

Capítulo 3

Los Bosques Primarios y su Productividad

Se considera bosque primario aquel que ha existido sin perturbaciones humanas significativas u otros disturbios durante períodos que exceden el largo normal de la vida de los árboles maduros (de 60 a 80 años según FAO) (Anón. 1982c). En tales bosques relativamente estables, se desarrollan relaciones funcionales de preferencia, tolerancia, capacidad e interdependencia entre organismos, las cuales no se evidencian de otro modo. Tales bosques son autosostenibles y poseen valor ecológico y económico para la sociedad. Se cree que los bosques primarios alcanzaron su extensión máxima durante una pequeña fracción de los últimos dos millones de años (Whitmore 1982). Muchos de ellos deberían de ser preservados a perpetuidad. Como única fuente de información sobre las relaciones entre el bosque y el medio ambiente, los bosques primarios y sus dinámicas ameritan un estudio a profundidad, ya que significan puntos de referencia para establecer las pautas del manejo silvicultural.

Este capítulo describe las características de los bosques primarios más significativas para la productividad. Hay una larga historia de estudios ecológicos en estos bosques en los trópicos; algunos de los más completos son el de Jones (1956) en África Occidental y Schulz (1960) en Surinam. Más recientemente, se ha estudiado la ecología de los bosques húmedos de Puerto Rico (Odum y Pigeon 1970), del Amazonas (Fittkau y Klinge 1973) y del Extremo Oriente (Sutton et al. 1983, Whitmore 1984), entre otros.

El ambiente físico de los ecosistemas forestales determina el patrón y la tasa de cambio, y establece límites al desarrollo del ecosistema (Odum 1969). A su vez, el ecosistema mismo puede modificar el ambiente físico. La sucesión culmina en un grado máximo de homeóstasis, mediante la cual las respuestas orgánicas del ecosistema tienden a compensar los cambios ambientales. El bosque primario se autoprotege al máximo de las perturbaciones. Además, en función de la energía disponible, el bosque primario alcanza una biomasa y una interacción máxima o casi máxima entre los organismos. Tal interacción incluye la competencia, que significa la supresión de uno de los organismos involucrados; el comensalismo, que beneficia a uno de los organismos sin suprimir al otro y el mutualismo, que beneficia a más de un organismo (Longman y Jenik 1974).

Según Holling (1973), los bosques primarios tienen resiliencia (la capacidad de absorber cambios y persistir

a pesar de ellos) y estabilidad (la capacidad de volver a un estado de equilibrio después de una perturbación temporal).

Comparados con otros bosques, los bosques primarios generalmente alcanzan un equilibrio relativamente estable entre la producción bruta y la respiración, baja producción bruta en relación con la biomasa en pie, alta cantidad de biomasa en relación con el flujo de energía, baja producción neta (rendimiento), cadenas alimenticias reticulares y no lineales, grandes volúmenes de material orgánico, nutrientes inorgánicos intrabióticos, alta diversidad, estratificación bien organizada y heterogeneidad espacial, nichos de especialización estrechos, organismos grandes, ciclos de vida largos y complejos, ciclos cerrados de minerales, lento intercambio de nutrientes con el ambiente, producción cualitativa en vez de cuantitativa, simbiosis interna desarrollada y buena conservación y estabilidad de los nutrientes (Odum 1969).

Por muy válidos que sean estos conceptos, la visión tradicional del bosque virgen, como un sitio a salvo de daños no es realista (Spurr y Barnes 1980). Disturbios, y aún desastres en gran escala, son naturales y frecuentes durante el curso de vida de la mayoría de los árboles forestales. La inestabilidad del bosque es inevitable, aún en el Amazonas, donde los cambios climáticos y la intervención de las tribus debe haberse dado durante la vida de los árboles más antiguos. Por ello, se debe ser cuidadoso al clasificar a un bosque tropical como primario, ya que siempre existe la posibilidad de que haya habido intervención humana en el pasado (Catinot 1974).

La siguiente descripción de los ecosistemas se ha adaptado de Odum (1972). Los componentes estructurales incluyen el régimen climático, sustancias inorgánicas involucradas en los ciclos minerales, compuestos orgánicos, formas de vida autotróficas (auto-alimenticias), y formas heterotróficas (alimentadas por otros). Las formas de vida heterotróficas incluyen organismos fagótrofos o macro-consumidores; por lo general, animales que se comen a otros organismos y saprótrofos, microorganismos que descomponen materia orgánica. Las partes vivientes y no vivientes de los ecosistemas están tan interrelacionadas que es difícil separarlas.

La mayoría de los ecosistemas tropicales húmedos son tan complejos, que su funcionamiento no puede ser

estudiado por investigaciones tradicionales de “a un problema, una solución”. Para entenderlos quizás sea necesario usar sistemas de investigación que involucren el uso de modelos matemáticos y cibernéticos (Odum 1972).

