387 en: Gomez-Pompa, A., C. Vazquez-Yanes, S. Del Amo & A. Butanda (eds), *Regeneración de Selvas*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Compañía Editorial Continental, S.A. México.
- Wang, B. C. & T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17:379-386.

- Wang, Y. & C. Augspurger. 2004. Dwarf palms and cyclanths strongly reduce Neotropical seedling recruitment. *Oikos* 107:619-633
- Webb, C. O. & D.R. Peart. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88:464–478.
- Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal of a high quality fruit by specialized frugivores: high quality dispersal? *Biotropica* 32: 327-337.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.
- Whitmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. Págs 3-40 en Swaine, M.D. (ed.), *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO & Parthenon Publishing Group. Paris, Francia.

MARCO CONCEPTUAL

LA DISPERSIÓN DE LAS SEMILLAS

La dispersión es la forma más común en que las semillas alcanzan las condiciones necesarias para su germinación e influye en el éxito de las plantas porque determina los sitios en donde las semillas, y posteriormente las plántulas y juveniles, van a vivir o a morir (Wenny 2001). Igualmente permite el flujo de genes dentro de una población o hacia otras poblaciones (Willson 1992, Wilson & Traveset 2000), aumenta la posibilidad de evadir los enemigos naturales o las interacciones entre plántulas coespecíficas (Janzen 1970, Connell 1971) y aumentan la probabilidad de encontrar sitios adecuados para el establecimiento (Howe & Smallwood 1982).

Estas ventajas de la dispersión se explican mediante las hipótesis de: a) escape, b) colonización y c) dispersión directa. La primera, implica que muchas semillas escapan de la vecindad del parental y los sucesos que ocurren allí, los cuales generalmente llevan a una alta mortalidad de plántulas y semillas, que es dependiente de la distancia y/o dependiente de la densidad, causada principalmente por predación de insectos o de roedores (Janzen 1970, Connell 1971), por ataque de patógenos (Augsburger 1983, Augspurger 1984) o por competencia entre plántulas hermanas.

La hipótesis de colonización asume que la dispersión aumenta la probabilidad de que las semillas caigan en sitios raros, impredecibles o efímeros. Asume que si los ambientes cambian, las plantas mediante la dispersión permiten que su descendencia

pueda tomar ventaja de ambientes que con el cambio pudieron llegar a ser apropiados, de esta forma permite la colonización de nuevos sitios (Howe & Smallwood 1982).

La tercera hipótesis consiste en la llegada de una cantidad desproporcionada de semillas a los sitios especialmente favorables para el establecimiento y la supervivencia (Howe & Smallwood 1982). En esta se plantea que las plantas pueden incrementar su éxito si una mayor proporción de semillas es dispersada a sitios donde la descendencia tiene una probabilidad más alta de sobrevivir con respecto a los sitios aleatorios. Este patrón de dispersión probablemente se va a conservar en la distribución espacial de los adultos, en cuyo caso un agente dispersor particular va a tener un efecto en el reclutamiento de las plantas adultas. Si esto es cierto, los patrones de dispersión van a tener un papel más importante de lo que se ha pensado en la estructura y composición de las comunidades vegetales (Wenny 2001).

Cuando las semillas de una especie no alcanzan el hábitat propicio, se dice que tienen dispersión limitada (Pulliam 2000, Muller-Landau *et.al.* 2002, Münzbergová & Herben 2005) la cual limita la abundancia, la tasa de crecimiento y la distribución espacial de la población. La limitación en la dispersión es el fundamento de la hipótesis de ensamblaje por dispersión propuesta por Hubbell (2001), la cual es una de las que trata de explicar la distribución de las especies.

El agrupamiento de plántulas es esperado en especies con requerimientos específicos para su regeneración y que presentan dispersión limitada. Si la dispersión de las semillas es el factor limitante para la regeneración de una especie, entonces se esperaría que sus plántulas se agrupen alrededor de los árboles parentales. Por otra parte, si una especie puede dispersar sus semillas en grandes áreas pero requiere condiciones

específicas para su germinación y supervivencia, entonces se espera que las plántulas estén agrupadas en sitios donde encuentren estas condiciones. La organización de los individuos que ha sido mediada por dispersión resulta de eventos localizados siguiendo procesos estocásticos (Hubbell 2001).

LAS PLÁNTULAS

Las plántulas tienen una importancia ecológica pues su éxito relativo puede influir en el tamaño total de la población y en la distribución espacial de las especies. Un punto de discusión en la ecología de plantas es la diferenciación entre plántula y brinzal: plántula es un juvenil pero no se ha llegado a un consenso en la definición del límite. Algunos investigadores asignan el estado de plántula al cotiledonar, mientras que otros lo consideran para individuos hasta de 1m de alto y a veces mayor (Turner 2001). Garwood (1996) por su parte, define plántula como todo estado de desarrollo temprano que aun tiene funcionando por lo menos una de las estructuras producidas de las reservas de las semillas. Cuando las reservas se acaban o ya no pueden ser aprovechadas se pasa al estado autónomo, donde depende de su propia habilidad para fotosintetizar y capturar nutrientes y empieza la etapa de dependencia de los recursos externos (Garwood 1996, Kitajima 1996). Brokaw & Busing (2000), por su parte consideran que se pasa de ser plántula a juvenil cuando se alcanza 1cm de diámetro del tallo.

El establecimiento de las plántulas ocurre en algún momento en el estado autónomo, después de que son independientes de las reservas de la semilla y han crecido lo suficiente como para tener relativamente alta supervivencia (por lo menos a corto plazo). Este es un proceso gradual y es el momento demográfico mas importante para la población de plántulas, ya que en este momento se presentan las mayores tasas de

mortalidad y se determinan diferentes sitios de especialización para una especie (Garwood 1996, Whitmore 1996, Turner 2001).

En esta etapa las plántulas se enfrentan a diferentes peligros: quiebre debido a la acción de animales grandes o a la caída de ramitas o escombros, daños por herbívoros, a plagas y enfermedades como el *damping-off* (causada por hongos) que, frecuentemente, causa la muerte de las plántulas recién germinadas (Augspurger 1984, Nason *et al.* 1997). Otras causas de mortalidad de las plántulas son la sequía, ya que la inhabilidad de las plántulas de generar raíces profundas en el suelo las hace particularmente susceptibles a ésta, las condiciones de sombra impuestas por el dosel, que producen tasas de fotosíntesis tan bajas, que las plántulas escasamente pueden ganar carbono y finalmente las plántulas pueden sufrir los efectos de la competencia ya que están creciendo en el sotobosque, donde tienen que establecerse a pesar de estar rodeadas de muchos otros individuos, a menudo más grandes que ellas. Esto hace que el estado de plántula sea el más crítico y susceptible en la historia de vida de las plántulas (Terborgh 1990).

EL RECLUTAMIENTO Y LOS BANCOS DE PLÁNTULAS

El reclutamiento es la incorporación de nuevos individuos a la población (Ricklefs & Miller 1999). El reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones de árboles está controlado por los disturbios del dosel del bosque y por la formación de claros. Tanto las especies pioneras como las del bosque primario dependen de la formación de claros para su reclutamiento, pero de diferentes maneras (Whitmore 1989).

En las especies pioneras una vez germinan las semillas dormantes en los bancos de semillas, las plántulas son de crecimiento rápido y su reclutamiento es el resultado del

proceso que va desde la germinación de las semillas hasta el establecimiento exitoso (Dalling & Hubbell 2002, Dalling *et al.* 2002).

En las especies de árboles de bosques, en las selvas húmedas tropicales, predomina el reclutamiento de juveniles resultado del crecimiento de plántulas previamente establecidas que hacen parte de la regeneración avanzada, la mayoría de las cuales han estado mucho tiempo en condiciones de sombra en el sotobosque (Montgomery & Chazdon 2002, Nicotra *et al.* 1999). Estas especies son generalmente tolerantes a la sombra y sus semillas germinan al poco tiempo de llegar a la superficie, ya que son de longevidad corta y muy susceptibles a hongos patógenos, predación o a quedar enterradas bajo la hojarasca (Bruna 1999).

Las plántulas resultantes pueden permanecer bajo el dosel por largos periodos de tiempo sin crecimiento, mientras esperan condiciones de luz propicias, generalmente proporcionadas por la formación de claros, que les permitan crecer y alcanzar el dosel. De esta manera, el suelo de los bosques tropicales puede estar tapizado por bancos de plántulas que constituyen el potencial de regeneración de estas especies (Del Amo & Gómez-Pompa 1976, Vázquez-Yanes 1976, Whitmore 1989, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990, Nadolny 1999).

LOS MICROSITIOS

Un micrositio es un sitio a pequeña escala, que rodea la futura semilla y contiene las condiciones adecuadas para la germinación y la supervivencia de las plántulas. Evolucionó del concepto de sitio seguro propuesto por Harper (1977), el cual se refiere a un sitio a pequeña escala específico para cada especie y que contiene el estímulo para

romper dormancia, las condiciones necesarias para germinar y está libre de peligros antes de que ocurra el reclutamiento.

El conocimiento de los requerimientos del micrositio de una especie puede permitir la predicción de la población en un ambiente dado y las especies que se reclutarán en áreas específicas (Eriksson & Ehrlén 1992).

ALGUNOS FACTORES LIMITANTES DEL RECLUTAMIENTO DE LAS PLANTAS EN EL BOSQUE

LUZ. _En los bosques tropicales éste es el motor de la sucesión vegetal, ya que la ocupación de los claros depende de la habilidad de las plantas de competir por luz. Generalmente, este recurso es limitante para el crecimiento de las plántulas de árboles que crecen en el sotobosque, puesto que la mayoría de las especies empiezan su vida debajo del dosel cerrado, el cual puede atenuar mucho la irradiación solar (Swaine 1996) dependiendo de la densidad de área y las características de absorción de las hojas (Bazzaz 1991).

Se han propuesto varias aproximaciones para definir la tolerancia a la sombra en las plántulas de árboles tropicales. Por ejemplo, se ha evaluado la irradiación mínima para la supervivencia de plántulas encontrando que las especies más tolerantes a la sombra pueden sobrevivir mejor a irradiaciones bajas que las menos tolerantes, y se ha evaluado la cantidad de tiempo en que las plántulas pueden sobrevivir en sombra profunda, encontrando que las especies más tolerantes persisten más en la sombra (Turner 2001).

APERTURA DE CLAROS EN LOS BOSQUES TROPICALES._Un claro es un área que está libre o parcialmente libre de vegetación, donde hay suficientes recursos disponibles para el reclutamiento de nuevos individuos, y el efecto principal y más importante de la apertura de un claro es el incremento en la duración e intensidad de la luz solar directa. Estos espacios son creados por algún tipo de disturbio producido por eventos abióticos como tormentas, inundaciones, incendios o derrumbes, o por eventos bióticos generalmente causados por actividad de animales como excavaciones, elaboración de madrigueras o pisoteo y en bosques con dosel cerrado pueden ser causados por procesos naturales como la caída de árboles o de ramas (Fenner & Thompson 2005). La mayor parte de los claros en el bosque son pequeños, pero son suficientes para estimular el crecimiento de las plántulas que han estado bajo el dosel esperando las condiciones lumínicas adecuadas (Silvertown & Charlesworth 2001). La formación de claros puede influir en la regeneración de las especies, así como en la estructura, dinámica y composición de los bosques secundarios y primarios (Denslow 1987).

Se ha evaluado la importancia del aumento de radiación por la apertura de claros en el dosel, para la germinación de las semillas y el establecimiento y el crecimiento de las plántulas (Whitmore 1996, Dalling & Hubbell 2002). Por ejemplo, Clark & Clark (1987) encontraron que la mayor cantidad de luz presente en los claros, lleva a mayores tasas de crecimiento de las plántulas de *Dypterix panamensis*. Los datos muestran que los claros no son estrictamente necesarios para la germinación y el establecimiento de *Dipteryx* pero si para su crecimiento.

AGUA._Las propiedades físicas del suelo están relacionadas con sus condiciones de drenaje. Las especies arbóreas en un bosque a menudo son especialistas a microhábitats relacionados con el drenaje del suelo, por ejemplo sitios con drenaje libre o con tendencia a inundarse. La exclusión de las especies de suelos con drenaje poco propicio puede ocurrir a través de la mortalidad de las semillas y las plántulas.

Forget (1994) evaluó el patrón del reclutamiento de *Vouacapoua americana* y su relación con dos tipos de suelos: uno libremente drenado y otro sin drenaje. También, evaluó el patrón de reclutamiento cerca y lejos de los árboles adultos co-específicos. Encontró que suelos con buen drenaje son sitios con mejores condiciones ambientales para la supervivencia temprana de las plántulas y para el crecimiento a largo plazo de los reclutas.

SUSTRATO._La hojarasca se refiere a la capa superficial del piso del bosque que no se encuentra en un estado avanzado de descomposición y está compuesto de hojas caídas, frutos, flores y ramitas. El mantillo es la capa de fermentación que ocurre debajo de la capa de hojarasca, esta compuesta por material orgánico parcialmente descompuesto en el cual algunas estructuras de plantas son todavía reconocibles (Sayer 2006).

La hojarasca cumple un papel importante en los ecosistemas de bosque y es una parte esencial de los ciclos de nutrientes y actúa como una capa protectora que regula los cambios de humedad en el suelo y la temperatura, la erosión, la escorrentía y la compactación del suelo. Puede promover la coexistencia de especies, al facilitar o dificultar la germinación y emergencia de las plántulas, influyendo en la supervivencia de las plántulas a pequeña escala en parches en el bosque. La capa de hojarasca tiene

influencias directas e indirectas en la composición química y física del suelo, la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la cantidad de hongos y organismos en este (Brearley *et al.* 2003).

Diversos autores reportan que las especies vegetales responden de manera diferente a las cantidades de hojarasca en el suelo y concluyen que la variabilidad en hojarasca y troncos caídos pueden incrementar la diversidad de plántulas, debido a que aumentan la heterogeneidad de sitios para su establecimiento (Molofsky & Augspurger 1992, Benitez-Malvido & Kossman-Ferraz 1999). Benítez-Malvido *et al.* (2005) además de evaluar los efectos de la hojarasca para el desarrollo de plántulas de tres especies tropicales, evaluaron la importancia de la luz, la herbivoría por insectos y el tamaño inicial de las plántulas. Sus resultados mostraron que cada especie tiene una respuesta diferente a la variabilidad ambiental entre los hábitats.

HERBIVORÍA Y DENSIDAD._La relación entre la densidad y factores como la herbivoría, sobre las plántulas de árboles tropicales, ha sido explicada mediante el modelo de Janzen (1970) y Connell (1971), el cual propone que las plántulas tienen mayores probabilidades de establecerse y sobrevivir entre mayor sea la distancia entre éstas y los árboles parentales, ya que bajo estos hay generalmente, mayor densidad de juveniles de la misma especie, aumentando así la probabilidad de mortalidad debida a herbívoros y patógenos. En este modelo se postula que en presencia de un hongo patógeno o un insecto herbívoro que muestre preferencia por cierto hospedero, la mortalidad será mayor entre los individuos que se encuentren más próximos al árbol progenitor, quien sirve de reservorio de plagas, las cuales pueden transmitirse a la

progenie más cercana. Si la progenie muestra una densidad muy alta cerca del árbol adulto, las plagas ejercen una mayor presión en esta zona, produciendo así una mortalidad densodependiente.

COMPETENCIA._La competencia entre plántulas por recursos puede ser simétrica o asimétrica. En la primera, la toma de recursos entre los competidores es independiente de sus tamaños relativos, y en la segunda las plantas de mayor tamaño toman la mayoría de los recursos (Schwinning & Weiner 1998). En procesos de competencia entre plántulas o plantas vecinas se puede disminuir la densidad por competencia por luz (producción de sombra de unas sobre otras), competencia por agua y por nutrientes en las capas superiores del suelo o por producción de químicos inhibitorios (alelopatía) (Hutchings 1997).

LAS ESCALAS

La escala se define convencionalmente como la medida de resolución espacial y temporal de un proceso. La escala espacial en ecología se refiere a la dimensión física de un objeto o proceso ecológico en el espacio. La atención en el problema de escala obedece a que un mismo proceso ecológico puede generar patrones diferentes a distintas escalas espaciales al estar regulado por mecanismos diferentes en cada escala.

Las dimensiones de la escala en datos ecológicos son: ecológica, de muestreo y analítica. La primera expresa la dimensión real de los procesos ecológicos, el muestreo hace referencia a la extensión del área de observación y a las características espaciales de las unidades de muestreo y la analítica refleja las características espaciales de las unidades de muestreo en términos de análisis (García 2006).

LITERATURA CITADA

- Augspurger, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree. *Platypodium elegans*. and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.
- _____. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Bazzaz, F.A. 1991. Regeneration of tropical forests: Physiological responses of pioneer and secondary species. Págs. 91-98 en: Gomez-Pompa, A., T.C. Whitmore & M. Hadley (eds), *Rain forest regeneration and management*. Unesco y The Parthenon Publishing Group. Paris, Francia.
- Benitez-Malvido, J. & I.D. Kossman-Ferraz. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31:598-606.
- Benítez-Malvido J., M. Martínez-Ramos, J. L. C. Camargo & I. D. K. Ferraz. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21:397–406.
- Brearley, F. O., M. C. Press & J. D. Scholes. 2003. Nutrients obtained from leaf litter can improve the growth of dipterocarp seedlings. *New Phytologist* 160: 101-110

- Brokaw, N. & R.T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 183-188.
- Bruna, E.M. 1999. Seed germination in rain forest fragments. *Nature* 402:139.
- Clark, D. B. & D.A.Clark. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dypteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotrópica* 19: 236-244.
- Connell, J. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Págs. 298-310 en: den Boer & G. Gradwell (eds), *Dinamics of populations*. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations. Oosterebeek. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.
- Dalling, J. W., H.C. Muller-Landau, S.J. Wright & S. p. Hubbell. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714-727.
- Dalling, J. W. & S. P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568

Del Amo, S. & A. Gomez-Pompa. 1976. Crecimiento de estados juveniles de plantas en selva tropical alta perennifolia. Págs. 549-565 en: Gomez-Pompa, A. C. Vazquez-Yanes, S. Del Amo & A. Butanda (eds), *Regeneración de selvas*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bioticos. Compañía Editorial Continental. S.A. México.

Denslow J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.

Eriksson, O. & J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364

Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press. United Kingdom.

Forget, P.M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in french guiana. *Biotropica* 26: 408-419

García, D. 2006. La escala y su importancia en el análisis espacial. *Revista Ecosistemas* 15: 7-18

- Garwood, N. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. Págs 59-129 en:
Swaine, M.D. (ed), *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO &
Parthenon Publishing Group, Francia.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. NY. USA.
- Howe, H. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology
and Systematics* 13: 201-228
- Hubbell, S. P. 2001. *A unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton
University Press, Princeton, New Jersey.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. Págs. 97-136 en: Crawley, M.J.
(ed.), *Plant Ecology*. Second edition. Blackwell Science, Oxford.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The
American Naturalist* 104:501-528.
- Kitajima, K. 1996. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization
and regeneration niches of tropical tree seedlings. Págs. 193-210 en: Swaine, M.D.
(ed). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO & Parthenon
Publishing Group, Francia.

- Molofski, J. & C. K. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73:68-77.
- Montgomery, R.A. & Chazdon. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165-174
- Muller-Landau, H. C., S. J. Wright, O. Calderón, S. P. Hubbell & R. B. Foster. 2002. Assessing recruitment limitation. Concepts, Methods and Case-studies from a Tropical Forest. Págs. 35-53 en: Levey, D.J., W. R. Silva & M. Galetti (eds), *Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International.
- Münzbergová, Z. & T. Herben. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia* 145: 1-8
- Nadolny, C. 1999. Recruitment and survival of *Argyrodendron actinophyllum* seedlings in an Australian rainforest. *Australian Journal of Ecology* 24:258-269.
- Nason J.D., P. R. Aldrich, J.L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. Págs. 304-320 en: Laurance W.F., R.O. Bierregaard (eds), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management*

and Conservation of Fragmented Communities, University of Chicago Press, Chicago.

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

Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349-361.

Ricklefs, R.E. & G.L. Miller. 1999. *Ecology*. W.H. Freeman and Company. New York. Pag. 599.

Sayer, E.J. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* 81: 1-31

Schwinning, S. & J. Weiner. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113: 447-445

Silvertown, J. & D. Charlesworth. 2001. *Introduction to plant population biology*. Fourth edition. Blackwell Science. U.K.

Swaine, M.D. 1996. *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO & Parthenon Publishing Group. Paris, Francia.