Gran parte de las investigaciones ecológicas quizás parezcan ser periféricas a la productividad forestal, pues su interés principal es meramente científico, como por ejemplo, los microbios del suelo y las plantas del estrato inferior, índices de área foliar, hojarasca, biomasa y productividad bruta en términos inciertos en cuanto al volumen útil de la madera (Harper 1977). Si bien los forestales han estudiado el bosque principalmente para determinar cuánta madera útil son capaces de producir, los ecólogos están más interesados en el funcionamiento de los bosques como sistemas, lo cual es de utilidad parcial para los forestales. Los ecólogos han demostrado que la sociedad incurre en mayores gastos a consecuencia del maltrato o destrucción de los bosques, y están explicando fenómenos que, hasta ahora, ni los forestales ni ningún otro profesional entendían bien ni habían estudiaban a fondo.

El bosque primario, un ideal ecológico, no constituye un ideal de producción capaz de satisfacer las necesidades humanas. La evolución tiende a favorecer a especies en particular más que al bosque en su conjunto (Harper 1977). Sería sorprendente si actividades que buscan favorecer a un individuo en vez de a otro, también maximizaran el funcionamiento de la población en general, como un dios capaz de satisfacer todos los deseos humanos. Por consiguiente, la producción de la

población entera requiere que se compensen los avances con los que la evolución ha favorecido a especies individuales. Un ejemplo podría ser la necesidad de reducir la densidad del bosque para acelerar las tasas de crecimiento de los árboles seleccionados para la próxima cosecha. Estas modificaciones se pueden aplicar en bosques primarios; pero, una vez intervenido, el bosque deja de ser primario.

Se estima que en 1980, los bosques primarios y secundarios antiguos de 76 países tropicales del mundo abarcaban una superficie estimada de más de 6 millones km² (Anón. 1982a; Cuadro 3-1), lo que significaba casi el 76% de los bosques potencialmente productivos de esos países. Para el neotrópico, el porcentaje correspondiente era del 87%; entre 1980 y 1990 se talaron 2,4 millones ha de bosque latifoliado (Anón. 1993b), por lo que para 1990, el bosque sin disturbar abarcaba 450 millones ha.

Estructura del bosque

La estructura del bosque tiene que ver con los tamaños, ubicación relativa y tipos de formas de vida. La descripción que se presenta es de aplicación en los bosques húmedos principalmente (Fig. 3-1). Un resumen de los contrastes estructurales entre los bosques primarios húmedos y secos, tropicales y subtropicales aparece en el Cuadro 3-2.



Fig. 3-1.—El dosel de los bosques húmedos a elevaciones bajas está formado por las copas anchas de los árboles, según se ilustra con este bosque de Panamá.

Cuadro 3.1—Extensión de los bosques tropicales no perturbados en 1980

Región y número de países involucrados	Área de bosque productivo no perturbado* (miles ha)
América—33	454,507
África—37	118,450
Asia—16	99,033
Total—86	671,990

Fuente: Anón. 1982e.

*Los bosques productivos no perturbados son bosques primarios cerrados o bosques secundarios no aprovechados durante al menos 60 años, en terrenos sin impedimento legal para producir madera para la industria.

Cuadro 3.2—Contrastes estructurales entre bosques húmedos y secos

Característica estructural	Bosque húmedo ^a	Bosque seco ^b
Altura del dosel (m)	20–84	10–40
Estratos del dosel (No.)	3 or more	1–3
Índice sup. foliar (m ² /m ²)	5–8	3–7
Uniformidad	Uniforme	en parches
Cubierta vegetal del suelo	<10%	baja/alta
Área basal (m ² /ha)	20–75	17–40
Biomasa vegetal (t/ha)		
Troncos y ramas	209–1,163	28–266
Hojas	7–10	2–7
Raíces	11–135	10–45
Total	269–1,186	78–320

Fuente: Murphy y Lugo 1986.

^aPrecipitación anual de >200 cm; razón de evapotranspiración potencial/precipitación >1.

^bPrecipitación anual 50 a 200 cm; razón del evapotranspiración potencial/precipitación <1.

Los bosques pluviales, según Baur (1964b), generalmente alcanzan una altura de 25 m; 40 m los bosques semi-perennes, 50 m los bosques perennes estacionales y de 40 a 60 m los bosques pluviales ecuatoriales. Un árbol alto de la especie *Koompassia excelsa*, registrado en el bosque tropical de Malasia, alcanzó 84 m de altura (Foxworthy 1927, citado por Longman y Jenik 1974). En zonas secas y a mayores elevaciones, los bosques tropicales tienden a alcanzar alturas menores (Fig. 3-2). En Venezuela, árboles con diámetro a la altura del pecho (dap) de 10 cm y más, a 3000 m de elevación, alcanzan una altura promedio de 10 m; por encima de esa elevación la altura disminuye hasta 5 m (Veillon 1965).

Densidad del bosque. La densidad del bosque se mide por la cantidad y tamaño de los árboles, y el área basal (volumen por unidad de área terrestre).

Cantidad y tamaño de los árboles. La cantidad de árboles por unidad de terreno que han alcanzado un cierto diámetro a la altura del pecho constituye una medida significativa de la densidad forestal (Schulz 1960). En los bosques primarios tropicales húmedos, la cantidad de árboles por unidad de terreno es bastante uniforme (Cuadro 3-3; Heinsdijk 1957, Wyatt-Smith 1949b).



Fig. 3-2.—En suelos superficiales, como estos en colinas de piedra caliza en Puerto Rico, los bosques son de baja estatura y las copas de los árboles son bajas y anchas.

La cantidad de árboles con dap de 10 cm o más, por unidad de área varía con el sitio. Para los bosques estacionales, el promedio es de casi 500 árboles por hectárea; para bosques sub-montanos, el promedio es de hasta 1000 árboles por hectárea (Baur 1964a). En Venezuela, la cantidad varía con la altitud (Cuadro 3-4; Veillon 1965).

En bosques primarios, la mayoría de los árboles son pequeños (Fig. 3-3). Un muestreo extensivo de los bosques del Amazonas (Heinsdijk 1957) reveló que casi la mitad de los árboles se ubican en la clase más baja (Cuadro 3-5). A mayores latitudes, esta proporción es menor (Baur 1964a). Los rodales en los bosques tropicales húmedos muestran consistencia; Dawkins

Cuadro 3.3—Número de árboles por hectárea en bosques tropicales seleccionados

Ubicación	Número de árboles	
	Dap >10 cm	Dap >25 cm
Guayana	235	— ^a
Costa del Marfil	214	— ^a
Malasia	232	— ^a
Amazonas brasileño		
Madeira-Tapajós	— ^a	12–117
Tapajós-Xingú	— ^a	119–127
Xingú-Tocantins	— ^a	63–121

Fuente: Heinsdyk 1957, Wyatt-Smith 1949a.

^aNo se contó.

Cuadro 3-4.—Árboles de ≥ 10 cm dap, por altitud en Venezuela

Altitud (m)	Número de árboles por hectárea
50–600	133
600–1,600	184
1,600–3,000	253
3,000–3,300	189

Fuente: Veillon 1965.

(1959) encontró gran uniformidad en el número de árboles por tamaño en los bosques tropicales primarios altos; con esa información elaboró el cuadro de rodales de bosque pantropical (Cuadro 3-6).

Gran cantidad de árboles empiezan a crecer, pero pocos llegan a alcanzar gran tamaño, aunque muchos, desde luego, son de tamaño pequeño al alcanzar la madurez. El destino de cada árbol depende de su capacidad de tolerar o dominar a sus vecinos, lo que a su vez depende, en parte, de la capacidad relativa de su sistema radicular para obtener agua y nutrimentos, y de sus copas de alcanzar una iluminación adecuada.

En muestras grandes de bosque primario, la razón del número de árboles por clase diamétrica en función de la



Fig. 3-3.—Los bosques húmedos primarios típicamente están compuestos de muchos árboles pequeños que crecen bajo el dosel formado por unos pocos árboles grandes.

Cuadro 3-5.—Distribución de los árboles por clase de tamaño en los bosques amazónicos (número de árboles por ha)

Subregión	Clase diamétrica (cm)		
	25–34	35–44	>45
Madeira-Tapajós	54–58	30–31	27–30
Tapajós-Xingú	53–55	32–33	31–41
Xingú-Tocantins	33–60	14–29	16–39

Fuente: Heinsdijk 1957.

clase más pequeña siguiente tiende a ser constante en toda la gama de tamaños de árboles. El cociente aritmético, o razón “q”, según de Liocourt (Amobi 1973, Harper 1977), se describió en el capítulo anterior. Si estas razones son similares a través de la gama entera de clases diamétricas, se considera que el rodal está equilibrado, pues la mortalidad sufrida en cada clase se compensa, aparentemente, con la cantidad de árboles que ingresan de la clase inferior. Se considera que el rodal es positivo si las clases más pequeñas exceden, en cuanto a número de árboles, a las clases precedentes por una razón mayor que la del extremo superior de la gama de diámetros a la altura del pecho, debido a que el crecimiento interno, aparentemente, es más que adecuado para la producción de reemplazos. La tendencia inversa, o negativa, sugiere que la regeneración es de algún modo deficiente.

Cuadro 3-6.—Bosques altos pan-tropicales

Clase diamétrica (cm)	No. de árboles por hectárea
10	247.0
20	101.0
30	42.0
40	20.0
50	11.0
60	7.2
70	4.9
80	3.5
90	2.5
>100	5.4

Fuente: Dawkins 1959.

Nota: Por bosques altos se entienden los bosques húmedos primarios cerrados.

Por lo general, los bosques húmedos de la India son equilibrados (Mathauda 1953), mientras que los bosques dipterocarpáceos del Asia y del Pacífico son positivos; una circunstancia de gran importancia para su cultivo.

En África, se descubrió que la relación logarítmica constante entre dap y número de árboles se aplica mejor a especies de árboles tolerantes a la sombra (Jones 1956, citado por Longman y Jenik 1974). Sin embargo, los árboles emergentes que demandan luz presentaban una carencia de tamaños medianos y pequeños. Aún las especies emergentes más tolerantes no presentaban una cantidad de plántulas suficiente, sobreviviendo sólo cerca de pequeños claros o aperturas en el dosel (Jones 1955, 1956). En otras partes, una distribución bimodal de las frecuencias de árboles no es desconocida (Harper 1977); los dos modos son representados por árboles dominantes y suprimidos. Baur (1964b) explicó la ausencia de árboles de tamaño mediano debido a distintas tasas de crecimiento, suponiendo que los árboles pasan por el tamaño mediano más rápidamente que por los tamaños pequeño y grande. Según Jones (1955, 1956), la razón de esa ausencia de tamaños medianos se debe a que el reclutamiento de árboles se había discontinuado en algún momento pasado.