- Terborgh, J. 1990. Seed and fruit dispersal-commentary. Págs.181-190 en: Bawa. K. & M. Hadley (eds), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. UNESCO Paris & The Parthenon Publishing Group, USA.
- Turner, I.M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press. UK.
- Vazquez-Yanez, C. 1976. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. Págs. 279-387 en: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo & A. Butanda (eds), *Regeneración de Selvas*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Compañía Editorial Continental, S.A. México.
- Vazquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1990. Seed dormancy in the tropical rain forest. Págs. 247-260 en: Bawa. K. & M. Hadley (eds), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. UNESCO Paris & The Parthenon Publishing Group, USA.
- Wenny D. G. 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51–74
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.

Whitmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. Págs. 3-40 en: Swaine, M.D. (ed.), *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO & Parthenon Publishing Group. Paris, Francia.

Willson, M. F.1992. The ecology of seed dispersal. Págs. 61-85 en: M. Fenner (ed.), *Seeds, The ecology of regeneration in plant communities*. Cab International.UK.

Wilson, M & A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal. Págs. 85-110 en: Fenner, M. (ed.), *The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, UK.

**ESTRUCTURA POBLACIONAL, CRECIMIENTO Y
SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS DE CASTAÑO, *Scleronema
micranthum* Ducke (Bombacaceae), EN UN BOSQUE AMAZÓNICO**

INTRODUCCIÓN

La distribución espacial y la estructura de tamaños de las plántulas son componentes demográficos importantes, ya que reflejan algunos factores como la distribución de los parentales, la dispersión de semillas, la herbivoría y la disponibilidad de sitios seguros (Hutchings 1997), y resultan de factores como las diferencias genéticas, el tiempo de germinación, la tasa de crecimiento, o procesos de mortalidad por efectos de competencia intra e interespecífica (Hartgerink & Bazzaz 1984, Nagashima *et al.* 1995, Hutchings 1997), los cuales, también pueden verse afectados por las interacciones con las condiciones ambientales del hábitat en el que viven.

Dentro de la gran cantidad de condiciones ambientales, bióticas y abióticas, que pueden afectar la germinación, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas en los bosques tropicales, se han estudiado principalmente la predación de las semillas (Paine and Beck 2007), la humedad del suelo (Paine & Harms 2009), la disponibilidad de luz (Nicotra *et al.* 1999, Montgomery and Chazdon 2002, Paine & Harms 2009), la competencia, la cantidad de hojarasca (Sayer 2006), la vegetación circundante (Paine & Harms 2009) y la herbivoría (Eichhorn *et al.* 2006, George & Bazzaz 1999 *b*).

Con respecto a las condiciones de luz, disponibles para las plantas que empiezan su vida en el sotobosque, dependen en gran parte de la dinámica de formación de claros en el dosel, los cuales permiten aumentos de los niveles de luz directa que llega al suelo (Denslow 1987).

En cuanto a la estructura y composición de la vegetación, se ha encontrado que puede afectar el reclutamiento de las plántulas directa o indirectamente, al influir en la dispersión de semillas, modificar la heterogeneidad de los recursos a la escala de las plántulas (George & Bazzaz 1999*a, b*), en la producción de hojarasca, en la cantidad de luz que le pueda llegar o en la actividad de los animales que pueden destruir las plántulas (George & Bazzaz 1999*b*).

Por otra parte, el sustrato es importante para la germinación y el establecimiento de las plántulas, ya que determina las primeras condiciones a las que se va a enfrentar la planta. Por ejemplo, se ha encontrado que la cantidad de hojarasca es importante para la germinación de las semillas y la emergencia, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas, ya que puede cambiar el potencial hídrico del suelo y la cantidad de organismos que puedan afectar el desarrollo de las plántulas (Sayer 2006).

Teniendo en consideración que la estructura poblacional, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de las especies vegetales son importantes para entender las dinámicas poblacionales, y que las condiciones ambientales tienen importancia en la determinación de estos patrones desde las primeras etapas de vida de las especies de plantas, en este artículo describo estas condiciones a la escala de micrositio y los bancos de plántulas del castaño (*Scleronema micranthum*), analizo el patrón de distribución espacial y de los tamaños de sus plántulas en los bancos y evalúo el crecimiento y la

supervivencia de las plántulas del castaño en los bancos y los micrositios. Las preguntas de investigación abordadas fueron: 1) ¿Cómo son algunas de las condiciones bióticas y abióticas de los bancos y los micrositios de plántulas de *Scleronema micranthum*, 2) ¿Cómo es la estructura espacial y de tamaños de las plántulas en los bancos de *S. micranthum*? y 3) ¿Cómo se relacionan el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *S. micranthum* con las condiciones a la escala de los bancos y a la escala de los micrositios?

Para dar respuesta a estas preguntas primero describí las condiciones ambientales, a escala de los bancos y las microambientales, a escala de los micrositios, para las plántulas encontradas en un bosque de tierra firme amazónico. Las condiciones evaluadas a la escala de los bancos fueron: la apertura de claros, la estructura de la vegetación y las características del sustrato, y para los micrositios fueron la cobertura del dosel, la ocurrencia de inundaciones del suelo, el sustrato y la distancia al árbol parental. Adicionalmente, como una medida de un factor biótico que puede estar afectando el desarrollo de las plántulas, evalué la herbivoría en las plántulas. Luego describí las estructuras espaciales y las distribuciones de tamaños de las plántulas en los bancos y su cambio en periodos de tiempo de seis meses y un año, y finalmente evalué el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de castaño y las relacioné con las condiciones ambientales evaluadas.

METODOLOGÍA

UBICACIÓN DE LOS BANCOS DE PLÁNTULAS Y ESTABLECIMIENTO DE PARCELAS

Para caracterizar los bancos de plántulas, primero ubiqué los árboles de *S. micranthum* con presencia de plántulas bajo su copa. Para esto, evalué un área de 80ha y marqué todos los árboles de castaño. Escogí 16 árboles con sus respectivos bancos de plántulas.

En cada banco de plántulas establecí una parcela de 40m x 40m, con centro en el árbol parental, a las cuales me voy a referir como banco de plántulas. En algunas ocasiones la distancia entre los árboles parentales fue menor a 20m, por lo que sus parcelas se sobrelaparon. Cada parcela la dividí en subparcelas de 2.5m x 2.5m (Fig. 3), a las cuales me voy a referir como micrositos y sitios. Los primeros, definidos por la presencia de plántulas de castaño y los segundos por la ausencia de estas.

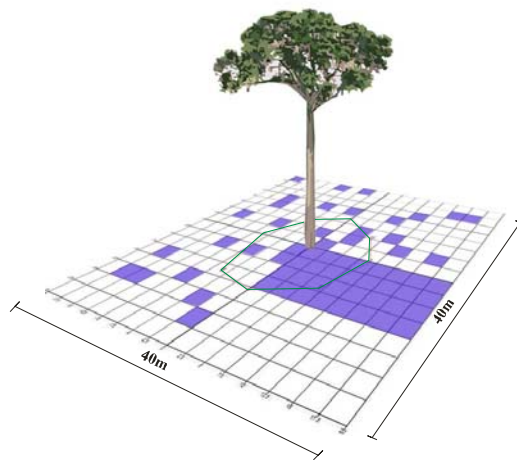


Figura 3. Diagrama de la parcela de estudio (40 x 40m) para un banco de plántulas. El polígono verde corresponde al área de proyección de la copa. Los cuadrados azules

corresponden a las subparcelas de 2.5 x 2.5 m y el bloque de cuadros azules consecutivos corresponde a la subparcela de 20 x 10m utilizada para análisis de distribución espacial.

CARACTERIZACIÓN DE LAS CONDICIONES EN LOS BANCOS DE PLÁNTULAS

Para caracterizar las condiciones en los bancos de plántulas medí las siguientes variables en cada parcela: tamaño del árbol parental, tamaño del banco, apertura de claros en dosel, la estructura de la vegetación, características del sustrato y pequeñas inundaciones.

Tamaño del árbol parental. _Caractericé los árboles parentales tomando medidas de la altura total, el DAP y el área de la copa. Para calcular esta última tome las coordenadas x,y del límite externo de las ramas de la copa, en las direcciones Norte, Noreste, Este, Sureste, Sur, Suroeste, Oeste, Noroeste, las cuales sirvieron como vértices para trazar un polígono al cual le calculé el área. En ningún caso se cruzaron las copas de dos árboles parentales.

Tamaño del banco de plántulas. _Para determinar el tamaño de cada banco conté todas las plántulas que encontré dentro de las parcelas de 40x 40m. Adicionalmente, delimité el área de cobertura de cada banco de acuerdo con la posición de todas las plántulas dentro de cada parcela. En los casos de los árboles parentales con parcelas sobrelapadas delimité el baco de acuerdo con las plántulas externas más cercanas a cada banco. Cada banco de plántulas se clasificó dentro de una de las siguientes categorías: 1) pequeño, correspondiente a los bancos con un número de plántulas entre 40 y 300 plántulas y ocupando un área entre 130 y 400m², 2) mediano, con un número de plántulas entre 300 y

550 y un área de cobertura entre 400 y 670m² y por último los bancos grandes, con 550-810 plántulas y un área de cobertura de 670-940m².

Apertura de claros en el dosel. _En el mapa de cada parcela registré la presencia de claros en el dosel y estimé el porcentaje de apertura del dosel.

Estructura de la vegetación. _Para describir la estructura horizontal de la vegetación utilicé el método de línea intercepto: dentro de cada parcela marqué tres transectos de 25m cada uno, con una cuerda extendida a 50cm del suelo, marcada con subdivisiones cada metro. Dentro de cada segmento conté todas las intercepciones o proyecciones de las plantas sobre la línea y registré la siguiente información: línea y número de segmento, distancia en la línea desde el punto de origen, distancia o espacio sobre la línea ocupada por la planta, altura y forma de vida de cada planta, según la siguiente clasificación: hierba rastrera, hierba de más de 50cm de alto, arbusto, arbolito (plantas mayores a 150cm de alto), liana, árbol y plántula, que incluyó las plántulas de todas las especies encontradas, incluyendo las de *S. micranthum*.

Para determinar la distribución vertical de la vegetación, utilicé el método de cobertura repetida, mediante el cual se puede obtener el biovolumen. Siguiendo este método puse una vara de 3m marcada cada 10cm, en 100 puntos escogidos al azar dentro de cada parcela, y contabilicé el número de contactos de la vegetación en cada segmento de la vara. Con los 100 puntos construí diagramas del porcentaje de puntos en cada segmento y así calculé el biovolumen en las parcelas.

Sustrato y pequeñas inundaciones. _Para determinar las características del sustrato dentro de los bancos de plántulas, escogí al azar 96 subparcelas dentro de cada uno, incluyendo sitios y micrositos, y en ellas registré la presencia o ausencia de mantillo, hojarasca y troncos caídos. Para determinar algunas condiciones hidricas de los bancos de plántulas, registré las pequeñas inundaciones periodicas en cada una de las subparcelas.

CARACTERIZACIÓN DE LAS CONDICIONES EN LOS MICROSITIOS DE LAS PLÁNTULAS

Para caracterizar las condiciones en los micrositos escogí las subparcelas con plántulas y en ellas medí las siguientes variables: cobertura del dosel, distancia a la copa y al tronco del árbol parental, inundaciones del suelo y presencia de hojarasca y/o mantillo. Adicionalmente medí estas mismas variables en los sitios sin plántulas para comparar las características de los micrositos con las de los demás sitios en los bancos de plántulas.

Cobertura del dosel. _Estimé el porcentaje de cobertura del dosel por medio de un densiómetro esférico de espejo cóncavo. En el centro de cada micrositos tomé medidas del porcentaje de cobertura del dosel en las direcciones norte, este, sur y oeste, con las cuales obtuve una medida promedio para estimar el porcentaje de la cobertura del dosel. Adicionalmente, anoté si estaba o no bajo un claro.

Distancia a la copa y al árbol parental. _Para cada microsito registré si estaba o no bajo el área de influencia de la copa del árbol parental y medí las distancias a este.

Condiciones hídricas del suelo de la parcela. _En cada micrositio registré si el suelo se inundaba o no con la ocurrencia de las lluvias.

Características del sustrato. _En cada micrositio registré la presencia o ausencia de mantillo (suelo mezclado con raíces y material orgánico en descomposición) y la presencia o ausencia de alguna capa de hojarasca. En el caso en que encontrara una capa de mantillo u hojarasca, medí su grosor. Adicionalmente registré la presencia de troncos caídos dentro del micrositio.

Herbivoría en las plántulas . _En cada plántula medida evalué la herbivoría, como una medida de las condiciones bióticas que pudieran estar influyendo en la supervivencia y/o el crecimiento de las plántulas.

Para evaluar la herbivoría, en cada plántula cuantifiqué visualmente el daño de cada hoja y establecí las siguientes categorías, de acuerdo con el área afectada:

0: Hojas sin herbivoría

1: Área afectada entre el 1 y el 25 %

2: Área afectada entre el 25% y el 50%

3: Área afectada entre el 50% y el 75%

4: Área afectada mayor al 75%

ESTRUCTURA DE LOS BANCOS DE PLÁNTULAS

Patrón de distribución espacial. _Para determinar el patrón de distribución espacial de las plántulas dentro de cada banco, utilicé dos métodos. El primero consistió en contar el

número de plántulas en unidades de muestreo continuas (subparcelas de 2.5 x 2.5m²) para obtener una medida general del patrón de distribución espacial de las plántulas dentro de cada parcela de 40x40m.

Para el segundo método utilicé subparcelas de 10m x 20m, trazadas desde el árbol parental hasta uno de los bordes exteriores de la parcela principal, en las cuales tomé las coordenadas x,y de todas las plántulas encontradas e hice el mapa de ubicación de estas. Este método me permitió determinar el patrón de distribución espacial de las plántulas en rangos de escalas menores al interior de cada banco.

Estructura de tamaños de las plántulas. _Para determinar la estructura de tamaños de las plántulas, marqué con una bandera todos los individuos encontrados en los mismos micrositios escogidos para la determinación de las condiciones. A cada plántula le tomé las siguientes medidas de tamaño: la altura total (desde la base hasta el meristemo superior activo), el diámetro (medido en la base del tallo) y el número de hojas. En la última medición escogí aleatoriamente seis plántulas de cada banco, (para un total de 96), las cuales desenterré con raíz para obtener su biomasa.

CRECIMIENTO DE LAS PLÁNTULAS

Para analizar el crecimiento de las plántulas dividí los 16 bancos de plántulas en dos grupos: el primero compuesto por seis bancos de plántulas establecidos entre agosto y septiembre de 2007, en los que hice tres mediciones cada seis meses, para un total de tiempo evaluado de un año. La primera medición fue en agosto-septiembre 2007, la segunda en febrero 2008 y la tercera en agosto 2008. El segundo grupo estuvo compuesto por 10 bancos de plántulas, en los que realicé dos mediciones: la primera en enero de

2008 y la segunda en Julio de 2008. Las variables para medir el crecimiento de las plántulas fueron altura y diámetro. Por la frecuencia de plántulas con el tallo partido, anoté cada vez que encontré esta característica en una plántula.

SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS

En las dos últimas mediciones conté el número de plántulas vivas y establecí porcentajes de supervivencia. Adicionalmente establecí las causas de mortalidad según las siguientes categorías: tallo podrido, tallo partido, tallo comido, tallo partido y podrido, tallo podrido y comido, tronco encima y, en las plántulas donde no pude determinar la causa, la anoté como sin causa aparente y en los casos en que no encontré la plántula la anoté como desaparecida.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Tamaño del banco de plántulas. Para analizar la relación entre las características de los árboles parentales y el número de plántulas y el área ocupada por los bancos realicé un análisis de correlación de Spearman.

Para analizar si el tamaño de los bancos de plántulas y la estructura de la vegetación fueron independientes realicé una prueba de independencia χ^2 entre las categorías de tamaño de bancos (pequeño, grande o mediano), y las categorías de formas de vida de la vegetación para la estructura horizontal y otra entre las mismas categorías de tamaño de los bancos y categorías de alturas de biovolumen establecidas así: 0-50cm, 60-100cm, 110-150cm, 160-200cm, 210-250cm, 260-300cm.

También analicé la dependencia entre el tamaño de los bancos de plántulas y las otras variables para describir las condiciones de los bancos, utilizando las frecuencias de

micrositios dentro de cada banco de plántulas con alguna de las variables descritas (mantillo, hojarasca, troncos caídos, inundados y bajo claros). Para esto también utilicé la prueba de independencia χ^2 . Estos análisis los realicé con el programa Statsoft, STATISTICA 7.

Condiciones ambientales en los bancos. Para verificar las diferencias en las distribuciones de las frecuencias relativas de las formas de vida, entre los bancos de plántulas, realicé un análisis de Kruskal-Wallis.

Para decidir el modelo de ordenación más apropiado para explorar las condiciones ambientales en los bancos de plántulas, realicé un análisis exploratorio por medio de un análisis de correspondencias sin tendencias (DCA), en el que la longitud del gradiente fue 3.28. Esto indicó que la mejor opción era realizar un análisis unimodal, por lo que realicé un análisis de correspondencias (CA) (Leps & Smilauer 2003).

La matriz para el análisis de correspondencias (CA) incluyó los 16 bancos de plántulas en las filas y en 18 columnas las variables de las condiciones de los bancos distribuidas así: seis columnas correspondientes al biovolumen en las alturas 50, 100, 150, 200, 250 y 300cm, siete columnas correspondientes a las frecuencias de las formas de vida: plántula, hierba 1 y 2, arbusto, arbolito, árbol y liana, y las cinco columnas restantes correspondientes a las frecuencias, dentro de cada banco de plántulas, de los sitios y micrositios con mantillo, hojarasca, suelo desnudo, inundadas y bajo claros,. Estos análisis los realicé con el programa CANOCO 4.5 (ter Braak y Smilauer 2002).

Condiciones en los micrositios de plántulas. Para decidir el modelo de ordenación más apropiado para explorar las condiciones ambientales en los micrositios, realicé un análisis

exploratorio por medio de un análisis de correspondencias sin tendencias (DCA), en el que la longitud del gradiente fue 1.48. Esto indicó que la mejor opción era realizar un análisis lineal, por lo que realicé un análisis de componentes principales (PCA) (Leps & Smilauer 2003).

La matriz para el análisis de componentes principales (PCA) se compuso por los micrositios de todos los bancos de plántulas en las filas y en las columnas los valores de las variables de cada micrositio: grosor de la capa de mantillo, grosor de la capa de hojarasca, cobertura del dosel, distancia al tronco y distancia a la copa del árbol parental. Realicé estos análisis con el programa CANOCO 4.5 (ter Braak y Smilauer 2002)

Relación de las condiciones en los micrositios con el número de plántulas. Para determinar si existía alguna relación entre las condiciones de los micrositios con el número de plántulas, calculé el coeficiente de correlación de Spearman con los tres componentes resultados del análisis de componentes principales realizado para describir las condiciones.

Para comparar las condiciones de los micrositios con las condiciones de los sitios sin plántulas construí una tabla de contingencia para cada condición de las subparcelas, contrastando el número de estas con plántulas (micrositios) con el número de subparcelas sin plántulas (sitios). Las condiciones de las subparcelas fueron: con mantillo, con hojarasca, con troncos caídos, con suelo inundable, bajo claros o bajo la copa del árbol parental.

Herbivoría. Con las categorías de área afectada de las hojas calculé un índice de herbivoría (IH) para cada plántula, mediante la ecuación:

$$IH = \sum (n_i * i) / N$$

Donde, n_i es la frecuencia de hojas por categoría, i es la categoría de daño y N es el total de hojas por plántula (Dominguez & Dirzo 1995).

Para analizar las diferencias en la distribución del índice de herbivoría de las plántulas en todos los bancos, realicé una prueba de contraste para k muestras independientes Kruskal-Wallis.

Relación de la herbivoría en las plántulas con las condiciones de los micrositios. Para evaluar la relación entre el índice de herbivoría de las plántulas con las condiciones de los micrositios (el grosor de la capa de mantillo, de hojarasca, con la cobertura del dosel y la distancia del micrositio al árbol parental), calculé coeficientes de correlación de Spearman. Realicé estos análisis con los programas Statsoft, STATISTICA 7 y SPSS 17.0

Estructura espacial de las plántulas. Para determinar la estructura espacial de las plántulas a la escala de las parcelas principales, realicé un análisis basado en el uso de índices de distancia llamado SADIE (Spatial Analysis by Distance Indices), que permite determinar el patrón espacial de una determinada variable en el área de estudio, mediante el cálculo de un índice de agrupación, I_a , donde el patrón espacial es agregado cuando $I_a > 1$, aleatorio si $I_a = 1$ y regular si $I_a < 1$. Este método también permite detectar los agregados locales de esta variable mediante los índices de agrupación local (v) de cada

unidad de muestreo, donde los valores de v mayores que 1,5 o menores de -1.5 indican la presencia local de una mancha o de un claro respectivamente, mientras que los cercanos a uno indican aleatoriedad en esa unidad de muestreo (Perry 1995, Perry 1998, Perry 1999, Perry & Dixon 2002). Para los bancos que se traslaparon, realicé un solo análisis de estructura espacial, ya que las parcelas de 40 x 40m se intersectaban unas con otras.