Schulz (1960) atribuyó la falta de árboles pequeños de *Goupia* en Surinam a acontecimientos históricos que produjeron irregularidades en la regeneración. Sin embargo, descubrió que en Mapane, los bosques mesofíticos de llanura, por lo general, estaban muy bien equipados con árboles de tamaños pequeños e intermedios.

Área basal. El área basal total de todos los fustes de árboles con corteza por unidad de área, medida a la altura del pecho, constituye una medida de la densidad del bosque que refleja la cantidad de árboles y su tamaño. Aún si no se miden las alturas, el área basal es un buen índice del volumen relativo de madera. En bosques tropicales primarios húmedos, el área basal de todos los árboles con dap de 10 cm o más, comúnmente varía de 35 a 45 m²/ha, con valores extremos de hasta 70 m²/ha (Baur 1964a). El área basal puede variar con la elevación sobre el nivel del mar; un estudio en Venezuela con árboles de =25 cm dap arrojó un promedio de 22 m²/ha a elevaciones entre 50 y 600 m; de 28 a 31 m²/ha entre 600 y 3000 msnm y sólo 18 m²/ha a elevaciones de 3000 a 3300 msnm (Veillon 1965).

Volumen del fuste. El volumen del fuste -generalmente basado en el diámetro de los árboles, la altura total o comercial y en alguna expresión de la forma del tronco- expresa el rendimiento potencial de un bosque. En la práctica, se deben usar límites realistas por especies, diámetro mínimo del tronco y descuentos por corteza y defectos.

Los volúmenes de madera del fuste en los bosques primarios tropicales húmedos típicamente varían entre 290 y 525 m³/ha (Leigh 1975). En África Occidental, la variación es de 275 a 425 m³/ha (Catinot 1974); en Puerto Rico, de 145 a 365 m³/ha, y si se añade la madera de las ramas de hasta 2,5 cm de diámetro, la variación aumenta entre 180 y 440 m³/ha.

El volumen del fuste, comúnmente medido a un diámetro de 7 cm por encima de la corteza, tiene una relación relativamente constante con el volumen total de madera (madera de tronco y ramas), según Dawkins (1967). La relación entre los dos arroja un factor promedio de 1,3, aplicable a bosques muy diferentes; la variación máxima es de 1,1 a 1,5. El volumen de madera sin corteza del tronco y de las ramas, bajo ciertas condiciones, se correlaciona muy estrechamente ($R^2 = 0,991$) con el producto del área basal por la altura total del árbol (Dawkins 1964a).

El resultado obtenido al multiplicar el dap al cuadrado por la altura es una buena manera de estimar el volumen del árbol sobre el nivel del suelo (Dawkins 1961b). La siguiente fórmula

$$V = 0,0368 + 0,545 (D^2H)$$

Donde, V = volumen con corteza, D = diámetro (m) y H = altura (m), arrojó un coeficiente de correlación de 0,986, o un factor práctico de forma de 0,6 D²H, para 30 árboles de nueve especies de los bosques muy húmedos montanos de Puerto Rico. En ciertos bosques, un factor de forma de 0,7 es quizás más exacto. En Tailandia, se encontró una buena relación logarítmica entre el producto del dap al cuadrado por la altura total y el peso seco del tronco (Kira y Ogawa 1971).

La relación entre el área basal del rodal y el volumen de madera del tronco es determinada por la altura del tronco. En Puerto Rico, se encontró que esta relación varía de 6,2 a 7,0 m³/m² en bosques primarios húmedos,

cuya área basal varía de 20 a 40 m²/ha (Odum y Pidgeon 1970). En Venezuela, la relación varía con la elevación, arrojando promedios de 8,7 m³/m² para bosques entre 50 y 600 msnm; 9,7 m³/m² para bosques entre 600 y 1600 msnm, y 7,4 m³/m² entre 1600 y 3000 msnm (Veillon 1965).

Biomasa. El reciente interés en la biomasa, como medida de los recursos de un bosque, se puede atribuir a tres causas principales (Parde 1980): 1) incremento en la producción de productos de fibra y tableros de madera, los que se miden más adecuadamente por peso que por volumen; 2) mayor interés en la productividad biológica de los ecosistemas forestales, la cual se mide en peso seco de biomasa, y 3) mayor interés en la energía y en la química de la madera, debido a la creciente escasez de combustibles fósiles.

Muchas formas de vida, aparte de los árboles, conforman la biomasa. Lianas leñosas y matapalos (árboles que crecen sobre otros en busca de apoyo) son comunes en bosques primarios de climas muy húmedos y secos. Otras formas comunes son las plantas hemiepífitas (plantas que comienzan en otras plantas), epífitas, insectívoras y geófitas; todas estas son abundantes en los climas muy húmedos. La biomasa también incluye a la fauna, un componente del bosque tropical comúnmente subestimado.