Para obtener una representación gráfica de la distribución espacial de las plántulas en cada parcela, utilicé los valores de los índices de agrupación local (v), mediante interpolación con el programa SURFER 8.0

Realicé los análisis espaciales usando el programa SADIE desarrollado por Perry (2001) y colaboradores en la Estación Experimental de Rothamsted (Harpenden, Reino Unido), y que está disponible de manera gratuita en la dirección URL: <http://www.rothamsted.ac.uk/pie/sadie/>.

Para analizar la estructura espacial de las plántulas al interior de los bancos, utilicé los datos de las plántulas mapeadas para correr un análisis espacial de segundo orden basado en la función de densidad de vecindario (Neighbourhood Density Function, NDF), el cual permite hacer inferencias sobre el patrón espacial de los puntos en diferentes escalas determinadas por distancias específicas, correspondientes al radio de los círculos usados para el análisis, centrados en los puntos del mapa. Escogí este método porque al ser un test no acumulativo permite identificar y diferenciar las escalas a las cuales existe agrupamiento (Perry 2004, Perry *et al.* 2006). Con este método determiné los patrones de distribución espacial de las plántulas a escalas intermedias entre la escala del banco de plántulas y de los micrositos, incluyendo estos mismos. Para estos análisis usé la aplicación para Excel SpPack desarrollada por George Perry, profesor del King's

College London (Londres, UK) disponible de manera gratuita mediante solicitud vía correo electrónico al autor.

Estructura de tamaños de las plántulas. Para determinar la variable que mejor describía el tamaño de las plántulas con relación a su biomasa, realicé un análisis de correlación entre las variables: biomasa, diámetro, altura y número de hojas.

Para analizar las diferencias entre las distribuciones de tamaño de las plántulas en los bancos, realicé análisis de contraste de homogeneidad para las variables de altura, el diámetro y el número de hojas para todos los bancos de plántulas, mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

Cambio en el tiempo de la estructura de tamaños de las plántulas. Para evaluar el cambio en el tiempo de la estructura de tamaños de las plántulas, analicé primero el cambio de todas las plántulas de enero a agosto del 2008 y aparte, el cambio de la estructura de tamaños de las plántulas con tres mediciones correspondientes a las realizadas en los seis primeros bancos en los meses de agosto de 2007, enero de 2008 y agosto de 2008. Para verificar las diferencias entre las distribuciones de tamaño de estas mediciones usé, para el primer caso, la prueba de Wilcoxon para dos muestras dependientes y para el segundo caso, el test de contraste de homogeneidad para k muestras relacionadas Anova de Friedman.

Relación de la estructura de tamaños de las plántulas con su estructura espacial. Para analizar la estructura espacial de los tamaños de las plántulas, realicé

análisis bivariados de asociación mediante la función de densidad de vecindario (Neighbourhood Density Function, NDF). Para cada análisis establecí dos categorías en cada variable de tamaño, de acuerdo con el promedio de las medidas, así: las categorías para la variable altura fueron: pequeñas o menores de 40cm y grandes o mayores de 40cm; para la variable diámetro fueron: menores de 0.8cm y mayores de 0.8; para la variable número de hojas fueron: con menos de cuatro hojas y con más de cuatro hojas. Estos análisis los realicé mediante la aplicación SpPack, para Excel.

Crecimiento de las plántulas. Con los datos de las tres mediciones, determiné el crecimiento absoluto de las plántulas, según la altura y el diámetro. En el caso del crecimiento en altura, excluí del análisis las medidas de las plántulas a las que se les partió el tallo, para evitar que el crecimiento resultara negativo (Metz *et al.* 2008). El crecimiento absoluto en altura y diámetro lo cuantifiqué mediante la siguiente ecuación:

$$CA = (g_2 - g_1)$$

Donde, g_1 y g_2 corresponden a la variable de tamaño medidas en el tiempo 1 y en el tiempo 2.

Para el grupo de los seis bancos de plántulas del primer muestreo, determiné el crecimiento anual y el crecimiento semestral en los dos periodos de mediciones. Para analizar las diferencias en el crecimiento de las plántulas entre estos dos periodos, utilicé la prueba de Wilcoxon para dos muestras dependientes.

Para analizar las diferencias en el crecimiento de las plántulas en todos los bancos, realicé una prueba de contraste para k muestras independientes Kruskal-Wallis

para los datos de crecimiento de las plántulas de los 16 bancos en el segundo periodo evaluado (enero 2008- agosto 2008).

Relación del crecimiento de las plántulas con las condiciones de los bancos. _Para evaluar la relación entre el crecimiento de las plántulas y las condiciones de los bancos, separé las plántulas en cuatro grupos establecidos de acuerdo con los resultados del análisis de correspondencias canónicas. Así, el grupo uno conformado por las plántulas de los bancos con mayor frecuencia de micrositios con hojarasca y mantillo, el segundo compuesto por las plántulas de los bancos asociados con mayores frecuencias de hierbas con más de 50cm de altura y con biovolumen entre las alturas 50 y 100cm, el tercero por las plántulas de los bancos con mayores frecuencias de los estratos de vegetación más bajos: hierbas rastreras, plántulas y biovolumen a alturas menores a 50cm, y el cuarto y último grupo incluyó las plántulas de los bancos con mayor frecuencia de micrositios con suelo desnudo. Para cada par posible entre estos grupos (en total seis pares de grupos), evalué si hubo diferencias significativas en las distribuciones del crecimiento de las plántulas mediante análisis de contraste de homogeneidad U de Mann-Whitney.

Relación del crecimiento de las plántulas con las condiciones en los micrositios. _Para evaluar la relación entre el crecimiento en altura y en diámetro de las plántulas con las condiciones en los micrositios (el grosor de la capa de mantillo, de hojarasca, la cobertura del dosel, la distancia del micrositio al árbol parental, el número de plántulas y la herbivoría), calculé coeficientes de correlación de Spearman.

Supervivencia. Para analizar las diferencias en la supervivencia de las plántulas del primer y segundo periodo del estudio, realicé una prueba de Wilcoxon para dos muestras dependientes, con los datos de supervivencia de las plántulas de los seis bancos evaluados en dos periodos.

Relación de la supervivencia de las plántulas con las condiciones en los micrositios. Para evaluar la relación entre la supervivencia de las plántulas con las condiciones de los micrositios (el grosor de la capa de mantillo, de hojarasca, la cobertura del dosel, la distancia del micrositio al árbol parental, el número de plántulas y la herbivoría), calculé coeficientes de correlación de Spearman. También realicé pruebas de independencia mediante el estadístico X^2 para evaluar la relación entre la supervivencia y la herbivoría.

Para evaluar la independencia entre las condiciones de los micrositios con la supervivencia, construí tablas de contingencia con el número de micrositios dentro de cada condición: con mantillo, con hojarasca, con troncos caídos, con suelo inundable o bajo claros, contrastándolas con el número de plántulas vivas y muertas al final de la medición. Analicé estas tablas mediante el estadístico X^2 .

Para determinar si existe independencia entre las causas de mortalidad de las plántulas y las variables de las condiciones de los micrositios (Presencia-ausencia de hojarasca, mantillo, claros, troncos caídos suelo inundable y debajo de la copa del árbol parental), realicé pruebas de independencia mediante el estadístico X^2 .

RESULTADOS

CONDICIONES EN LOS BANCOS DE PLÁNTULAS

Árboles parentales. _En total medí 16 árboles parentales, cuya altura varió entre 20m y 32m (media 24.25 +/- 3.21), el DAP varió entre 40 y 103cm (media 65.83 +/- 18.36) y el área de la copa entre 46.250 y 278.370 m² (media 109.536 +/- 79.85).

Tamaño de los bancos de plántulas. _El número de plántulas en los bancos varió entre 43 y 805 (media 330 +/- 225), y el área ocupada por los bancos de plántulas varió entre 132 m² y 916m² (media 477.6 +/- 230.3). De acuerdo con los rangos de tamaños de los bancos, establecidos de acuerdo con el número de plántulas y el área de éstos, el 37.5% se clasificó en la categoría pequeño, el 37.5% en la categoría mediano y el 25% estuvo en la categoría grande (Tabla 1).

Tabla 1. Proporción de los tamaños de los bancos de plántulas de acuerdo con el área ocupada y el número de plántulas.

<i>Categoría de tamaño del banco</i>	<i>Número de plántulas</i>	<i>Área de cobertura (m²)</i>	<i>Proporción (%)</i>
Pequeño	40-300	130-400	37.5
Mediano	300-550	400-670	37.5
Grande	550-810	670-940	25
TOTAL			100

Apertura del dosel. _Una gran parte de los bancos de plántulas (81.3%) presentó algún área debajo de claros en el dosel. El área de cobertura de estos, sobre los bancos varió desde 0m² (en 3 bancos) hasta 206m². El promedio del área de claros fue de 79.3 +/- 69.9m².

Estructura horizontal de la vegetación en los bancos. La distribución de frecuencias de las formas de vida dentro de los bancos de plántulas no fue significativamente diferente para los bancos de plántulas (Kruskall Wallis $H_{(15, N=112)}=2.57, P=0.99$).

Las formas de vida más frecuentes en los bancos de plántulas componen los estratos bajos del bosque, es decir, hierba rastrera (hierba1), hierba de altura mayor a 50cm (hierba2) y plántula. Dentro de estas, la categoría plántula presentó la mayor frecuencia, seguida por las dos categorías de hierbas. Las frecuencias relativas de arbustos, arbolitos y lianas fueron bajas en todos los bancos comparada con las otras formas de vida, y las frecuencias de árboles fueron las más bajas en todos los bancos de plántulas (Fig. 4).

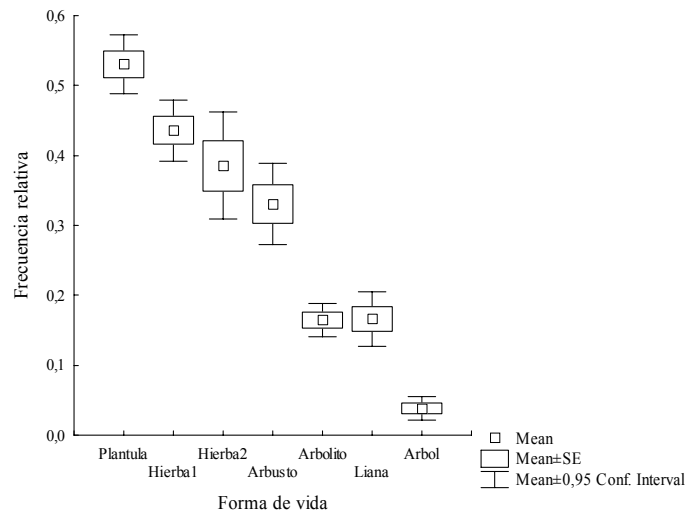


Figura 4. Box plot de la frecuencia relativa de las formas de vida de la vegetación en los 16 bancos de plántulas (Hierba 1 corresponde a hierba rastrera y hierba 2 corresponde a hierba de mas de 30cm de alto).

Estructura vertical de la vegetación. En general, las estructuras verticales de los bancos de plántulas presentaron características comunes como: el biovolumen de la vegetación fue menor a 20% en todas las alturas hasta los 3m. Todos los bancos de

plántulas se caracterizaron por tener el mayor biovolumen (entre 10-20% y algunos 25%) entre las alturas 0 y 50cm. El biovolumen también disminuyó después de los 50cm y en la mayoría de bancos aumentó al llegar a una altura de 3m. Adicionalmente en el 60 % de los bancos el biovolumen fue bajo (menor a 10% en todas las alturas) y variable entre los 50cm y 3m (Fig. 5).

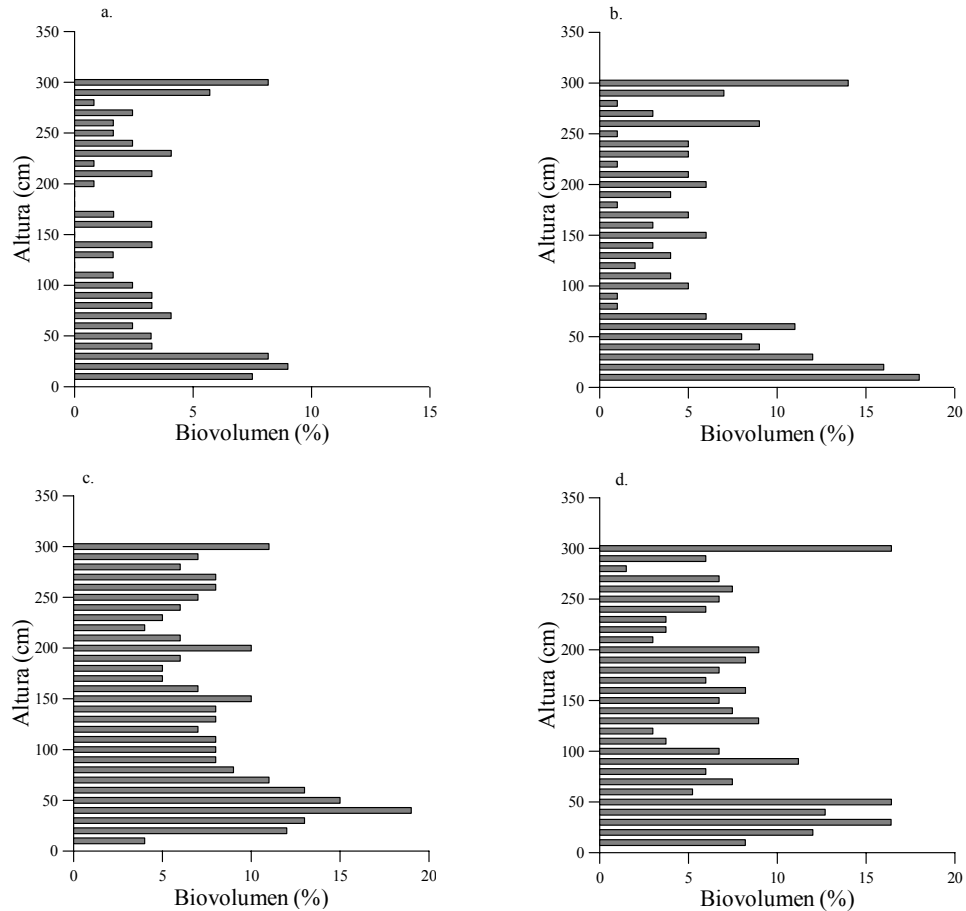


Figura 5. Distribución vertical (o biovolumen) de la vegetación hasta 3m, en los bancos de plántulas; a y b son ejemplos de valores bajos y de la variación del biovolumen entre las alturas 50 y 280cm, c y d corresponden a ejemplos del biovolumen en bancos donde la variación a lo largo de los 3 metros de altura no es tan marcada.

Sustrato y pequeñas inundaciones. Las condiciones de los sitios (sustrato, inundaciones, apertura de claros) mostraron diferencias en la mayoría de los bancos de

plántulas. Todos los bancos de plántulas mostraron sitios con mantillo y hojarasca, sin embargo, las frecuencias con estas condiciones variaron entre 0.20 y 0.71. En el 75% de los bancos de plántulas se encontraron sitios con suelos inundables, y en el 68% se encontraron subparcelas bajo claros. Dos bancos de plántulas (seis y siete) presentaron las menores frecuencias de subparcelas con hojarasca y las mayores frecuencias con suelo desnudo. Sólo en un banco de plántulas todos los sitios presentaron suelo cubierto por hojarasca, mantillo o troncos caídos, y en el 25% no se encontraron troncos caídos (Fig. 6).

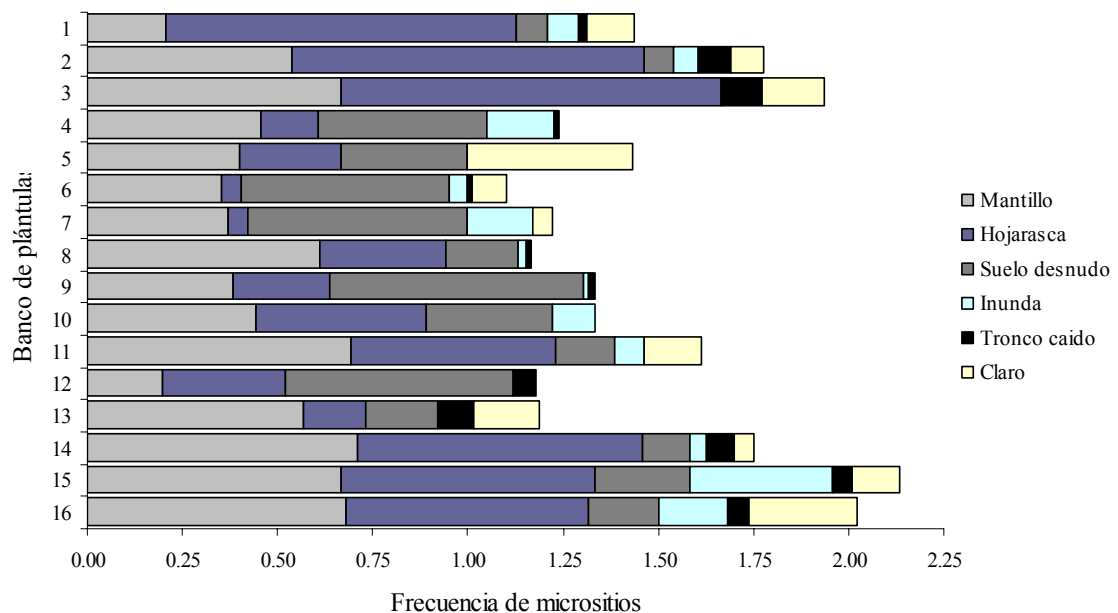


Figura 6. Frecuencia relativa de subparcelas (sitios+micositios) con las variables descriptoras de las condiciones ambientales.

Con respecto al análisis de correspondencias encontré que de acuerdo con los dos primeros ejes, que juntos explican una varianza de 58.3%, en el diagrama de ordenación se distinguieron cuatro grupos de bancos de plántulas de acuerdo con las formas de vida, el biovolumen y el sustrato. El primer grupo se relacionó con el sustrato (presencia de

hojarasca y mantillo) y se compuso por cinco bancos de plántulas, el segundo con los estratos bajos de la vegetación (biovolumen en alturas menores a 50cm, frecuencia de las hierbas rastreras y de las plántulas) y se compuso por cinco bancos, el tercerlo incluyó tres bancos relacionados con el suelo desnudo y por último, el cuarto grupo se relacionó con los estratos de la vegetación mayor a 50cm de altura (frecuencia de las hierbas mayores de 50cm de alto y con el biovolumen a alturas entre 50 y 100cm) y se compuso por tres bancos de plántulas (Fig 7).

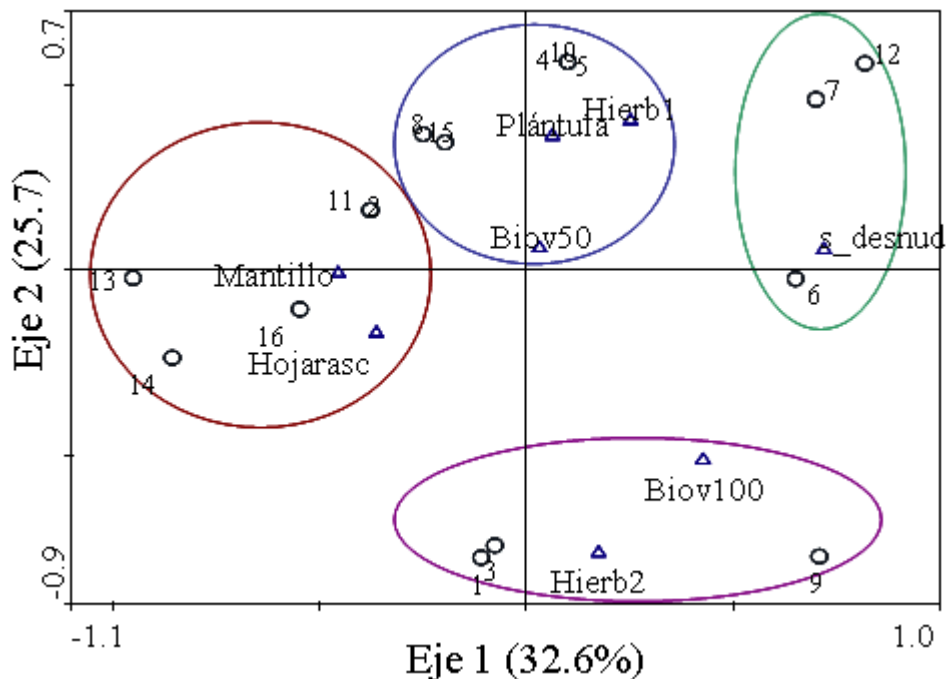


Figura 7. Diagrama del análisis de correspondencias para los bancos de plántulas de acuerdo con las condiciones ambientales. Los números corresponden a los bancos de plántulas.

El diagrama del análisis de correspondencia excluye algunas variables como la apertura de claros y la frecuencia de formas de vida como árbol, arbusto y liana, porque no resultaron significativos.

Relación del tamaño de los bancos de plántulas con las condiciones. Las variables de los árboles parentales, en su mayoría presentaron correlaciones significativas con el número de plántulas y el área de los bancos. La mayor correlación fue entre el DAP y el número de plántulas, seguida por la correlación entre el DAP y el área del banco. La altura del árbol parental no presentó relación significativa con el número de plántulas, ni con el área ocupada por el banco de plántulas, al igual que no presentó relación con las otras variables de los árboles parentales. Por otra parte se encontró una alta correlación significativa entre las variables del tamaño de los bancos: número de plántulas y área ocupada por los bancos (Tabla 2).

Tabla 2. Índices de correlación de Spearman entre las variables de los árboles parentales con el número de plántulas. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

	<i>DAP</i>	<i>Altura</i>	<i>No. plántulas</i>	<i>Área de copa</i>	<i>Área del banco</i>
DAP	1.000				
Altura	0.478	1.000			
No. de plántulas	0.762**	0.192	1.000		
Área de copa	0.603*	0.407	0.641**	1.000	
Área del banco	0.724**	0.0403	0.885**	0.521*	1.000

El tamaño de los bancos de plántulas fue independiente de las condiciones de los bancos de plántulas, esto es, fue independiente de la estructura horizontal de la vegetación ($\chi^2 = 1.08$, $p = 0.99$), de la estructura vertical de la vegetación ($\chi^2 = 5.50$, $p = 0.85$) y de la apertura de claros ($\chi^2 = 9.14$, $p = 0.33$).

CONDICIONES DE LOS MICROSITIOS

Según las condiciones evaluadas en todos los micrositos, se encontró una heterogeneidad entre ellos. La capa de mantillo varió entre 0 y 15cm, con un promedio de

3.09 +/- 2.52cm, la capa de hojarasca varió entre 0 y 10cm con un promedio de 2.11 +/- 1.66cm y la cobertura del dosel varió entre 0%, correspondiente a los micrositios ubicados justo en los claros del dosel, hasta 100%, correspondiente a los ubicadas bajo un dosel completamente cerrado. El promedio de la cobertura de dosel sobre los micrositios fue de 64.5 +/- 19.4. La distancia de los micrositios al tronco del árbol parental varió entre 0m (ubicados en el centro de la parcela) y 28m (ubicados en los extremos de las parcelas) (Fig. 8).

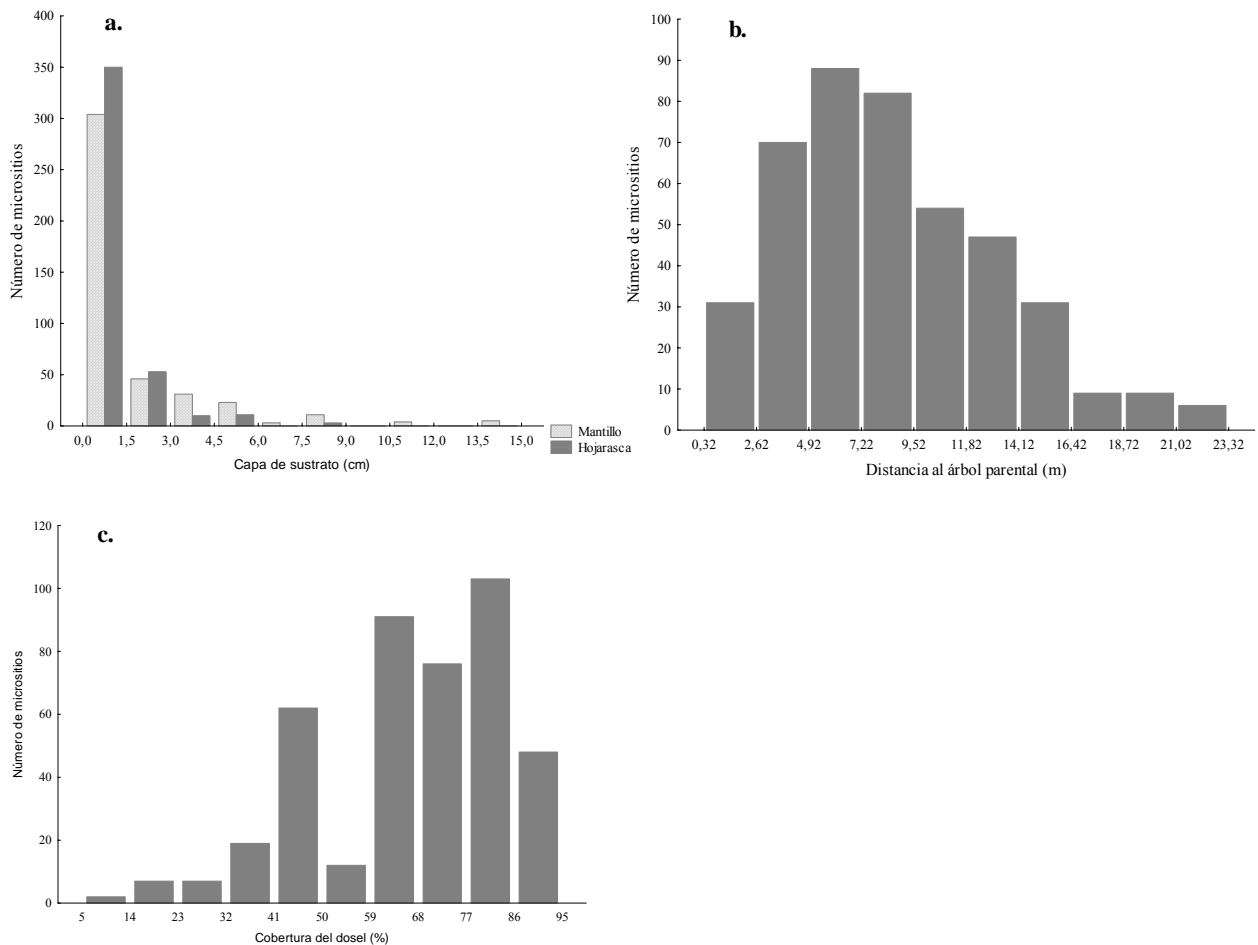


Figura 8. Distribución de frecuencias de los micrositios de acuerdo con a) grosor de la capa de hojarasca y mantillo, b) Distancia al árbol parental y c) cobertura del dosel.

De acuerdo con estas características los micrositios más frecuentes presentaron capas de hojarasca y mantillo entre 0 y 1.5 cm, la distancia al árbol parental más frecuente fue entre 2.6 y 9.5 m, y la cobertura del dosel mayor a 50% (Fig. 8). Los micrositios con capas de mantillo y hojarasca mayores de 6cm fueron muy pocos, al igual que los micrositios con coberturas de dosel menores a 40%, es decir bajo claros.

El análisis de componentes principales de las condiciones de los micrositios dió como resultado tres factores principales que explicaron el 80.43% de la varianza en las condiciones ambientales en los micrositios (Tabla 3). El primer componente estuvo correlacionado negativamente con la distancia a la copa del árbol parental y la distancia al tronco del árbol parental. El segundo componente presentó una correlación positiva con las características del sustrato, es decir, con el grosor de la capa de mantillo y la capa de hojarasca. El tercer componente se correlacionó positivamente con la cobertura del dosel. La distancia al árbol parental y la cobertura del dosel presentaron los mayores valores de correlación con los componentes del análisis (Fig. 9).

Tabla 3. Componentes principales de las condiciones de los micrositios

	<i>AUTOVALORES</i>	<i>% VARIANZA ACUMULADA</i>
COMPONENTE 1	1.88	37.61
COMPONENTE 2	1.14	60.41
COMPONENTE 3	1.00	80.43

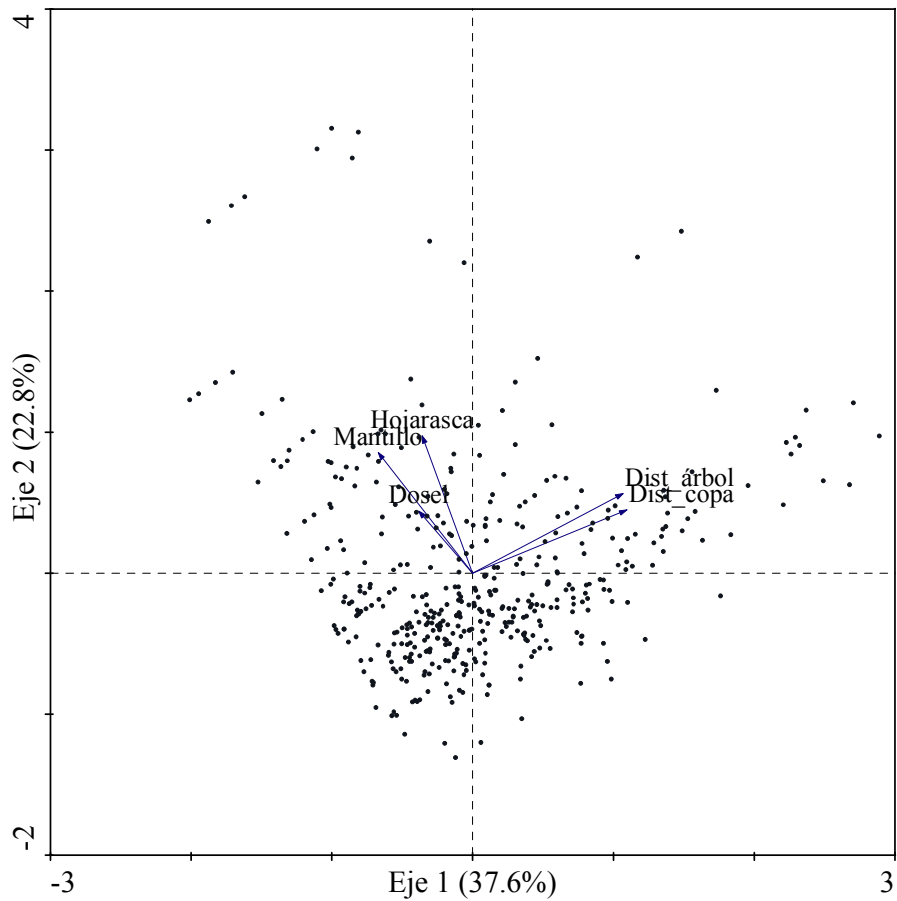


Figura 9. Componentes principales para las condiciones de los micrositos

Relación de las condiciones en los micrositos con el número de plántulas. El número de plántulas presentó una correlación positiva significativa con el factor uno que corresponde a la distancia al árbol parental, y una correlación negativa con el factor dos, que corresponde al sustrato (capa de mantillo y capa de hojarasca). Por el contrario, no presentó una correlación significativa con el factor tres, correspondiente al dosel de los micrositos (Tabla 4).

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Spearman entre los factores del análisis de componentes principales de las condiciones de los micrositios de plántulas y el número de plántulas. * $p < 0.05$
 ** $p < 0.01$

<i>Factor</i>	<i>No. Plántulas</i>
COMPONENTE 1	0.434**
COMPONENTE 2	-252**
COMPONENTE 3	0.061

Comparación de las condiciones de los sitios y los micrositios. El contraste de independencia entre las condiciones de los sitios mostró una relación entre la presencia de plántulas y la inundación del suelo, la existencia de claros en el dosel y la ubicación de los sitios con respecto al árbol parental, y no se relacionó con la existencia de mantillo, hojarasca o de troncos caídos (Tabla 5). Esto también se observó en las gráficas de distribución de las condiciones de los micrositios y de los sitios sin plántulas., en las que se observó que el porcentaje de micrositios con inundaciones periódicas y bajo claros, fue más bajo que en los sitios. Por el contrario el porcentaje de micrositios bajo la copa de los árboles parentales fue mayor que el de los sitios. En cuanto al porcentaje de micrositios con capa de mantillo y sustrato, fue similar al de los sitios (Fig. 10). En estas gráficas se observó que las relaciones de la presencia de plántulas con las inundaciones y los claros es negativa y con los árboles parentales es positiva.

Tabla 5. Contraste de independencia de las variables de condiciones de los microsítios con la presencia-ausencia de plántulas en los microsítios. * p<0.5, ** p<0.01, *** p<0.001

<i>CONDICIÓN</i>	<i>Presencia de plántulas</i>
	χ^2
Mantillo	1.47
Hojarasca	0.71
Suelo inundable	18.11***
Troncos caídos	0.08
Claros	16.07***
Bajo copa	199.64***

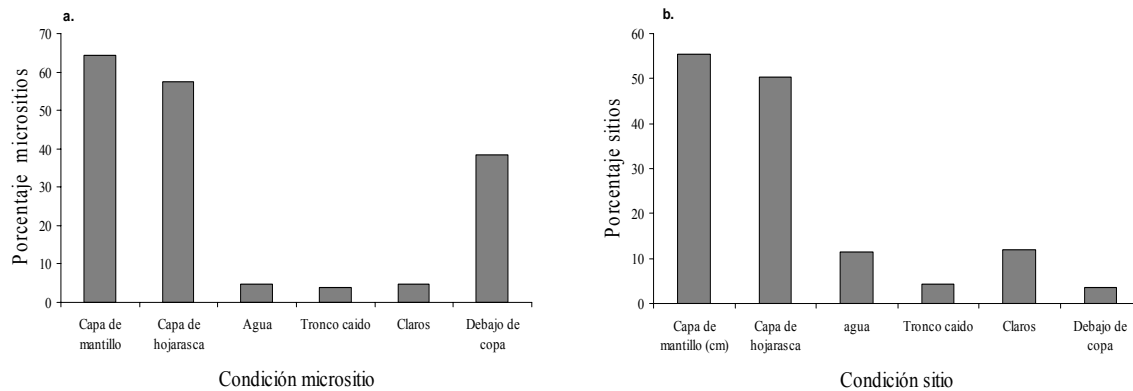


Figura 10. Porcentaje de los microsítios (a) y los sitios (b) con las condiciones evaluadas.

Herbivoría en las plántulas. Las plántulas presentaron marcadas evidencias de herbivoría, la cual principalmente fue por gusanos (Fig. 11). El índice de herbivoría en las plántulas varió entre 0 y 4.75. Los promedios de los índices de herbivoría en las plántulas de todos los bancos fueron bajos, menores a 1.5 en una escala de intensidad de 0-5. Los promedios de índice de herbivoría de la mayoría de los bancos de plántulas (87%) fueron menores a 1.5 y mayores a 1, variando entre 0.77 y 1.32. Los índices de

herbivoría presentaron diferencias para todos los bancos de plántulas (Kruskal-Wallis $H_{(15, N=3911)}= 139.6, p=0.00$) (Fig 12).

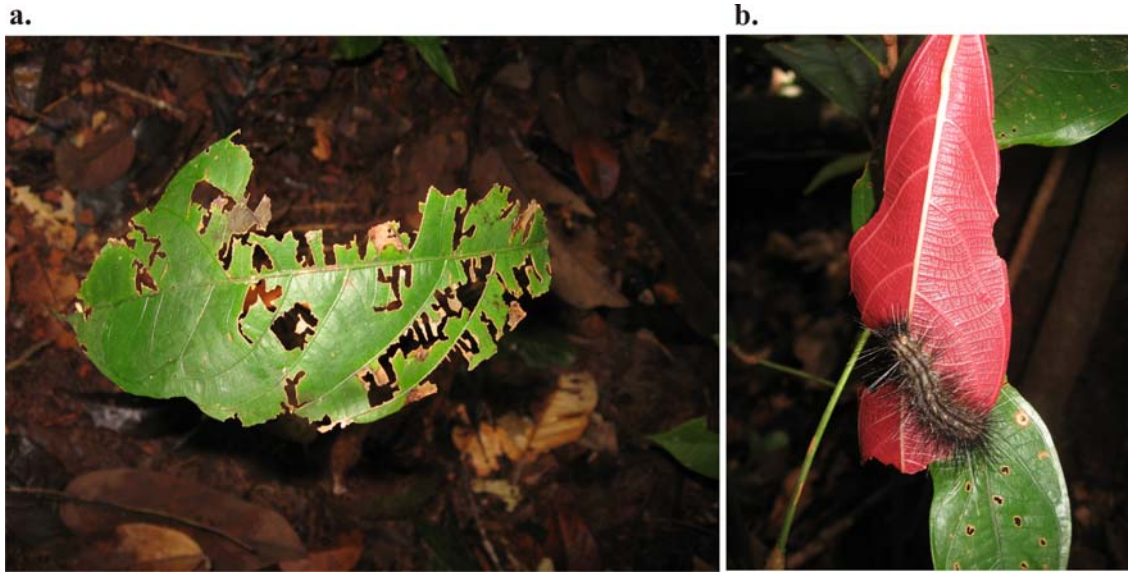


Figura 11. Herbivoría en las plántulas de castaño. a. Una hoja con herbivoría. b. Una hoja joven con un herbívoro.

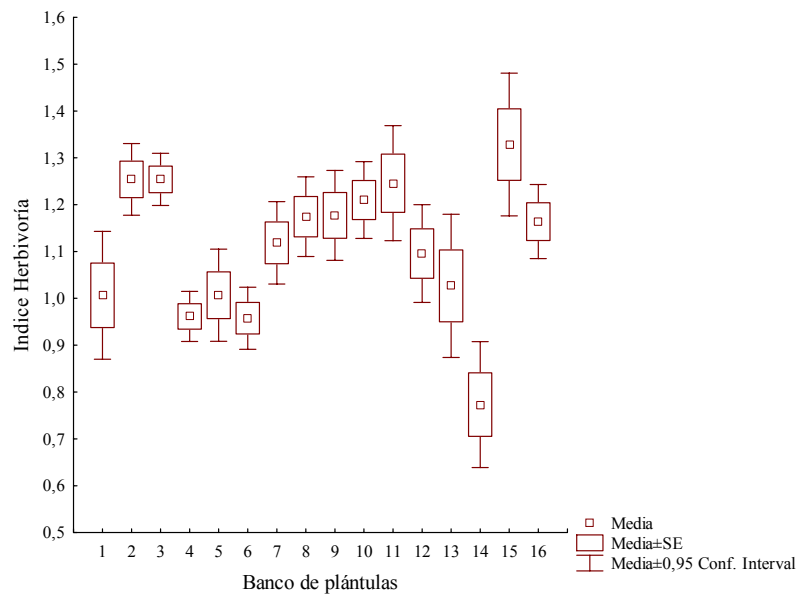


Figura 12. Promedios del índice de herbivoría para las plántulas dentro de cada banco.

Relación de la herbivoría en las plántulas con las condiciones en los micrositios. El índice de herbivoría mostró una correlación positiva y significativa con el número de plántulas en los micrositios, y mostró correlaciones negativas con la distancia al árbol parental y con la cobertura del dosel, sin embargo, estas relaciones fueron bajas. Por el contrario, no mostró relaciones significativas con la capa de mantillo ni de hojarasca (Tabla 6).

Tabla 6. Índices de correlación de Spearman entre las variables de los micrositios y la herbivoría en las plántulas. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

	<i>Herbivoría</i>
Mantillo	0.05
Hojarasca	0.145**
Cobertura del dosel	-0.14**
Distancia al parental	-0.18**
Número de plántulas	0.16**

ESTRUCTURA DE LOS BANCOS DE PLÁNTULAS

Estructura espacial de las plántulas. Las plántulas a escala de las parcelas, presentaron índices de agregación mayores que uno, indicando patrones de distribución espacial agregados en todos los bancos de plántulas. El índice de agregación fue mayor en los bancos con mayor número de plántulas (Tabla 7).