Desgraciadamente, el término biomasa no se usa siempre en un mismo sentido; por ello, las comparaciones entre estudios sobre biomasa se deben efectuar cautelosamente. La biomasa total es sólo parcialmente fitomasa (la porción de tejido vegetal vivo o muerto). Aunque el término biomasa se refiere a organismos que existen sobre y debajo del suelo, la práctica común es evaluar sólo la biomasa sobre el nivel del suelo, ya que es difícil medir o usar el material del subsuelo. La biomasa puede expresarse en términos de peso verde o seco al horno, preferiblemente este último. Dos variables son de naturaleza crítica para las conversiones del volumen a biomasa: la gravedad específica de la madera y su contenido de humedad. La gravedad específica de madera secada al horno varía de 0,2 a 1,3, dependiendo de la especie y del sitio; en promedio, la gravedad específica de las maderas del bosque muy húmedo está alrededor de 0,6. En bosques de Colombia y Panamá se determinó un contenido de humedad de madera verde entre 48 y 67% (Golley *et al.*

1975). Un estudio de 59 especies en Puerto Rico demostró una variación desde 37% para *Bucida buceras* hasta 242% para *Ceiba pentandra* (Longwood 1961).

En la ex-Unión Soviética, hoy Rusia, se dio una controversia sobre la medición del crecimiento del bosque por medio de la fitomasa (peso), según Dylis (1971). Se consideraba que esa medida refleja la demanda por bosques de manera indirecta, como sistemas para la transformación de energía radiante, aire, agua y minerales. Los recursos forestales también se caracterizan por el volumen, superficie, estructura interna, composición química y contenido de energía. En Rusia, la fitomasa de los bosques secundarios de especies latifoliadas representa entre la mitad y dos tercios de la fitomasa de los bosques primarios mixtos de especies latifoliadas y coníferas. Sin embargo, los bosques secundarios son más útiles para los seres humanos, porque la mayor parte de la fitomasa se encuentra en el tronco de los árboles (Dylis 1971). La biomasa total, en peso seco al horno, proveniente de bosques primarios tropicales húmedos de tierras bajas varía de 300 a 1000 t/ha (Bazilevich y Rodin 1966, Fittkau y Klinge 1973, Young 1976). Para sabanas húmedas, el rango va de 60 a 100 t/ha, y 30 t/ha para sabanas secas.

Cerca de Manaus en la cuenca del Amazonas, donde la precipitación anual promedio es de 180 cm, se determinó en una parcela del bosque primario un peso verde de fitomasa encima del suelo de 1000 t/ha, y un volumen adicional de 280 t/ha bajo el nivel del suelo (Fittkau y Klinge 1973). El total de la biomasa animal fue sólo de 0,2 t/ha, la mitad proveniente de la fauna del suelo.

Algunas fórmulas comunes usadas para medir el volumen de los árboles también se pueden adaptar para dar el peso (Crow 1978). Por ejemplo, $V = a + bc^2$, o bien, $V = ac^b$, en las cuales a y b son constantes y c el dap (Parde 1980). Para rodales enteros, el uso de 5 a 10 árboles cuidadosamente elegidos de tamaño promedio, quizás sea suficiente. Otro método es talar, secar y medir la biomasa de muestras representativas del bosque y luego de aplicar el resultado obtenido por hectárea al área entera. También se puede medir un conjunto de árboles de distintos diámetros (30 o más) para producir tablas de regresión y masa, similares a las que comúnmente se usan para volúmenes.

Estratificación. Los ecosistemas del bosque primario tropical son complejos, tanto en sentido vertical como horizontal. Los árboles, las otras plantas y aún la fauna pueden ser estratificados verticalmente. La estratificación de las plantas se expresa mejor en términos de su altura en la madurez, pues en cualquier sitio la presencia de árboles inmaduros puede confundir la estratificación. En los bosques tropicales se reconocen cinco o más estratos, en comparación con dos o tres en los bosques de zonas templadas (Richards 1952). Una razón es la mejor distribución de la luz en el bosque tropical, debido al dosel alto, la larga duración de la estación de crecimiento y la mayor intensidad de la luz solar, producto de un mayor ángulo medio de incidencia (Terborgh 1973). Otras razones postuladas para explicar la multiestratificación de los bosques tropicales (Smith, A.P., 1973), incluyen las siguientes:

1. Uso óptimo de la luz, porque los estratos de hojas separados verticalmente por 50 a 70 veces el diámetro de las hojas superiores, permite que las plantas inferiores escapen de la sombra.
2. Una mayor fotosíntesis, debido a que las aperturas entre los estratos hacen disponible una mayor cantidad de dióxido de carbono.
3. Una mejor polinización o dispersión de semillas, porque se crean rutas aéreas seguidas por insectos, aves y murciélagos.
4. Una selectividad intensificada y una interdependencia entre especies.
5. Árboles emergentes aislados o en grupos producen una superficie irregular del dosel superior que contribuye a la ventilación de las copas y favorece el mayor tamaño de las hojas superiores, lo cual les permite capturar mayor cantidad de energía y agua de lo que sería posible con doseles regulares.