Tabla 7. Número de plántulas e índices de agregación de las plántulas en cada banco. Para cada grupo de bancos 4-7, 8-9, 10-11 (parcelas sobrelapadas), se presenta el total de plántulas de todos los bancos y un solo índice de agregación. * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$

<i>Banco</i>	<i>Número de plántulas</i>	<i>Índice de agregación: I_a</i>
1	235	2.068***
2	549	2.444***
3	625	2.327***
4-7	1001	2.89***
8, 9	594	2.018***
10, 11	519	2.693***
12	214	1.86***
13	43	1.358*
14	52	1.744***
15	69	1.712***
16	608	2.020***

En cuanto a los índices de agregación local para todas las zonas de las parcelas de estudio, se encontró que en todos los bancos de plántulas la mayor agregación se presentó en las cercanías de los árboles parentales, especialmente bajo la influencia de las copas de los árboles parentales o muy cercanas a ellas, esto por los índices de agregación locales que variaron entre 1 y 8 en los lugares de mayor agregación (Fig. 13).

Por el contrario, en las zonas más externas de las parcelas de estudio, las más alejadas del área de la copa del árbol parental, los índices fueron menores a 1, alcanzando valores hasta de -9, lo cual indicaría que en estas zonas se encontraron distribuciones espaciales aleatorias (valores entre -1 y 1) y patrones regulares (valores menores a 1). En la mayoría de casos no se encontraron plántulas en estas zonas (Fig. 13).

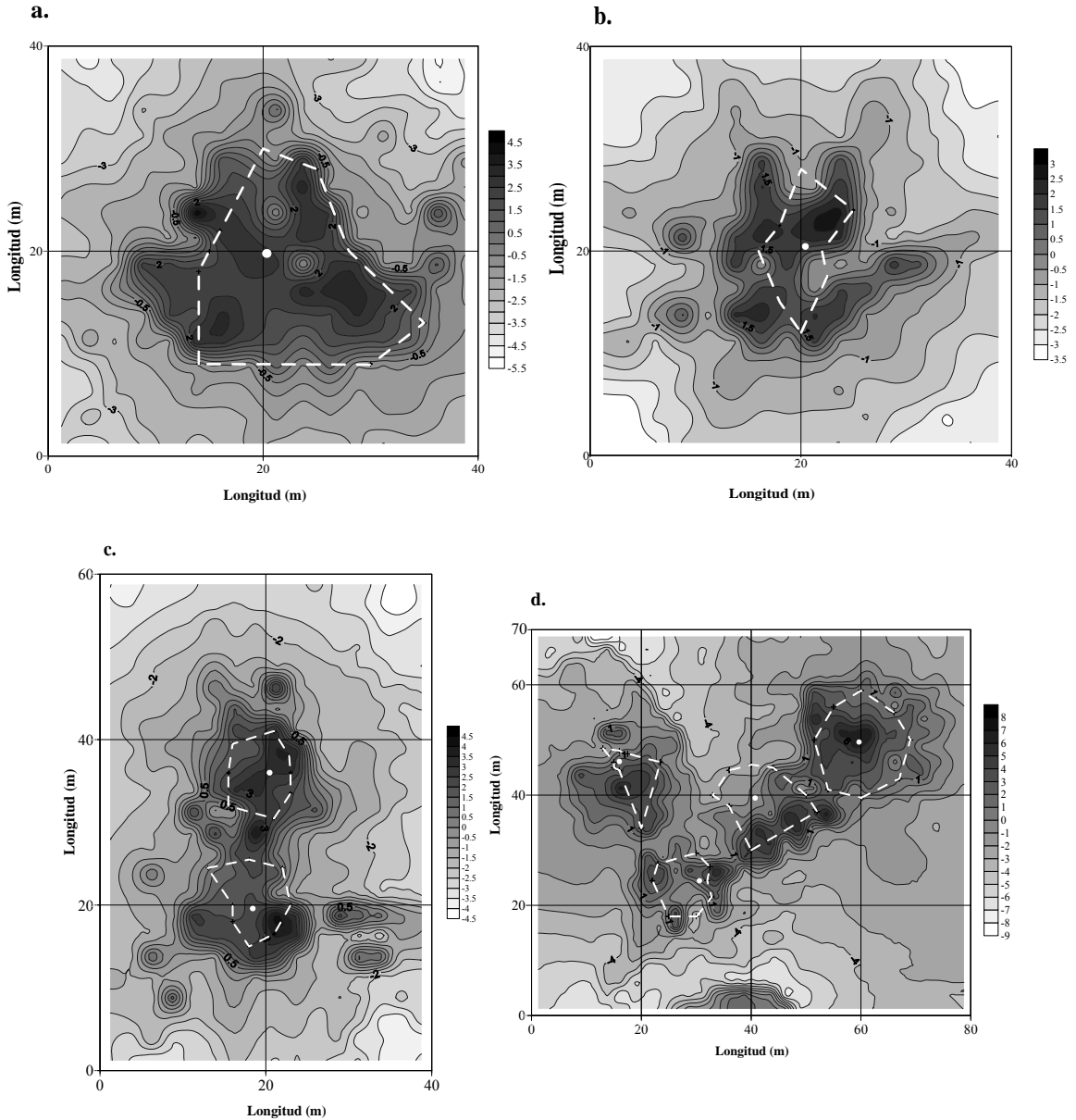


Figura 13. Representación de los índices de agregación locales para cuatro parcelas de muestreo de los bancos de plántulas. La gráfica a. corresponde a un banco de plántulas grande; la gráfica b. corresponde a un banco de plántulas pequeño; la gráfica c. corresponde a las parcelas traslapadas de dos bancos de plántulas y la gráfica d. corresponde a las parcelas traslapadas de cuatro bancos de plántulas. Las áreas delimitadas por la línea punteada blanca, corresponden a las áreas de la copa de los parentales. Los círculos blancos corresponden al tronco de los árboles parentales.

En las escalas menores (distancias de análisis entre 1 y 5m), analizadas con la función de densidad de vecindario (NDF), el patrón más frecuente encontrado fue el agregado en alguna distancia del análisis. En el 94% de los bancos las plántulas se presentó una distribución espacial agregada a alguna distancia del análisis y el 6% de los bancos presentó una distribución espacial de las plántulas aleatoria. Entre los bancos de plántulas con distribuciones agregadas, el 60% presentaron distribución espacial agregada en todas las distancias, desde 1m hasta 5m. El 26.6% evidenciaron una distribución espacial agrupada a distancias menores a 4m y el 6.6% presentó distribución agregada sólo en una distancia de 1m (Fig. 14).

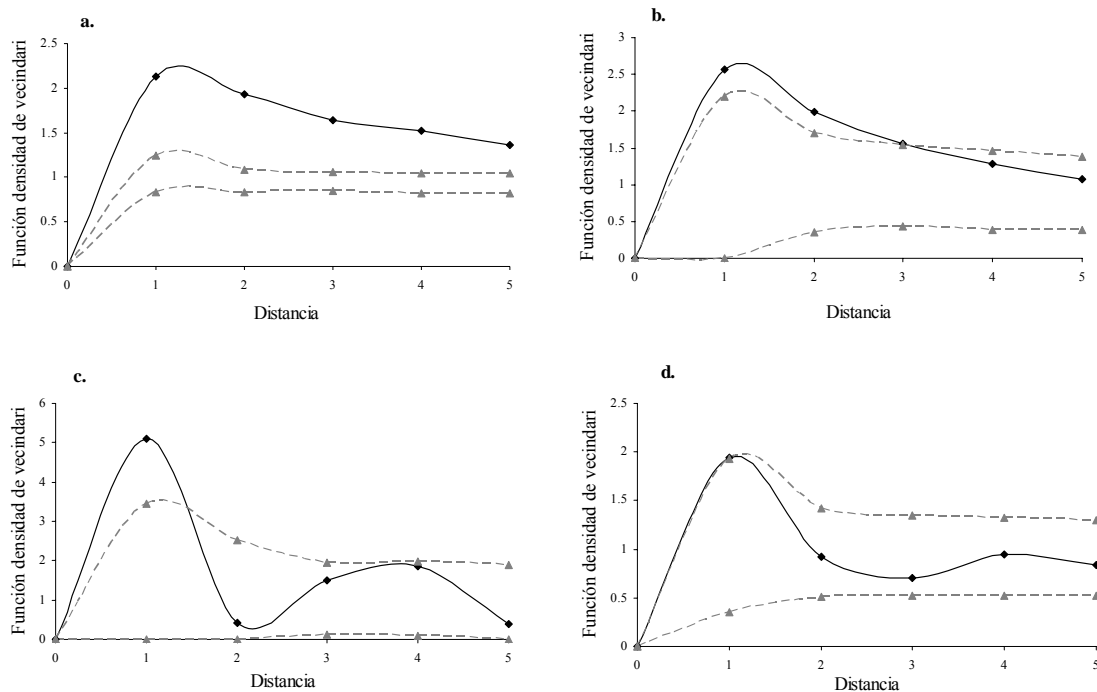


Figura 14. Distribución espacial de las plántulas en subparcelas de 20 x 10m en cada banco de plántulas. La curva negra y continua corresponde al patrón observado, las curvas punteadas y grises corresponden a los límites superior e inferior de los intervalos de confianza para un patrón aleatorio. La figura a) corresponde a un patrón de distribución agregado en todas las distancias, b) corresponde a un patrón espacial agregado hasta los 3m. c) corresponde a un patrón agregado hasta 1m y d) a un patrón de distribución espacial completamente aleatorio.

Estructura de tamaños de las plántulas. _Todas las variables de tamaño de las plántulas evaluadas se correlacionaron con la biomasa. De estas, la altura presentó el mayor índice de correlación y, el número de hojas el menor. La altura también estuvo correlacionada con el número de hojas y con el diámetro, mientras que éste no presentó relación con el número de hojas (Tabla 8).

Tabla 8. Índices de correlación de Pearson para las variables de tamaño de las plántulas: biomasa, altura, diámetro y número de hojas.

	<i>BIOMASA</i>	<i>ALTURA</i>	<i>DIAMETRO</i>	<i>N_HOJAS</i>
<i>BIOMASA</i>	1.000			
<i>ALTURA</i>	0.721	1.000		
<i>DIAMETRO</i>	0.698	0.629	1.000	
<i>N_HOJAS</i>	0.652	0.610	0.299	1.000

La altura de las plántulas medidas en el mes de enero de 2008, varió entre 10 y 150cm, con un promedio de 41.07 +/- 14.7cm, el diámetro de las plántulas varió entre 0.3 y 1.8cm, con un promedio de 0.70 +/-0.23 y el número de hojas varió desde 0 hasta 20, el promedio fue de 4 +/-2.8.

Entre los bancos, se observaron diferencias entre los promedios de las variables de tamaños de las plántulas, sin embargo, se observó que los promedios de aproximadamente la mitad de los bancos de plántulas fueron valores intermedios de las medidas (entre 30 y 50cm). El promedio de alturas de las plántulas en cada banco varió entre 31 y 52cm, donde el 18.7% de los bancos presentó promedios entre 30 y 35cm, el 56% presentó promedios entre 35 y 45cm, y el 25% tuvieron los promedios mayores a 45cm.

El porcentaje de bancos dentro de cada rango de tamaños fue similar para el diámetro, que varió entre 0.6 y 1.05cm, donde el 18.7% de los bancos presentó promedios entre 0.5 y 0.7cm, el 62.5% entre 0.7 y 0.9cm y los promedios de diámetros de las plántulas del 18.7% restantes fueron mayores a 0.9cm. El promedio de número de hojas de las plántulas en cada banco varió entre 2 y 5.2 y el patrón en los bancos fue diferente al mostrado por la altura y el diámetro, ya que el 87.5% de los bancos presentaron promedios de valores intermedios (entre 3 y 5 hojas) y los promedios del 12% fueron valores menores a tres y mayores a cinco hojas (Fig.15).

Las distribuciones de los tamaños, según las tres variables evaluadas, fueron significativamente diferentes para todos los bancos de plántulas; altura (Kruskall Wallis $H_{(15, N=1442)} = 245.07$ $p = 0.00$), diámetro (Kruskall Wallis $H_{(15, N=1827)} = 438.62$ $p=0.00$) y número de hojas (Kruskall Wallis $H_{(15, N=1442)} = 245,07$ $p =0,00$).

Cambio de la estructura de tamaños en el tiempo._ Las distribuciones de los tamaños en los bancos de plántulas cambiaron con el tiempo, de acuerdo con las variables altura y número de hojas (Fig. 16). La distribución del número de hojas de las plántulas cambió en las tres mediciones realizadas (agosto 2007, febrero 2008 y agosto 2008), [$\chi^2_{(N=651, df=2)} = 23.90$ $p=0.00$]. La distribución de la altura fue diferente para las dos últimas mediciones (Wilcoxon $Z=53.45$, $p = 0.00$). Por el contrario, la distribución de las plántulas según el diámetro no cambió, ya que las distribuciones no fueron significativamente diferentes entre enero y julio de 2008 ($Z=0.29$, $p=0.77$).

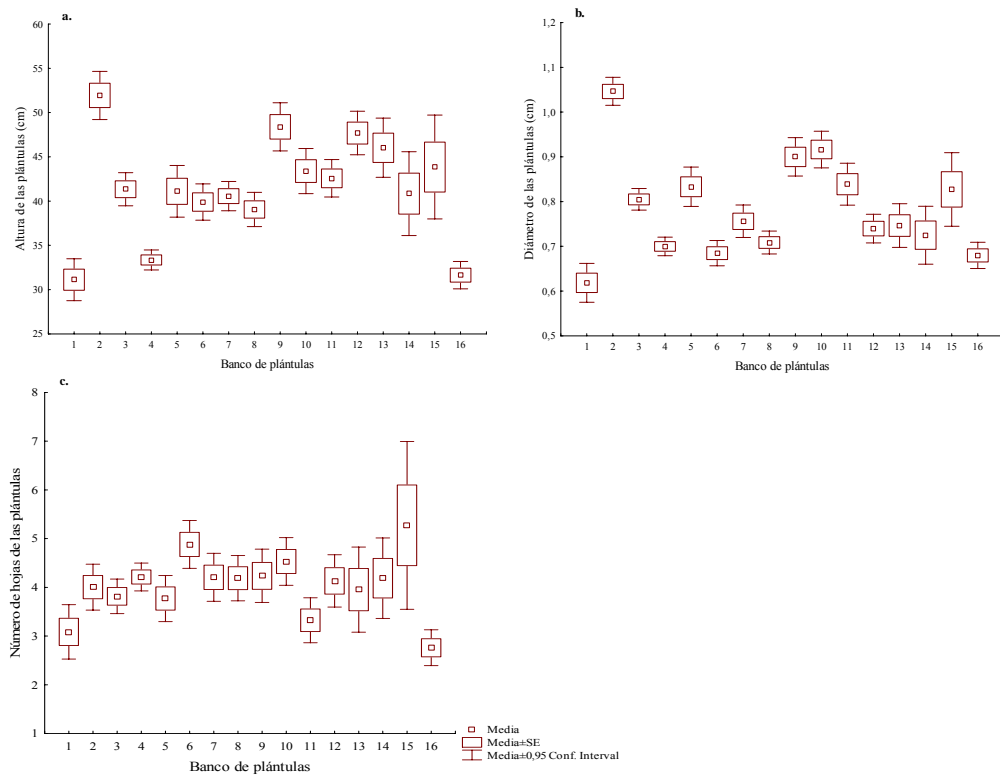


Figura 15. Promedios y desviación estándar de las variables de tamaño (altura, diámetro y número de hojas) en cada uno de los bancos de plántulas. a. corresponde a los promedios de la altura; b. corresponde a los promedios del diámetro y c. corresponde a los promedios del número de hojas.

El cambio en las distribuciones de tamaños fue diferente para las tres variables de tamaño. En la última medición aumentó el número de plántulas en las categorías de altura más bajas (menores a 30cm) y disminuyó en las categorías mayores a 30cm, y el número de plántulas con alturas mayores a 90cm se mantuvo constante. Para el diámetro, se observó que el número de plántulas en la categoría mas baja (menores a 0.4) no cambió y después de esta, el número de plántulas en cada rango de diámetros disminuyó, con excepción de los rangos entre 1-1.2 y mayores a 1.4; donde el número de plántulas aumentó. La distribución de las plántulas según el número de hojas fue diferente, el

número de plántulas sin hojas o con una hoja disminuyó considerablemente, mientras que el número de plántulas con más de una hoja aumentó en todas las categorías (Fig. 16).

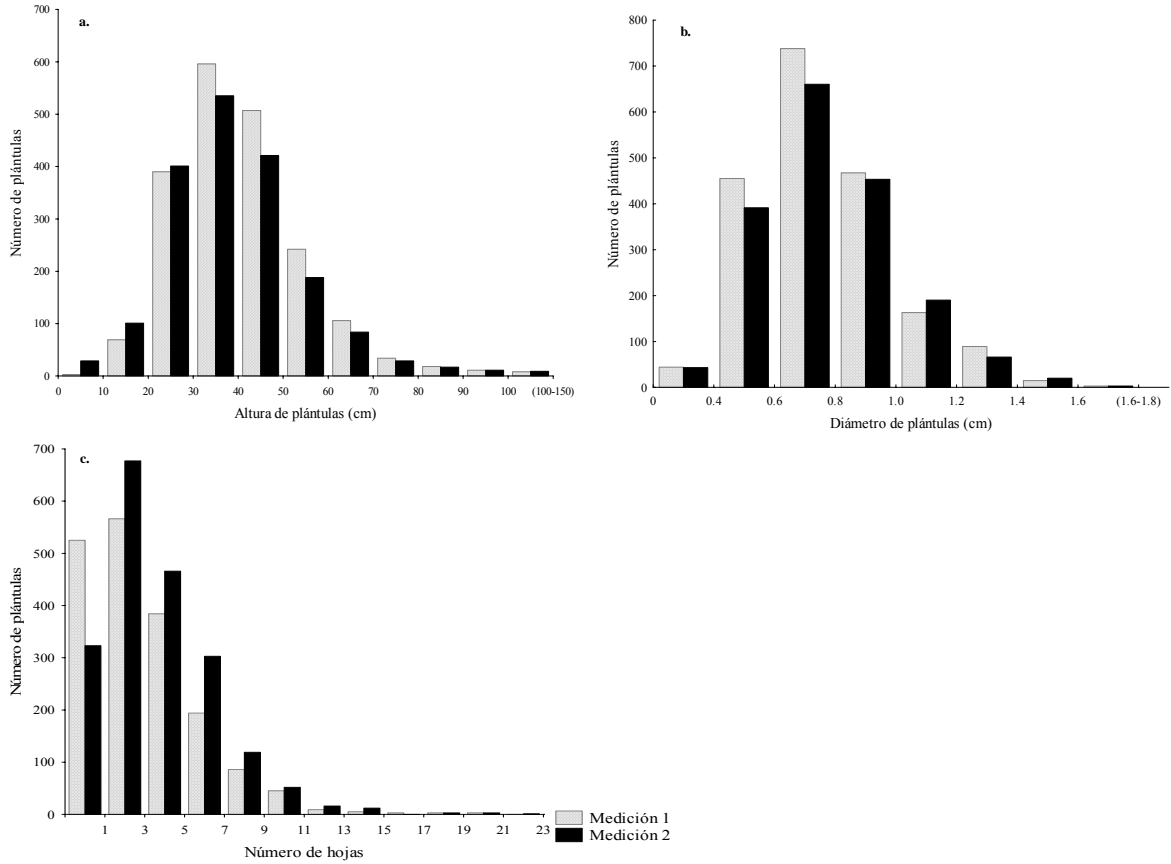


Figura 16. Distribuciones de las variables de tamaño de las plántulas evaluadas en dos mediciones. A. corresponde a las distribuciones de la altura, b. corresponde a las del diámetro y c. corresponde a las del número de hojas (altura, diámetro y número de hojas). La medición 1 corresponde a las del enero 2008 y la medición 2 corresponde a julio 2008.

Relación de la estructura de tamaños con la estructura espacial. De acuerdo con las dos categorías de tamaño establecidas (grandes y pequeñas), el patrón de distribución espacial más frecuente para las plántulas fue el aleatorio, es decir, de acuerdo con la altura, el diámetro y el número de hojas, las plántulas de mayor tamaño se distribuyeron aleatoriamente con respecto a las de menor tamaño.

El patrón de distribución de las plántulas más altas fue aleatorio, con respecto al de las plántulas pequeñas en el 68.7% de los bancos, en el 25% la distribución fue agregada, y en el 6% las plántulas las grandes mostraron distribuciones segregadas con respecto a las pequeñas, es decir, tendieron a estar alejadas unas de otras. Para el diámetro se encontró un patrón similar al de las distribuciones de altura, se diferenció en que no presentó ningún banco con distribuciones segregadas. El análisis del número de hojas de las plántulas mostró que casi la mitad de los bancos presentaron plántulas grandes con distribuciones espaciales agregadas con respecto a las pequeñas, es decir, que las plántulas con mayor número de hojas estarían asociadas con las plántulas con menor número de hojas (Fig. 17).

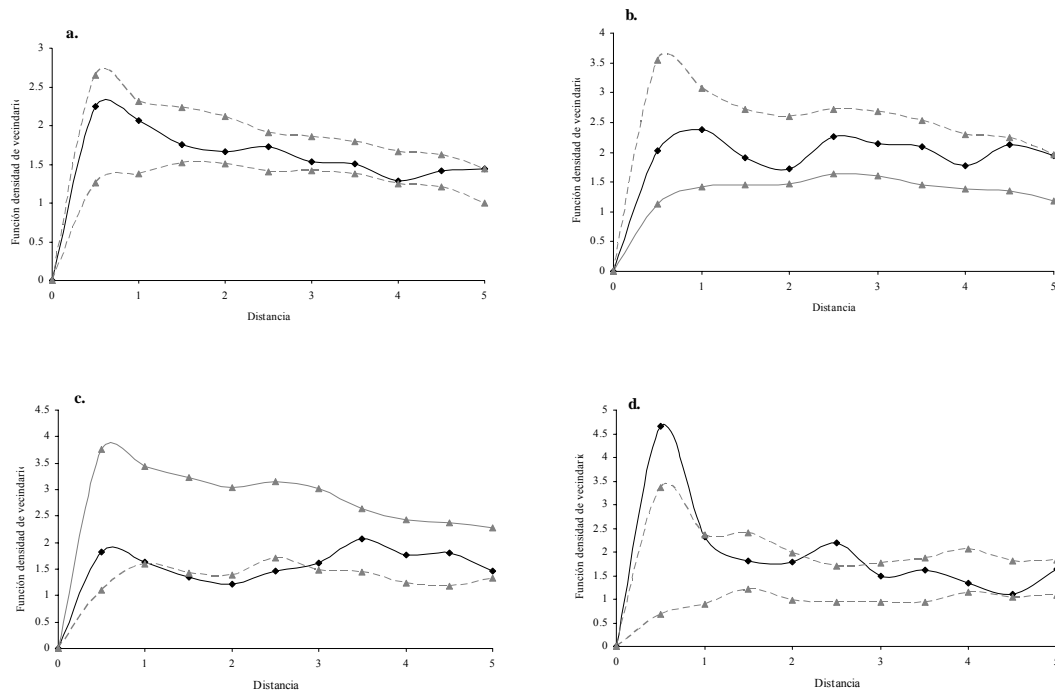


Figura 17. Distribución espacial de las plántulas grandes con respecto a las pequeñas. La curva negra y continua corresponde al patrón observado, las curvas punteadas y grises corresponden a los límites superior e inferior de los intervalos de confianza para un patrón aleatorio. Las gráficas a. y b. muestran patrones aleatorios de las plántulas según la altura y el diámetro respectivamente, la gráfica c. muestra un patrón segregado para las plántulas según la altura y la gráfica d. muestra un patrón agregado para las plántulas según el número de hojas.

CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS

Crecimiento de las plántulas. El crecimiento anual de las plántulas fue en promedio $3.23 \pm 3.8\text{cm}$ en altura y $0.06 \pm 0.08\text{cm}$ en diámetro. La mayor parte de las plántulas presentaron un crecimiento en altura mayor que 0 y menor que 5cm (82%), y en diámetro mayor que 0 y menor que 0.1cm (86%) (Fig. 18).

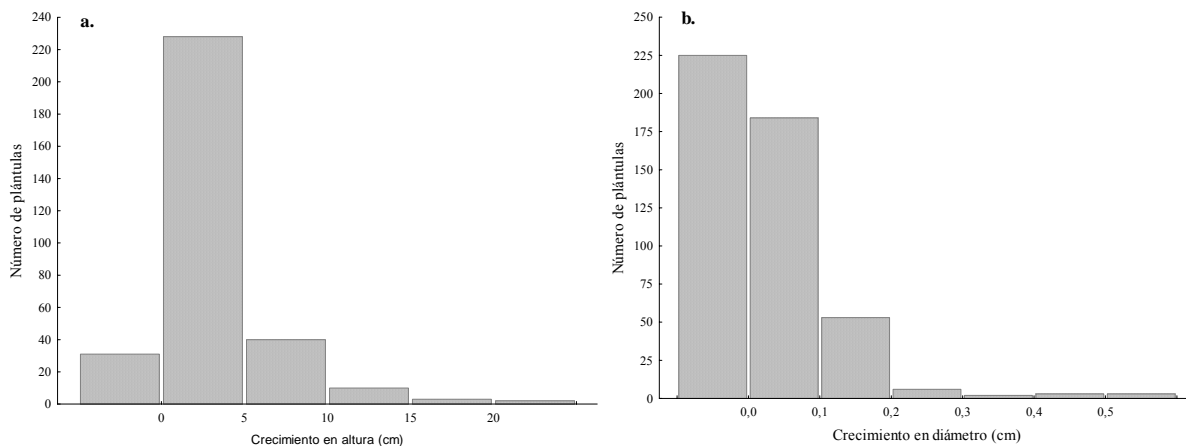


Figura 18. Diagramas de frecuencias del crecimiento anual en altura (a.) y diámetro (b.)

El crecimiento de las plántulas fue diferente en los dos periodos de tiempo evaluados (altura: Wilcoxon $Z= 7.01$, $p=0.00$; diámetro: Wilcoxon $Z= 4.6$, $p=0.00$), y para las dos variables evaluadas siguió un patrón similar: en el segundo periodo aumentó el número de plántulas con crecimiento absoluto de cero, tanto para la altura como para el diámetro. Consecuentemente, en el segundo periodo disminuyó el número de plántulas con crecimiento en altura y en diámetro, esto se observó principalmente en las categorías de plántulas con crecimiento en altura mayor a 5cm y crecimiento en diámetro de 0.1cm (Fig. 19). El promedio de crecimiento en altura para el primer periodo (6 bancos de plántulas) fue de 2.86 ± 3.75 . El promedio de crecimiento en diámetro para el primer periodo (6 bancos de plántulas) fue de $0.05 \pm 0.08\text{cm}$.

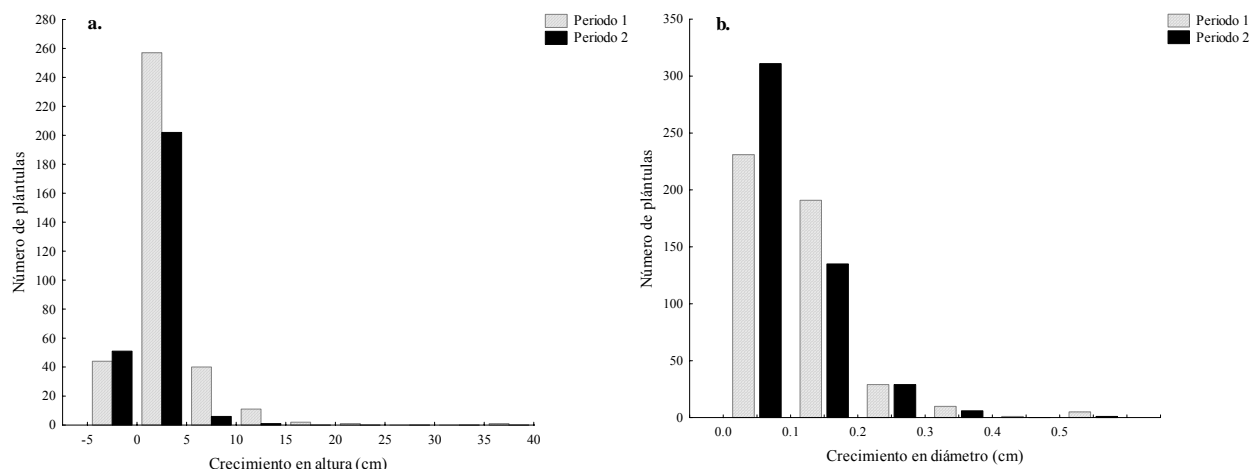


Figura 19. Crecimiento absoluto de las plántulas de acuerdo con la altura (a.) y el diámetro (b.) para dos periodos consecutivos de seis meses (agosto2007-febrero 2008, febrero 2008-julio 2008).

Para las plántulas de todos los bancos se encontró que, en el segundo periodo de tiempo, el promedio de crecimiento en altura fue de 2.1 +/- 4.88cm y en diámetro fue de 0.047 +/- 0.07cm. El crecimiento de estas plántulas varió entre 0 y 30.8cm para la altura y entre 0 y 0.9cm para el diámetro.

En general, el crecimiento fue significativamente diferente para todos los bancos de plántulas, tanto para la altura (Kruskal Wallis $H_{(15, N=779)} = 35.73, p=0.00$), como para el diámetro (Kruskal Wallis $H_{(15, N=1306)} = 82.70, p=0.00$), y el promedio entre los bancos de plántulas varió entre 1.08 y 3.5cm de altura, y entre 0.007cm y 0.07cm de diámetro (Fig. 20).

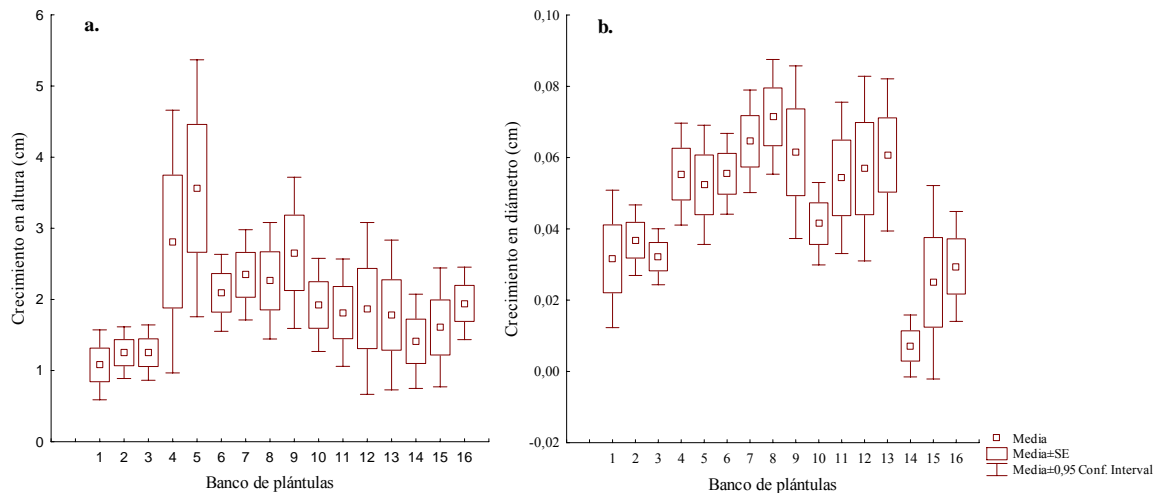


Figura 20. Promedios de crecimiento en altura (a.) y diámetro (b.), para todos los bancos de plántulas en el segundo periodo de evaluación.

Relación del crecimiento de las plántulas con las condiciones en los bancos de

plántulas. De acuerdo con los grupos de bancos de plántulas, separados según el resultado del análisis de correspondencias (CA) se encontró que: El promedio de crecimiento en altura de las plántulas del primer grupo, relacionado con la frecuencia de micrositios con mantillo y hojarasca, fue 1.55 +/- 1.7cm, el promedio de crecimiento en altura de las plántulas del segundo grupo de bancos, relacionado con la frecuencia de los estratos más bajos de la vegetación, fue 2.21+/-3.37cm, el promedio de crecimiento de las plántulas del tercer grupo de bancos, relacionado con la frecuencia de micrositios con suelo desnudo, fue 2.15 +/- -2.24cm y el promedio de crecimiento de las plántulas del cuarto y último grupo de bancos, relacionado con la frecuencia de hierbas mayores de 50cm de altura y biovolumen entre 50-100cm de altura, fue 1.69 +/- 2.6cm.

Con respecto a la distribución del crecimiento de las plántulas en estos grupos de bancos, no se observaron diferencias significativas entre el primer y el último grupo (Z ajustado = 0.085, $p = 0.93$), como tampoco hubo diferencias significativas entre el

segundo y tercer grupo (Z ajustado = -0.77, $p = 0.44$). Por el contrario, si hubo diferencias significativas en la distribución del crecimiento de las plántulas entre los grupos primero y cuarto contrastados con las distribuciones de crecimiento de las plántulas de los grupos segundo y tercero (Z ajustado = -2.38, $p = 0.017$).

Relación del crecimiento de las plántulas con las condiciones de los microsítios y la herbivoría. El crecimiento de las plántulas, en altura y en diámetro, mostró correlaciones negativas significativas con el grosor de la capa de hojarasca, la distancia al árbol parental y la herbivoría. La correlación entre el crecimiento y el número de plántulas fue positiva. Estas correlaciones, aunque significativas, fueron bajas. El crecimiento no mostró correlaciones significativas con la capa de mantillo y la cobertura del dosel (Tabla 9).

Tabla 9. Índices de correlación de Spearman entre las variables de los microsítios y el crecimiento de las plántulas, en altura y diámetro. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

	<i>Crecimiento en altura</i>	<i>Crecimiento en diámetro</i>
Mantillo	-0.039	0.09
Hojarasca	-0.108	-0.106*
Cobertura del dosel	-0.021	-0.030
Distancia al parental	-0.106*	-0.012*
Herbivoría	-0.125*	-0.06
Número plántulas	-0.273**	-0.025

Supervivencia de las plántulas. La mayor parte de las plántulas sobrevivió después de un año de la primera medición (83.5%), sin embargo, la supervivencia anual de las plántulas varió entre los bancos, desde 60% hasta 83.9%. La supervivencia de las plántulas disminuyó en el segundo periodo de tiempo, con excepción de un banco de plántulas. En el primer periodo de tiempo fue 92.3% y en el segundo 90.5%. Para todos los bancos la supervivencia semestral fue mayor a 80% en el primer periodo y mayor a 70% en el segundo (Fig. 21), sin embargo, la diferencia de la supervivencia en estos bancos de plántulas no fue significativa (Wilcoxon $Z=1.36$, $p=0.17$).

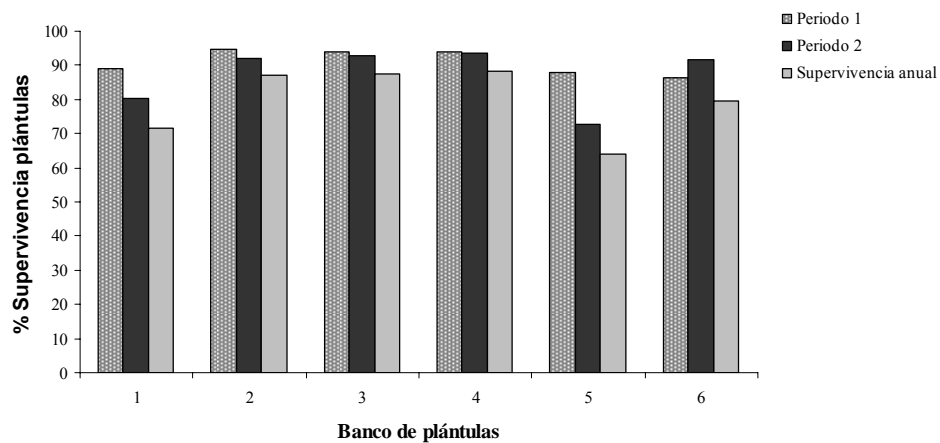


Figura 21. Porcentaje de supervivencia de las plántulas de *S. micranthum*. El periodo 1 comprende desde agosto 2007 hasta febrero de 2008 y el segundo desde febrero hasta agosto 2008. La supervivencia anual comprende desde agosto 2007 y agosto 2008.

Para las plántulas de todos los bancos, evaluados en el segundo periodo, la supervivencia total fue de 91,4%. La supervivencia fue similar para los bancos de plántulas y en casi todos fue mayor a 80%, con excepción a un banco de plántulas que tuvo 73% (Fig.22).

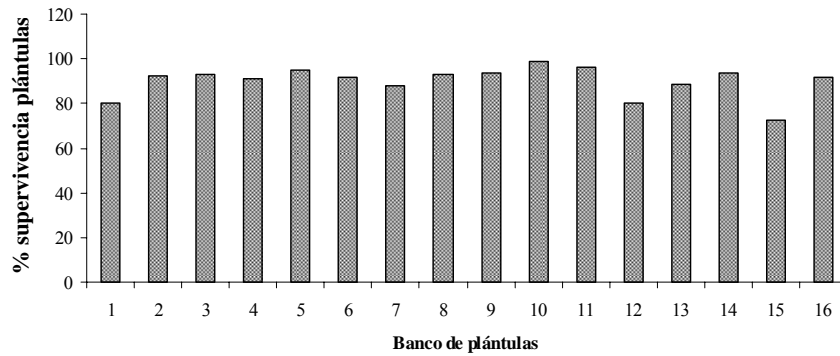


Figura 22. Porcentaje de supervivencia de las plántulas de *S. micranthum* en cada banco.

Mortalidad de las plántulas de acuerdo con el tamaño. La mortalidad de las plántulas varió de acuerdo con el tamaño tanto para la altura, como para el diámetro. Se encontró que las plántulas de tamaños intermedios (entre 30 y 40cm de altura y 0.6 y 0.8cm de diámetro) presentaron mayor mortalidad. Los porcentajes de mortalidad en estas categorías variaron entre 20 y 28% para la altura y entre el 27 y el 42 % para el diámetro (Fig.23).

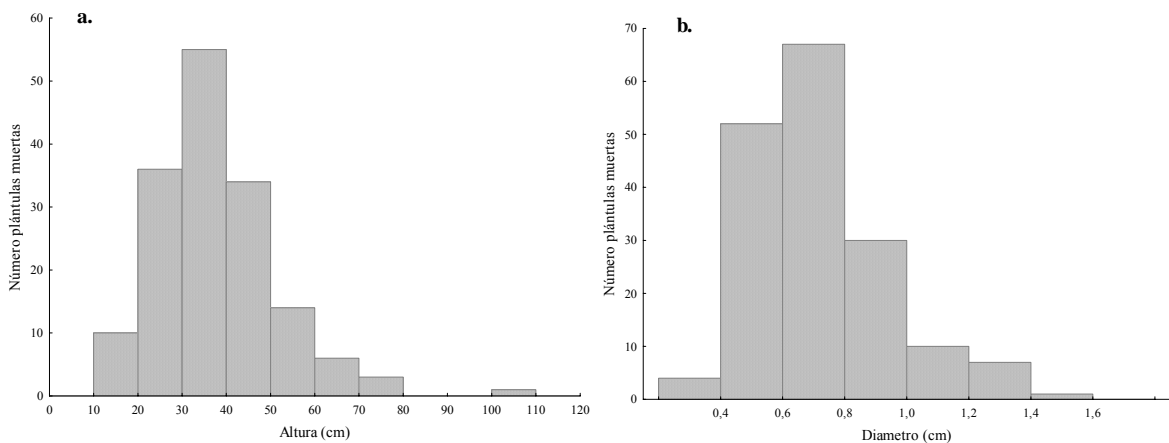


Figura 23. Número de plántulas muertas por categoría de tamaño, según altura (a.) y diámetro (b.)

Causas de mortalidad de las plántulas. La principal causa de mortalidad de las plántulas fue partición del tallo, por tener el tallo podrido, o por la combinación de estas. En campo fue frecuente encontrar diferentes grados de descomposición de los tallos de las plántulas, frecuentemente producida por hongos que debilitaron el tallo, lo secaron y en muchas ocasiones, esto causó que se partiera. Pero la descomposición de los tallos no fue la única causa de la partición de los tallos, sino que en muchas ocasiones se secaron y se partieron, usualmente tan cerca de la base de las plántulas, que estas no pudieron producir nuevas hojas y por tanto murieron.

Otra causa aparente de debilitamiento y partición de las plántulas fueron pequeños insectos que se alimentaron de los tallos, por lo que las plántulas se secaron, se partieron o murieron. La causa de muerte menos frecuente fue la caída de troncos o ramas de otros árboles encima de las plántulas. Por último, a un gran número de plántulas no fue posible determinarles la causa de muerte, y hubo un gran número de plántulas desaparecidas, aunque si se encontraron las banderitas con las que estaban marcadas (Fig. 24).