Whitmore (1981) llamó la atención sobre la apariencia de la estratificación que resulta de la regeneración en claros, donde se producen grupos adyacentes de especies pioneras, de segunda generación y grupos de árboles maduros.

Horn (1971) indicó que, ya que sólo se necesita el 20% de la luz plena para el crecimiento de los árboles, los estratos separados por alturas adecuadas pueden coexistir, sin interferir los unos con los otros.

Teóricamente, podrían fotosintetizar el doble que un sólo estrato. Para ser eficientes, las hojas de un estrato único deberían distribuirse regularmente, sin ningún traslazo.

El número de estratos de la vegetación se relaciona con la humedad y calidad del suelo; cuanto menos favorables son las condiciones, tanto menor es la cantidad de estratos (Baur 1964a). Los manglares constituyen un caso extremo, ya que comúnmente consisten de un solo estrato.

Los estratos arbóreos no son siempre reconocibles. Leigh (1975) llegó a la conclusión de que la estratificación existe, pero que es imposible de distinguir objetivamente. Schulz (1960) consideraba que la clasificación de estratos de los bosques húmedos de Surinam era de carácter arbitrario. Baur (1964b) llegó a la conclusión que los estratos generalmente son de naturaleza discontinua, ya que surgen a consecuencia de los claros o aperturas.

Esperar estratos bien definidos y claramente visibles en todas las partes del bosque es negar la capacidad de regeneración continua de todas las especies arbóreas. Pero concluir que la estratificación no existe por las diferencias entre un lugar y otro, a consecuencia de la recuperación en los claros, es el otro extremo. Cualquiera que sea su significado práctico, parece que los estratos existen en la mayoría de los bosques tropicales cerrados, si se aceptan los criterios de Newman (1954): 1) ausencia de árboles inmaduros en los estratos superiores; 2) se considera que un árbol ha llegado a la madurez cuando ya no produce ramas laterales; 3) la altura del estrato se define como el límite inferior de las ramificaciones permanentes.

Richards (1983) opina que en materia forestal, las divisiones de un continuum, tanto las objetivamente demostrables como las puramente arbitrarias, constituyen una simplificación extrema. En el bosque pluvial mixto, por ejemplo, los estratos no son evidentes, aunque a veces existen grandes cantidades de árboles de ciertas clases de altura. Los límites entre estratos son generalmente arbitrarios y no se pueden definir objetivamente; por eso, Richards concluye que es más importante reconocer la variación en la densidad del follaje en distintos niveles, la cual es mayor en el estrato inferior.

A pesar de las dificultades para identificar estratos arbóreos, Baur (1964b) define los bosques tropicales en

función del número de estratos. Para los bosques pluviales ecuatoriales no menciona un estrato emergente, pero sí dos o tres estratos de árboles y dos estratos de arbustos; para bosques perennes estacionales menciona la existencia de emergentes y tres estratos arbóreos; además, dos o tres estratos en los bosques pluviales semiperennes y submontanos, y dos estratos en los bosques xerofíticos y pantanosos.

Se han identificado cinco estratos en bosques primarios al noreste de Manaus, Brasil (Klinge y Rodrigues 1973); los datos sobre alturas y peso verde de la fitomasa aparecen en el cuadro 3-7.

Jones (1956) llegó a la conclusión que el 21% de las especies emergentes de los bosques pluviales de Nigeria son muy demandantes de luz, por lo que están poco representadas en los estratos inferiores. Un 45% es abundante en el estrato inferior pero escaso en el estrato intermedio, y cerca del 32% disminuyen en abundancia del estrato inferior al emergente. Otros datos de Nigeria (Kio 1979) demuestran que dos tercios del volumen en bosques húmedos de viejo crecimiento se hallan por debajo del estrato superior, lo cual representa una reserva de madera de utilización probable.

Forma de los árboles. Sharma (1976) examinó la fitomasa arbórea de varias secciones de *Buchenavia lanzan* y *Shorea robusta* en los bosques secos deciduos de la India. En estos árboles relativamente pequeños, la proporción de madera en las ramas fue significativamente mayor en las clases de árboles más grandes (Cuadro 3-8). Otras relaciones fueron variables, aunque para todos los tamaños, el tronco contenía más de la mitad de la masa total.

Cuadro 3.7.—Estratos y fitomasa arbórea en Manaus, Brasil

Altura del estrato (m)	Fitomasa fresca	
	Peso medio (t/ha)	Porcentaje
24–35	190	28
17–26	400	58
8–14	77	11
4–6	16	2
2–3	5	1
Total	688	100

Fuente: Klinge y Rodrigues 1973.

Sistema radicular. Evidentemente, la porción de la fitomasa arbórea total, perteneciente al sistema radicular en bosques primarios, varía con las condiciones locales. Un estudio mundial indica que las raíces constituyen del 19 al 23% de la biomasa total (Bazilevich y Rodin 1966). Sin embargo, en un bosque mixto de bajura dominado por árboles de dipterocarpáceas en Malasia, las raíces constituían sólo el 7% (65 t/ha) del peso seco de los árboles (Brunig 1967). En un bosque perenne estacional de Camboya, las raíces constituían el 16% de la fitomasa arbórea (Hozumi *et al.* 1969), en tanto que en bosques estacionales perennes de tierra firme cerca de Manaus, Brasil, el porcentaje fue del 27% (Fittkau y Klinge 1973, Klinge y Rodrigues 1973). En climas secos, los árboles desarrollan sistemas de raíces más extensos (Kozlowski 1982). Longman y Jenik (1974) reconocen cuatro tipos de sistemas radiculares de árboles dicotiledóneos: 1) raíces gruesas horizontales, comúnmente fusionadas para formar raíces laminares o “contrafuertes”, sin raíz principal; 2) lo mismo, pero con raíz principal; 3) raíces débiles superficiales con una raíz principal prominente; 4) numerosas raíces aéreas, como zancos y una red de raíces subterráneas más débiles. Las raíces grandes y gruesas aparentemente proporcionan anclaje y transporte de nutrientes, en tanto que las raíces finas absorben nutrientes y agua. En un suelo latosol, cerca de Manaus, se encontró el 25% de las raíces finas entre la capa de hojarasca sobre el nivel del suelo (Klinge 1973).

Las llamativas raíces tipo gambas distinguen a los bosques tropicales húmedos de los bosques de la zona templada (Leigh 1975). Las raíces en forma de gambas y de zancos son muy comunes en los bosques pantanosos y en los manglares. Los árboles del estrato superior son los que más comúnmente producen raíces tipo gambas; las raíces tipo zanco pueden ocurrir en cualquier parte. En bosques subtropicales con bajas temperaturas, el tipo gambas es menos común (Baur 1964a). Se supone que las gambas ayudan a aumentar la estabilidad del árbol, pero su función no ha sido completamente demostrada (Longman y Jenik 1974). Los matapalos producen una forma de raíz que se desliza sobre la superficie del suelo, la cual es común en los bosques húmedos.

Troncos. En términos de la masa, los troncos constituyen el componente más grande del árbol. En un bosque primario cerca de Manaus, los troncos representan el 50% del peso total del árbol y el 68% del peso sobre el nivel del suelo; aproximadamente 295 t/ha de peso seco (Fittkau y Klinge 1973, Klinge *et al.* 1975).

Cuadro 3-8.—Porcentaje de fitomasa por componente arbóreo de dos especies de árboles en la India

Dap (cm)	Porcentaje del peso total				Peso fresco total (kg)
	Raíces	Tronco	Ramas	Hojas	
<i>Shorea robusta</i>					
3-6	18	66	10	6	6
13-16	22	66	7	5	77
22-25	22	54	19	5	291
<i>Buchenavia lanzan</i>					
3-6	25	59	6	10	5
13-16	12	75	8	5	53
22-25	11	54	30	5	184

Fuente: Sharma 1976.

En los bosques muy húmedos subtropicales de Puerto Rico, los troncos constituyen el 58% del peso total de los árboles y el 77% del peso sobre el nivel del suelo (Ovington 1972). En los bosques perennes estacionales de Camboya, los porcentajes correspondientes son 56 y 67%, o aproximadamente 135 t/ha de peso seco. En terrenos boscosos bajos tipo “miombo” en Katanga, en lo que hasta hace poco se conocía como Zaire, los troncos constituyen sólo el 44% del peso del árbol sobre el nivel del suelo, un indicador del tamaño corto del tronco y la gran ramificación, característica de árboles que crecen en condiciones secas (Malaisse *et al.* 1972).

Klinge y Rodrigues (1973) determinaron el peso verde sobre el nivel del suelo de árboles provenientes de bosques perennes estacionales en la Amazonia. Para árboles del estrato intermedio (entre 4 y 26 m sobre el nivel del suelo), los troncos representan del 61 al 67% del peso; en tanto que en el estrato de 24 a 35 m sobre el nivel del suelo, los troncos representan el 73%. Los troncos de la mayoría de los árboles de los bosques húmedos tropicales tienen forma de columna y, generalmente, son más derechos que los árboles de las especies latifoliadas de los bosques de zona templada (Leigh 1975). En una hectárea del bosque perenne cerca de Manaus, al menos el 75% de los árboles tenían troncos derechos de 8 m, y casi el 10% eran de 16 m o más (Prance *et al.* 1976). Además, la disminución progresiva del tronco es menor que en muchos otros tipos de bosques (Baur 1964a). La medición de la disminución progresiva de una mezcla de postes provenientes de un bosque muy húmedo de Puerto Rico rindió los siguientes promedios:

Diámetro central (cm)	Tronco
	Disminución promedio (cm/m)
10	1.1
20	1.4
30	1.7
40	1.9
50	2.2
60	2.5

El peso de la corteza medido en un bosque dipterocarpáceo mixto constituyó el 14% del peso total, cerca de 120 t/ha, en peso seco al horno (Brunig 1967). El grosor de la corteza de troncos y ramas de 434 árboles de 41 especies provenientes del bosque muy húmedo subtropical de Puerto Rico mostró un valor promedio de 0,6 cm para tallos de 10 cm de diámetro; 1,3 cm para troncos de 30 cm de diámetro, y 1,4 cm para troncos de 60 cm de diámetro. Para los troncos solamente, el promedio fue de 2,0 cm, con un máximo de 4,8 cm.