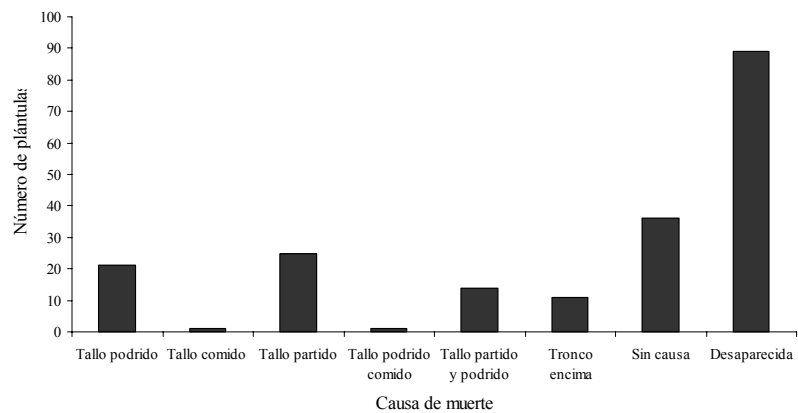


Figura 24. Frecuencias de las causas de muerte encontradas para las plántulas.

Relación de la supervivencia de las plántulas con las condiciones de los micrositios y la herbivoría. La supervivencia de las plántulas se relacionó positivamente con la distancia al árbol parental, y negativamente con el grosor de la capa de mantillo y con el número de plántulas en el micrositio. Estas correlaciones aunque fueron bajas, fueron significativas. La supervivencia no mostró correlaciones significativas con el grosor de la capa de hojarasca, la cobertura del dosel y la herbivoría (Tabla 10).

Tabla 10. Índices de correlación de Spearman entre las variables de los micrositios y la supervivencia de las plántulas. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

	<i>Supervivencia</i>
Mantillo	-0.13**
Hojarasca	0.11
Cobertura del dosel	-0.03
Distancia al parental	0.32**
Herbivoría	-0.105
Número de plántulas	-0.39**

El número de plántulas muertas en cada micrositio solo mostró relación con la variable bajo la copa de los árboles parentales. En cuanto a la independencia entre las causas de muerte y las variables de las condiciones de los micrositios, se observó dependencia entre las causas de muerte y la presencia de mantillo y de troncos caídos (Tabla 11).

Tabla 11. Contraste de independencia de las variables de condiciones de los bancos de plántulas con la con la supervivencia de las plántulas y con las causas de muerte. * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$

	<i>Supervivencia de plántulas</i>	<i>Causas de mortalidad</i>
	X^2	X^2
Mantillo	1.150	51.354***
Hojarasca	3.610	3.594
Suelo inundable	0.870	2.878
Troncos caidos	1.010	12.869*
Claros	0.000	7.991
Bajo copa	6.870*	2.456

La supervivencia de las plántulas fue independiente con respecto a la herbivoría de las plántulas ($X^2 = 8,52$ $p = 0.13$).

DISCUSIÓN

En este estudio la existencia y persistencia de bancos de plántulas son importantes para entender la dinámica de regeneración de *Scleronema micranthum*. Para esto evalué lo que ocurre al interior de cada banco, analizando las plántulas que viven en condiciones particulares que afectan su crecimiento y supervivencia.

Teniendo en cuenta el conjunto de las plántulas que conforman los bancos, pude observar algunas características de estos como el tamaño, la estructura espacial y de tamaños de los individuos que los conforman y los porcentajes de supervivencia dentro de los bancos; y al interior de cada banco encontré que las diferencias de lo que ocurre en los bancos depende en gran parte de la presencia y abundancia de los micrositios seguros para la germinación y el establecimiento y de lo que pasa en estos.

Las características encontradas como el tamaño de los bancos de plántulas, la estructura espacial y de tamaños de las plántulas dentro de estos, son el resultado de procesos que se dan a diferentes escalas espaciales y temporales, que han ido moldeando las dinámicas de formación y mantenimiento de los bancos. Estos fenómenos dependen en gran parte de las condiciones que rodean los bancos y los individuos que hacen parte de estos y en este trabajo la importancia de estas condiciones para diferenciar lo que pasa en los bancos se observó a escala de los microsítios y los individuos dentro de ellos.

CONDICIONES EN LOS BANCOS Y LOS MICROSITIOS DE PLÁNTULAS

Con respecto a las condiciones de los bancos la zona de estudio mostró una alta heterogeneidad expresada al interior de cada banco de plántulas, y que determinan las diferencias entre estos. Aunque se diferenciaron cuatro grupos de bancos de plántulas según algunas condiciones como el sustrato y los estratos de la vegetación (Fig. 7), las diferencias de las condiciones de los microsítios de cada banco fueron los principales factores para mostrar la variabilidad entre los bancos. Esto implica que se puede generar un mosaico de oportunidades para la regeneración del castaño, con diferentes factores actuando sobre los mismos y determinando el número final de plántulas que se reclutan y llegan a ser juveniles.

El tamaño de un banco de plántulas es el resultado de procesos lentos ocurridos en el bosque y las condiciones ambientales que los rodean pueden cambiar con el tiempo, lo que aumenta posibilidad en fallar en detectar su efecto sobre estos. En este estudio el tamaño de los bancos fue independiente de las condiciones evaluadas, lo que permite pensar que el tamaño de los bancos depende de otras condiciones como las características

de los árboles parentales, específicamente el DAP y el área de la copa que mostraron relaciones significativas con el área de cobertura de los bancos y el número de plántulas dentro de estos (Tabla 2). Las diferencias entre los árboles parentales pueden implicar diferencias en su capacidad reproductiva: mayor DAP puede indicar mayor madurez, mayor área de copa y mayor número de semillas y por consiguiente mayor área que ocuparían las semillas. La alta relación positiva encontrada entre el área ocupada por los bancos de plántulas con el número de plántulas, indica que si hay una mayor producción de semillas viables con altas tasas de germinación, el área que alcancen a ocupar las plántulas será mayor, lo cual aumenta la posibilidad de que las semillas y las plántulas alcancen micrositios seguros para su desarrollo y se estarían aumentando las probabilidades de reclutamiento.

Las diferencias en las características de los árboles parentales también pueden reflejar diferencias en su edad y por consiguiente diferencias en la capacidad reproductiva y en el número de reproducciones pasadas, esto implica que las diferencias en el número de plántulas pueden ser un reflejo de diferencias en el número de cohortes que conforman el banco. Estas diferencias también se verán reflejadas en la estructura de tamaños y de distribución de las plántulas dentro de los bancos.

Otras condiciones como el área de claros sobre los bancos, son condiciones muy dinámicas y cambiantes en el tiempo (Nicotra *et al.* 1999), por lo que el efecto que han tenido sobre los bancos fue difícil de detectar, por esto no fueron significativos a la hora de diferenciar las condiciones de los bancos de plántulas, ni tuvieron relación con su tamaño.

Por otra parte, las relaciones encontradas a escalas menores, entre las condiciones en los microsítios y la presencia de plántulas (Tabla 5), sugieren que la heterogeneidad ambiental está actuando sobre la capacidad de las plántulas de *S. micranthum* para desarrollarse en unos microsítios y en otros no.

Dentro de los bancos la ausencia de plántulas en un gran número de sitios con potencial de inundación periódica por lluvias reflejó la existencia de los microsítios seguros en zonas donde no hay inundaciones. Esto mostró que las plántulas de *Scleronema micranthum* son intolerantes a la inundación de los suelos y sus consecuencias, que principalmente son el cambio de las propiedades del suelo, reducción del oxígeno disuelto, acumulación de dióxido de carbono y descomposición de la materia orgánica (Kozlowski 1997). Esto, a largo plazo, se verá reflejado en la distribución de los individuos adultos de esta especie en los bosques de tierra firme en el Amazonas.

Otra condición importante para la caracterización de los microsítios con plántulas fue el dosel cerrado que es el resultado de la dinámica de claros. Hay que tener en cuenta que estas plántulas están adaptadas para sobrevivir en lugares bajo sombra, por lo que es frecuente encontrarlas bajo el dosel cerrado. En este estudio la ubicación de los microsítios se realizó con respecto a los claros grandes y la ausencia de plántulas en estos puede ser resultado de procesos de competencia con otras especies de sucesión temprana. Surge entonces la pregunta: ¿que pasaría si se evaluaran los claros pequeños respecto a la cobertura del dosel y la presencia de plántulas? Es probable que el resultado sería diferente, al mostrar que bajo microclaros si hay plántulas, cuyo crecimiento sería mayor que el de las plántulas que se encuentren bajo el dosel cerrado. También hay que tener en cuenta, también, que la formación de claros en el dosel es muy dinámica por lo que la

posición y el tamaño de las plántulas pueden ser resultado de claros que ya se cerraron (Clark *et al.* 1996).

En cuanto al sustrato, la capa de mantillo y hojarasca no fueron condiciones importantes para diferenciar la existencia de un micrositio para esta especie (Tabla 5, Fig. 10), sugiriendo que la germinación, el establecimiento y por tanto la abundancia de las plántulas del castaño en un micrositio dado podrían no depender de las características del sustrato, lo cual estaría de acuerdo con otras especies tropicales en las que los patrones espaciales de los juveniles son resultado del tipo de dispersión y no de las características del sustrato, como lo mostró Fragoso (1997), para *Maximiliana maripa*, una palma que crece en los bosques Amazónicos. Esto es probable, si se considera el hecho de que las semillas de *S. micranthum* son grandes, lo que es una ventaja puesto que se ha encontrado que en especies con semillas pequeñas la hojarasca puede constituir una barrera que inhibe la germinación de las semillas y la emergencia de las plántulas, lo cual no suele pasar en las semillas grandes (Coomes & Grubb 2003, Sayer 2006).

Herbivoría. Una posible explicación a los bajos índices de herbivoría encontrados (Fig. 12), es el color rojo de las hojas jóvenes en las plántulas de *S. micranthum*. Este color usualmente es producido por antocianinas y una de las teorías que explica esta característica, se lo atribuye a una ventaja contra los predadores, ya sean insectos (Karageorgou & Manetas 2006) o patógenos, pues pueden indicar la presencia de otros compuestos fenólicos que sirven para alejar a muchos herbívoros generalistas (Cooley & Barone 1996).

Adicionalmente, las plántulas evaluadas fueron plántulas ya establecidas que sobrevivieron a la etapa de mayor mortalidad y que pasaron a una etapa de menor vulnerabilidad y mayor persistencia en el bosque, por lo que el nivel de herbivoría también sería bajo.

Por otra parte, las relaciones negativas entre la herbivoría y la distancia al árbol parental y positivas con el número de plántulas (Tabla 6) indican que en los bancos de plántulas de esta especie actúan procesos distancia-dependientes y denso-dependientes, por lo cual estarían actuando fenómenos descritos por Janzen (1970) & Connell (1971) que indican que las plántulas de castaño en densidades altas sufren mayores tasas de herbivoría, puesto que los herbívoros pueden pasar de una plántula a otra con facilidad. También proponen que las plántulas más cercanas a los parentales son más susceptibles a sufrir daños por herbívoros, puesto que si los herbívoros son especie-específicos y afectan a los árboles adultos, les será más fácil encontrar las plántulas bajo los parentales.

Así mismo, se encontró una relación débil negativa entre la herbivoría y la cobertura del dosel, lo cual sugiere que las plántulas que crecen en condiciones de mayor luz son más atacadas por herbívoros. Esto se ha encontrado en otras especies de árboles tropicales como *Swietenia macrophylla* (Norghauer *et al.* 2008) y se puede explicar mediante la hipótesis del vigor de la planta, que predice que los herbívoros prefieren las plantas de crecimiento rápido, puesto que producen más hojas nuevas, las cuales son más nutritivas (Price 1991). Las relaciones entre la herbivoría y las cantidades de luz provistas por claros son diferentes para cada especie; se han encontrado especies en las que la herbivoría es mayor en los claros (Arteaga 2006, Norghauer *et al.* 2008), en las que la herbivoría es menor en los claros (Coley & Barone 1996), y en otros estudios no se ha

encontrado relación entre las tasas de herbivoría y la cantidad de luz provista por los claros en el dosel (Eichhorn *et al.* 2006).

ESTRUCTURA DE LAS PLÁNTULAS EN LOS BANCOS

Estructura espacial. La estructura espacial agrupada de las plántulas (Tabla 7, Fig. 13) también es resultado de procesos antiguos ocurridos desde la etapa de dispersión de las semillas. Para *S. micranthum*, sus semillas de gran tamaño son más difíciles de dispersar (Willson 1992), entonces la dispersión es principalmente barócora, lo cual implica que una gran cantidad de semillas caiga bajo la copa o en las cercanías de los árboles parentales. Adicionalmente, las semillas podrían alcanzar mayores distancias de dispersión por la acción de dispersores secundarios, que se reporta son roedores grandes (Rankin-de-Merona & Ackerly 1987, Ferraz *et al.* 2004), sin embargo, en la zona de estudio, donde hay una gran influencia humana por la cercanía de comunidades indígenas, las poblaciones de estos roedores están muy disminuidas por actividades de cacería (Camacho *et al.* 2006), por lo que es muy probable que la dispersión secundaria de estas semillas sea muy escasa.

En especies como el castaño la dispersión de las semillas a sitios más lejanos podría deberse a la inclinación en el terreno; sin embargo, la topografía del terreno del área de estudio es predominantemente plana y con poca variación topográfica. Según esto, se puede pensar que ésta especie tiene dispersión limitada, la cual determina la distancia a la que pueden llegar las semillas y la probabilidad de alcanzar micrositios seguros para el reclutamiento e influye directamente sobre la distribución, las probabilidades de supervivencia y el crecimiento de las plántulas, y a largo plazo implica

la agrupación de individuos adultos según lo predice la dispersión limitada, lo cual puede ser una explicación a la aparente agrupación de los árboles parentales observados en este estudio. La dispersión limitada para esta especie también implicaría que no se estarían cumpliendo las hipótesis de colonización ni de escape propuestas por Howe & Smallwood (1982). Para comprobar si esta especie tiene dispersión limitada es necesario hacer experimentos de adición de semillas en otros micrositos potenciales para las plántulas.

Las consecuencias de la distribución agrupada para el castaño pueden ser: aumento de la probabilidad de mortalidad densodependiente, autoadelgazamiento de la población, a largo plazo puede producir distribución agrupada de los individuos adultos de la población.

La agrupación de las plántulas encontrada en menores escalas, al interior de los bancos (Fig. 14), evidencia la preferencia de éstas para establecerse en unos sitios sobre otros, por lo tanto es evidencia de la existencia de micrositos seguros para el establecimiento y la persistencia de las plántulas dentro de estos. Esta agrupación sugiere que la distribución de los recursos es heterogénea en el espacio, reflejada también por la variabilidad de las condiciones de los micrositos dentro de cada banco. Así, habrá bancos y escalas en las que se encuentran parches de alta calidad, lo cual provocaría agregación de los individuos de acuerdo con la disposición de recursos como luz, temperatura, humedad, sustrato y nutrientes (Begon *et al.* 1996, Dale 1999, Diggle 2003). En el caso de las condiciones evaluadas en éste estudio la cobertura del dosel y los sitios inundables estarían marcando algunos de los lugares donde se agrupan las plántulas, esto

indicaría que la abundancia y la distribución de las plántulas a escalas de microsirios se ven afectadas por las condiciones microambientales.

La distribución espacial agrupada en diferentes escalas también puede ser resultado de procesos microambientales que han cambiado la distribución espacial inicial de las semillas, como encontraron Comita *et al.* (2007) en un estudio sobre la asociación entre el hábitat y las plántulas de 80 especies tropicales, en diferentes etapas de vida, semilla, plántula, juvenil, arbolito. Estos autores concluyeron que para muchas especies las asociaciones con el hábitat resultan de la contracción de la distribución inicial de las especies a través del tiempo, debido a una mayor supervivencia en los hábitats preferidos. Si hubo cambio en la distribución espacial de las plántulas, también pudo darse por factores como la herbivoría o la incidencia de patógenos, que pueden resultar en distribuciones discontinuas de plántulas y reclutamientos con un patrón de mosaico (Augspurger 1984). Esto implica que las plántulas pueden entrar en procesos de competencia por los recursos y mortalidad densodependiente en los micrositos donde hay agregación, y con el tiempo disminuir la densidad y la agrupación de las plántulas en estos sitios (Paine & Harms 2009).

Estructura de tamaños de las plántulas. _ En la estructura de tamaños la característica más importante fue la predominancia de las plántulas con alturas entre 30 y 50cm (Fig. 15), lo cual indica que estas plántulas constituyen una regeneración avanzada en las especies de plantas tropicales tolerantes a la sombra (Still 1996), que están en etapa de persistencia esperando a la apertura de claros que proporcionen condiciones de luz propicias para crecer y poder alcanzar el dosel. Esto implica que los bancos de plántulas estudiados están formados por individuos pertenecientes a cohortes antiguas, que ya se

establecieron y detuvieron o disminuyeron su crecimiento en espera de las condiciones propicias para aumentar su altura y alcanzar el dosel. Estas condiciones pueden demorar mucho tiempo en darse, por lo que sería difícil saber cuál es la edad de estas plántulas sin antes conocer las épocas pasadas de fructificación de los árboles parentales. Si esto es así, estas plántulas han sobrevivido a las altas tasas de mortalidad características de la etapa de germinación y establecimiento, y es probable que el tamaño de las sobrevivientes haya sido irregular, lo que habría contribuido al modelamiento de la estructura de tamaños (Augsburger 1983, Dos Santos & Valio 2002).

La estructura de tamaños encontrada puede ser el resultado de procesos que han ocurrido durante muchos años, ya que estas plántulas, en estado de espera, pueden durar más 25 años bajo el dosel (Clark & Clark 1992). Puede ser causada por diferentes épocas de fructificación por lo cual habría diferentes cohortes de plántulas dentro de un mismo banco.

Otro factor que pudo causar la estructura de tamaños es que las semillas de *S. micranthum* varían en el tamaño, dentro del mismo árbol y entre los árboles (Obs. Pers.), esta característica puede influir en las distribuciones iniciales de los tamaños de las plántulas, además, es probable que los árboles parentales más vigorosos, pueden producir semillas de mayor tamaño (Obs. Pers.), lo cual también puede influir en la estructura de los tamaños de las plántulas resultantes, ya que el tamaño inicial de las semillas puede influir en el tamaño inicial, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas como lo reportaron Baraloto *et al.* (2005), al evaluar las relaciones entre el tamaño de las semillas y el desarrollo de las plántulas, en ocho especies tropicales.

Otros factores contribuyendo a la formación de la estructura de tamaños de las plántulas pudieron ser la competencia asimétrica entre las plántulas, y la mortalidad diferencial según el tamaño de las plántulas y por la partición de tallos que se observaron en estas plántulas.

Cambio de la estructura de tamaños en el tiempo. Como medida de lo que puede pasar en un pequeño lapso de tiempo dentro del banco de plántulas, evalué el cambio de la estructura de tamaños de las plántulas en el cual el factor principal para producir el cambio, sin que se diera fructificación y por consiguiente sin aparición de nuevas plántulas, fue la partición de tallos y la producción de hojas. Con respecto al primero que afectó directamente la altura, fue el factor que explicó el aumento de plántulas en las categorías de altura menores (Fig. 15). Esto implica que la partición de tallos contribuye a la estructuración de la estructura de tamaños de estas plántulas, a la vez que puede causar que las tasas de crecimiento de las plántulas sean lentas y permanezcan más tiempo en el sotobosque, retardando aún más la llegada al dosel y al tamaño reproductivo.

Por otra parte, el cambio de la estructura de tamaños coincidió con una disminución en el crecimiento de las plántulas durante el segundo periodo de evaluación (Fig. 19), el cual se puede explicar por el hecho de que en esta época la producción de hojas fue mayor, lo que indica la posibilidad de que las plántulas invirtieran más recursos en la producción de hojas que en el crecimiento en longitud.

CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS

Al observar el crecimiento y la supervivencia de las plántulas que hacen parte de los bancos de *Scleronema micranthum*, también se obtiene una pequeña muestra en el

tiempo de lo que ocurre en los bancos, cuando sus individuos ya se han establecido y persisten en el bosque a la espera de las condiciones propicias para crecer y alcanzar la edad adulta, ya que en ningún banco se encontraron semillas recién germinadas o plántulas muy pequeñas.

Las plántulas de las especies tropicales tolerantes a la sombra, que forman bancos de plántulas como los observados en este estudio, pueden tardar hasta 25 años en alcanzar 1cm en diámetro y hasta 180 años en alcanzar 10cm de DAP (Clark & Clark 1992, Baraloto & Goldberg 2004), y esto explicaría el bajo crecimiento (Fig. 20) y el alto porcentaje de supervivencia encontrados en las plántulas que conforman los bancos de *Scleronema micranthum* evaluados (Fig. 21, Fig. 22).

A pesar de los altos porcentajes de supervivencia de las plántulas, se observó que estas aún son vulnerables especialmente si no han alcanzado una altura mayor a 50cm y un diámetro mayor a 1cm, tamaño en el cual la mortalidad fue menor (Fig. 23), por lo que se puede decir que éstas tendrán más probabilidades de persistir y de pasar a la siguiente etapa de vida.

Al evaluar las causas de mortalidad de las plántulas, se encontró que la partición de los tallos no solo contribuye al modelamiento de la estructura de tamaños de las plántulas, sino que es una causa importante de mortalidad (Fig. 24). La cercanía de la zona de estudio a la comunidad hace que la influencia humana este jugando un papel importante en la mortalidad de las plántulas, ya que el continuo paso de personas puede ser también una fuente de partición de tallos.

Otra causa importante de mortalidad fue la pudrición de los tallos, generalmente producida por hongos (Obs. Pers) y probablemente a otros patógenos, sugiriendo que

estas plántulas son susceptibles a la enfermedad conocida como *damping-off*, la cual es frecuente en muchas especies tolerantes a la sombra y afecta la gran mayoría de las plántulas en la etapa de establecimiento (Augsburger 1984, Gilbert 2002). Esta puede ser una de las causas de la ausencia de plántulas en los sitios que potencialmente sufren inundaciones, ya que estas pueden hacer más húmedo el suelo y propiciar el ataque de hongos.

La caída de troncos o ramitas de la vegetación circundante, constituye un riesgo para las plántulas establecidas (Clark & Clark 1987), sin embargo en este estudio fue una causa de mortalidad poco frecuente, probablemente su efecto no se pudo cuantificar completamente ya que, probablemente, no siempre se pudo encontrar la ramita sobre las plántulas muertas

Relación del crecimiento de las plántulas con las condiciones de los bancos y los micrositios. Las condiciones ambientales a la escala de los bancos de plántulas no mostraron un efecto claro sobre el crecimiento de las plántulas (Tabla 9), sin embargo, el crecimiento menor en los bancos con estratos mayores puede indicar que estas plantas influyen en las condiciones de luz y entonces afectan su crecimiento. En cambio en los bancos de estratos bajos de la vegetación fue mayor el crecimiento en altura, ya que al haber menos vegetación sobre las plántulas habría mejores condiciones de luz. Según los resultados del biovolumen para todos los bancos, sus valores aumentan después de los 2.5 m de altura, lo que indicaría que la cantidad de luz que logra llegar a los estratos menores, alcanza sin mayores obstáculos las plántulas de los estratos más bajos. Estos resultados mostraron que algunas condiciones observables a escala de los bancos, como

la estructura de la vegetación, si pueden influir de alguna manera, en el crecimiento de las plántulas.

Por otra parte, la relación positiva encontrada entre la supervivencia, al igual que el crecimiento de las plántulas, con la distancia al árbol parental (Tabla 10) sugiere que las probabilidades de que las semillas y las plántulas sobrevivan, varían con respecto a la distancia al árbol parental (Gilbert 2002). Esto indica que la distribución agrupada de las plántulas alrededor del árbol parental está provocando fenómenos distancia y densodependientes en las plántulas de *S. micranthum* por lo que las plántulas aumentan la probabilidad de reclutarse y sobrevivir lejos de los árboles parentales, fenómeno que se ha observado en muchas especies tropicales (Janzen 1970, Connell 1971, Clark & Clark 1984, Kitajima & Augspurger 1989, Clark *et al.* 1999, Dos Santos & Valio 2002). En este caso, si la especie sufre dispersión limitada aumenta la probabilidad de mortalidad densodependiente y pocos individuos se van a reclutar en la cercanía de los árboles parentales.

A pesar de que no se encontró ninguna relación entre la herbivoría y la supervivencia, si se encontró una relación entre la herbivoría y el crecimiento de las plántulas, probablemente porque la intensidad de la herbivoría sobre las plántulas no fue muy alta, entonces no tiene efectos mortales sobre las plántulas pero si las obliga a invertir los recursos en la producción de nuevas hojas, en lugar de invertirlos en el crecimiento en longitud. Adicionalmente, hay que tener en cuenta que el tiempo de muestreo y de evaluación de los efectos de la herbivoría fue muy corto si se considera que una hoja de las especies tropicales pueden durar hasta 14 años, y los efectos de la

herbivoría sobre una plántula se va acumulando durante los años, hasta que posiblemente pueda causar su muerte (Coley & Barone 1996).

Por último, la falta de relaciones fuertes y claras entre el crecimiento y la supervivencia de las plántulas con las condiciones evaluadas en los micrositios, sumada a la existencia de micrositios con condiciones específicas para estas plántulas, que sugirió la distribución espacial, indica que hay otros diferentes a los evaluados que determinan o influyen en la distribución y el proceso del reclutamiento de las plántulas diferentes a las condiciones ambientales, como son la ocurrencia de fenómenos como la dispersión limitada (Baraloto & Goldberg 2004, Baraloto *et al.* 2005) y/o la mortalidad denso-dependiente (Webb & Peart 1999).

SINTEISIS

A manera de síntesis describo las etapas tempranas de la historia de vida de *Scleronem micranthum* relacionadas con: germinación, establecimiento y persistencia de las plántulas que conforman los bancos.

La formación de los bancos de plántulas comienza con la etapa de dispersión de las semillas, la mayoría de las cuales, por su gran tamaño, cae alrededor de los árboles parentales. Si el árbol tiene una copa que ocupa más área tiene más semillas, caerán más semillas y probablemente el área que ocupen las semillas será mayor.

Los mamíferos y roedores grandes son escasos en esta zona, pues por la presión de la cacería sus poblaciones se han disminuido, entonces las semillas tienen pocas probabilidades de alcanzar distancias de dispersión mayores por dispersores secundarios y dependen solo de la gravedad y de pronto de la topografía del terreno. La mayoría de las semillas quedan bajo o cerca del árbol parental donde tienen que encontrar los

mejores sitios para germinar. Se observa entonces la posibilidad de que esta especie sufra de limitación en la dispersión.

Algunas semillas caen en sitios que se inundan periódicamente por las lluvias, probablemente aquí no germinan, pero si germinan están condenadas a morir pronto puesto que las plántulas no resisten las condiciones de humedad extrema del suelo. (se pudren sus raíces, se contagian de hongos y patógenos que pudren sus tallos). Con el tiempo en estos sitios no se encontrarán plántulas establecidas. Hay otras semillas que caen en suelos con mantillo, con hojarasca, o suelo desnudo y germinan aquí sin importar el sustrato, puesto que son semillas grandes y pueden germinar sin importar si hay mucha hojarasca, o mantillo.

Germinan las semillas y emergen las plántulas entonces empieza el camino hacia el establecimiento. Hay muchas plántulas y entre más cerca al árbol parental la densidad es mayor. Todavía son plántulas pequeñas, dependientes de los recursos de los cotiledones, y aún son muy vulnerables, con tejidos jóvenes apetecidos por los predadores. Llegan los herbívoros y los patógenos que aprovechan la cercanía de las plántulas para pasar de una a otra, entonces empieza la etapa de mayor mortalidad para las plántulas, que generalmente es dependiente de la densidad.

Se empiezan a observar efectos de modelos de Janzen & Connell en los que la mortalidad densodependiente es mayor en las cercanías a los árboles parentales, por lo que las plántulas que emergieron de semillas que alcanzaron mayores distancias de dispersión van a tener mayores probabilidades para sobrevivir.

Sin embargo, hay una alta cantidad de plántulas que sobreviven a esta etapa y alcanzan la altura mayor a 30 cm, donde su resistencia va a ser mayor y va a tener mayor

probabilidad de persistencia. Será entonces que si esta especie tiene dispersión limitada ha desarrollado mecanismos de resistencia a esta etapa de gran mortalidad densodependiente y entonces los efectos de Janzen & Connell no son tan marcados?

Después de superar esta etapa entonces se dice que las plántulas se han establecido exitosamente y entran a formar parte de los bancos de plántulas que van a constituir los potenciales de regeneración de la especie, en donde los individuos tendrán que persistir para que cuando se forme un claro tengan la posibilidad de disparar su crecimiento para alcanzar el dosel.

Las plántulas que quedan alcanzaron entre 30 y 50 cm principalmente. Su crecimiento disminuye. Sus tallos son vulnerables a secarse, o por el contrario a verse afectados por la humedad de algunos sitios, en los dos casos el tallo se debilita y se vuelve susceptible a partirse. Muchos se parten, y los que se parten por sequedad del tallo generalmente siguen vivas, pero ven disminuida su altura, significa entonces que dependerá de más apertura de claros, y durará más tiempo en alcanzar el dosel.

En algunos micrositos se abren claros, de diferentes tamaños. Las plántulas que se encuentran bajo los claros van a disparar su crecimiento y van a alcanzar mayor altura que las otras. Como la formación de claros es muy dinámica puede que estos claros se cierren pronto, pero las plántulas van a quedar ahí y ya van a haber alcanzado mayor altura que las otras y si pasan los 50 cm de altura pueden asegurar un poco más su persistencia, puesto que a partir de esta altura aumenta su resistencia, disminuye su vulnerabilidad aun más y por consiguiente disminuye su mortalidad por herbívoros o patógenos.

El tamaño del claro que se abra también es importante, si es un microclaro que de la luz justa para crecer, es el ideal, ya que si la apertura del claro es muy grande puede darse mortalidad de las plántulas por caída de ramas y posteriormente las plántulas pueden verse afectadas por competencia con otras plantas de crecimiento rápido, como las de sucesión temprana.

La dinámica de formación de claros contribuye a los cambios en la estructura de tamaños de las plántulas. La estructura de estos tamaños también se ve cambiada por nuevas reproducciones y nuevas plántulas que están en etapa de establecimiento y que llegan a establecerse cuando otras ya han tenido más tiempo de estar en el bosque creciendo.

Si no hay fructificación otra fuente de cambio de la estructuración de tamaños es la partición de tallos que hace que aumente el número de plántulas en categorías de tamaño menores y la mortalidad diferenciada por tamaños en las que las plántulas mayores a 50cm morirán menos, pero también serán menos las plántulas que alcancen estas categorías.

Lo que resulta de la formación del banco de plántulas será un conjunto de plántulas con distribución espacial agrupada alrededor del árbol parental y dentro de este, una distribución espacial agrupada determinada por la posición y el tamaño de los micrositios que fueron adecuados para la germinación y el establecimiento de las plántulas y que de alguna manera presentan mejores condiciones para asegurar la permanencia en el bosque hasta que unas pocas puedan alcanzar el dosel.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE LA INVESTIGACIÓN

En este trabajo evalué las relaciones entre la estructura poblacional, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *Scleronema micranthum* con las condiciones encontradas en dos escalas espaciales: la de los bancos y la de los micrositios dentro de los bancos.

Encontré que los bancos de plántulas fueron heterogéneos en cuanto a algunas condiciones ambientales y que los micrositios a su vez fueron heterogéneos dentro de los bancos de plántulas. La heterogeneidad de las condiciones a nivel de los bancos de plántulas no estuvieron relacionados con su tamaño, y el número de plántulas y el área ocupada por estas, dependieron de las características de los árboles parentales.

La dispersión de las semillas del castaño es barócora, lo cual se reflejó no sólo en la relación positiva entre las características del árbol parental y el tamaño del banco, sino también en la estructura espacial de las plántulas, que fue agregada a una escala más grande de la que ocuparon los bancos de plántulas. A escalas más pequeñas, los patrones de distribución espacial encontrados al interior de los bancos fueron agrupados, reflejando la influencia que puede tener la heterogeneidad de las condiciones en los micrositios sobre la abundancia y la distribución de las plántulas a pequeñas escalas.

Esta distribución agrupada al interior del banco es evidencia de la existencia de micrositios, que según las condiciones evaluadas las más importantes para diferenciar los micrositios fueron la ocurrencia de pequeñas inundaciones periódicas y la cobertura del dosel.

Por otra parte la estructura de tamaños encontrada en las plántulas, indica que las plántulas evaluadas en este estudio ya están establecidas y hacen parte de la regeneración

avanzada de *S. micranthum*, lo cual se podría confirmar por los valores bajos de crecimiento y por las altas tasas de supervivencia encontradas en las plántulas. Esta estructura de tamaños fue dinámica en el tiempo, y probablemente su cambio fue generado principalmente por la alta partición de los tallos, lo cual influye directamente sobre la altura de las plántulas. Esta también fue la causa principal de muerte de las plántulas y probablemente, un factor importante que controla su crecimiento y supervivencia, por lo que sería interesante complementar estas observaciones con un estudio que pruebe el efecto de la partición de los tallos de las plántulas sobre las dinámicas poblacionales a largo plazo.

Ya que la variación en las condiciones ambientales evaluadas en este estudio no mostró relaciones claras con la estructura, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas, es importante complementar este estudio con la evaluación de la influencia de otras condiciones como la estructura, composición y la cantidad de nutrientes en el suelo.

Este estudio es preliminar para conocer las dinámicas de los bancos de regeneración de *S. micranthum* y para establecer las posibles relaciones causales entre las condiciones microambientales y la estructura, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas que constituyen el potencial de regeneración de esta especie.

Por último, una investigación más exhaustiva sobre las dinámicas de los bancos de plántulas de *Scleronema micranthum* debe incluir un mayor tiempo de muestreo y el seguimiento de la transición de etapas de vida desde la germinación de las semillas, el establecimiento, hasta el reclutamiento de las plántulas.

Existe la posibilidad de que esta especie posea dispersión limitada y que además sufra procesos dependientes de la densidad y de la distancia al árbol parental, por lo cual

es importante hacer estudios para comprobar si hay dispersión limitada y si esta influye en los fenómenos dependientes de distancia al parental y dependientes de densidad, propuestos por Janzen (1970) y Connell (1971), para saber cómo afectan las dinámicas de regeneración de *Scleronema micranthum*.

LITERATURA CITADA

Arteaga, L.L. 2006. Crecimiento y herbivoría de plántulas de *Cedrela odorata* (Meliaceae) comparando un área abierta y otras bajo regeneración natural en la Estación Natural Biológica Tunquini. *Ecología en Bolivia* 41: 130-137.

Augspurger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree. *Platypodium elegans*. and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.

———. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.

Baraloto C. & D. E. Goldberg. 2004. Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia* 141: 701–712

Baraloto, C., P.M. Forget & D.E. Goldberg. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93: 1156–1166

- Begon, M., J.M. Mortimer & D.J. Thomsom. 1996. *Population ecology. A unified study of animals and plants*. Third Eition. Blackwell Science, U.K.
- Camacho, H.A., J. Rivas & J. Ortiz. 2006. *Actualización del estudio socioeconómico, jurídico y tenencia de tierras para la legalización del predio Meechí (La Henchí)del FNA. Resguardo Indígena Tikuna de Nazareth, Leticia, Amazonas*. INCODER y CODEBA. Leticia.
- Clark J.S, B. Beckage, P.Camill, B. Cleveland, J HilleRis Lambers, J. Lighter, J. McLachlan, J. Mohan, P. Wyckoff. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86:1–16
- Clark, D.A. & D. B. Clark. 1984. Spacing Dynamics of a Tropical Rain Forest Tree: Evaluation of the Janzen-Connell Model. *The American Naturalist* 124: 769-788
- Clark, D.B. & D. A. Clark. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66: 1884-1892
- Clark, D. B. & D.A.Clark. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dypteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19: 236-244.

- Clark, D. A. & D.B.Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological monographs* 62: 315-344.
- Clark, D.B., D.A. Clark, P.M. Rich, S. Weiss & S. F. Oberbauer. 1996. Land-scape evaluation of understory light and canopy structure. Methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 747-757
- Coley P. D. & A. J. Barone. 1996. Herbivore and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Comita, L. S., R. Condit & S.P. Hubbell. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95: 482-492.
- Connell, J. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Págs. 298-310 en: den Boer & G. Gradwell. (eds) *Dynamics of populations*. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dinamics of Numbers in Populations. Oosterebeek. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.
- Coomes, D.A. & P.J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed size variation withing functional groups. *Trend in Ecology and Evolution* 18: 283-291.

- Dale, M.R. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, U.K.
- Denslow J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Diggle, P.J. 2003. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Second Edition. Arnold Publishers. London, G.B.
- Domínguez, C. A. & R. Dirzo 1995. Plant herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. Págs. 304 – 325 en: S. H. Bullock, E. Medina & H. A. Mooney (eds), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Dos Santos, S., I. Válio. 2002. Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian tropical forest. *Revista Brasil. Bot.* 25: 89-92
- Eichhorn, M. P., S. G. Compton & S. E. Hartley. 2006. Seedling species determines rates of leaf herbivory in a Malaysian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 22:513–519.
- Ferraz, I. D. K., N. Leal, A. M. Imakawa, V. P. Varela & F. C. M. Piña-Rodrigues. 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies

madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 34: 621- 633

Fragoso, J.M. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85: 519-529.

George, L.O. & F.A. Bazzaz. 1999 (a). The Fern Understory as an Ecological Filter: emergence and Establishment of Canopy-Tree Seedlings. *Ecology* 80:833-845

George, L.O. & F.A. Bazzaz. 1999 (b). The Fern Understory as an Ecological Filter: Growth and Survival of Canopy-Tree Seedlings. *Ecology* 80: 846-856

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

Hartgerink, A.P. & F.A. Bazzaz. 1984. Seedling-scale environmental heterogeneity influences individual fitness and population structure. *Ecology* 65: 198–206.

Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. Págs. 97-136 en: Crawley, M.J. (ed.), *Plant Ecology*. Second edition. Blackwell Science, Oxford

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

- Karageorgou, P. & Y. Manetas. 2006. The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light. *Tree Physiology* 26: 613-621.
- Kitajima, K. & C. K. Augspurger. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology* 70: 1102-1114
- Kozlowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* 1: 1-29
- Leps, J. & P. Smilauer. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press. USA.
- Metz, M.R., L. S. Comita, Y. Chen, N. Norden, R. Condit, S. P. Hubbell, I. Sun, N. S. bin Md. Noor & S. J. Wright. 2008. Temporal and spatial variability in seedling dynamics: a cross-site comparison in four lowland tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 24:9–18.
- Montgomery, R.A. & Chazdon. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165-174
- Nagashima, H., I. Terashima & S. Katoh. 1995. Effects of plant density on frequency distributions of plant height in *Chenopodium album* stands: Analysis based on

continuous monitoring of height-growth of individual plants. *Annals of Botany* 75: 173-180.

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

Norghauer, J. M., J. R. Malcolm & B. L. Zimmerman. 2008. Canopy cover mediates interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of Ecology* 96: 103-113.

Paine C.E.T & H. Beck. 2007. Seed predation by neotropical rainforest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology* 88:3076–3087

Paine, C.E.T. & K. E. Harms. 2009. Quantifying the effects of seed arrival and environmental conditions on tropical seedling community structure. *Oecologia* 160:139–150

Perry, G.L. 2004. SpPack: spatial point pattern analysis in Excel using Visual Basic for Applications (VBA). *Environmental Modelling & Software* 19:559-569.

Perry, G.L.W., B.P. Miller & N.J. Enright. 2006. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology* 187: 59-82

- Perry, J.N. 1995. Spatial Analysis by Distance Indices. *The Journal of Animal Ecology* 64: 303-314
- Perry, J. N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1008-1017.
- Perry, J. N. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecological Letters* 2: 106–113.
- Perry, J. N. & P. Dixon. 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* 9: 133-141.
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62: 244-251
- Rankin-de-Merona, J.M. & D.D. Ackerly. 1987. Estudos populacionais de árvores em florestas fragmentadas e as implicações para conservação in situ das mesmas na floresta tropical da Amazônia central. *IPEF* 35:47-59.
- Sayer, E.J. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* 81: 1-31
- Still, M.J. 1996. Rates of mortality and Growth in three groups of dipterocarp seedlings in Sabah, Malaysia. Págs. 315-332 en: Swaine, M.D. (ed), *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO & Parthenon Publishing Group. Paris, Francia.

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

Willson, M. F.1992. The ecology of seed dispersal. Págs. 61-85 en: M. Fenner (ed.),
Seeds, The ecology of regeneration in plant communities. Cab International.UK.