Ramas. El peso de las ramas varía mucho con la altura del árbol. En los bosques perennes del Amazonas, las ramas constituyen casi 128 t/ha del peso seco, o el 21% del peso verde total y el 29% del peso sobre el nivel del suelo (Fittkau y Klinge 1973, Klinge *et al.* 1975). En los bosques perennes estacionales de Camboya, los porcentajes correspondientes fueron de 26 y 31% (Hozumi *et al.* 1969). En los bosques relativamente secos de miombo del antiguo Zaire, las ramas constituían casi el 54% del peso sobre el nivel del suelo (Malaisse *et al.* 1972).

En los bosques muy húmedos de Puerto Rico y Tailandia, Crow (1978) descubrió una semejanza entre el peso del tronco y de las ramas y el resultado de multiplicar el dap por la altura del árbol. Según él, el logaritmo natural del peso de una rama seca al horno es equivalente a un coeficiente b , multiplicado por el logaritmo natural del dap al cuadrado, en centímetros cuadrados, y la altura del árbol en metros, menos una constante c . Descubrió que b y c son semejantes para ambos bosques, a pesar de la gran distancia entre los dos: 1,050 y 5,521 respectivamente para Puerto Rico y 1,027 y 5,116 para Tailandia.

La proporción que las ramas representan, varía con el tamaño del árbol y con el estrato. En bosques estacionales a lo largo del Amazonas, la proporción del peso de las ramas del árbol sobre el nivel del suelo es 26% en el estrato superior (24 a 35 m), de 31 a 34% en el estrato medio de 8 a 26 m, de 23% en el estrato medio de 4 a 6 metros, y 15% en el estrato inferior de 2 a 4 m (Klinge y Rodrigues 1973). La razón del peso de la rama en función del peso del tronco es significativa para la utilización del bosque. En bosques perennes cerca de Manaus, la razón es aproximadamente 0,43 (Fittkau y Klinge 1973, Klinge *et al.* 1975), aunque varía entre los cinco estratos arbóreos en un rango de 0,35 a 0,56; la razón más alta ocurre, de nuevo, en el estrato intermedio, entre los 8 y 14 m sobre el nivel del suelo (Klinge y Rodrigues 1973). En los bosques perennes estacionales de Camboya, la razón fue de 0,46 (Hozumi *et al.* 1969); en bosques de Tailandia, 0,29 (Ogawa *et al.* 1965), y los bosques tipo miombo del África, el peso de las ramas fue equivalente al 123% del peso del tronco, lo cual refleja la forma ramificada de los árboles en ese lugar (Malaisse *et al.* 1972).

Copas. El tamaño y la forma de las copas de los árboles influye en la productividad. Los árboles del dosel superior tienen copas horizontales poco densas; los del estrato inferior, por el contrario, tienen copas verticales y profundas. Zavitkovski *et al.* (1974) llegaron a la conclusión de que en la zona templada, la extensión vertical de las copas es significativa para la productividad, y sugirieron que se usara como indicador la razón de plenitud de copa (ancho de copa entre la altura de copa) de Assman (1970). La razón diámetro de copa/dap (índice de espacio de crecimiento de Assman) también es significativa para la tasa de crecimiento. En los trópicos, estas razones varían entre 14 y 28; las especies de alto rendimiento, típicamente tienen una razón diámetro de la copa/dap de 15 a 20, y de 25 o

más las especies de menor rendimiento (Dawkins 1963a). Assman (1970) descubrió que la razón diámetro de copa/dap es mayor para los árboles suprimidos que para los dominantes, y que esta razón declina con la edad. Dawkins (1963a) opina que en los trópicos también declina con la edad en árboles tolerantes a la sombra, pero los demandantes de luz mantienen una razón diámetro de copa/dap casi constante durante toda su vida.

Para muchas especies arbóreas de Nueva Guinea, la razón dap/ancho de copa en bosques pluviales es casi lineal, con una variación entre 21 y 23 (Paijmans 1970); la *Mora excelsa* en Trinidad (Bell 1971) y un grupo de 15 especies en Puerto Rico (Wadsworth *et al.* 1989) mostraron una razón de 22. La razón diámetro de copa grande/dap (razones de hasta 40) explican los bajos volúmenes de madera por unidad de área que producen los árboles enormes que ocurren en grupos en África (Catinot 1974).

Follaje. El follaje abarca del 2 al 5% del total de biomasa de los bosques tropicales (Bazilevich y Rodin 1966, Brunig 1967, Fittkau y Klinge 1973, Hozumi *et al.* 1969, Klinge *et al.* 1975). El peso de las hojas varía mucho con la altura sobre el nivel del suelo. Cerca de Manaus, Brasil, el peso de las hojas significa el 1% del peso aéreo total de los árboles del estrato superior, con una altura de 24 a 35 m (Klinge y Rodrigues 1973). En el segundo estrato, de 17 a 26 m de altura, las hojas constituyen el 2% del peso; el 6% en el tercer estrato, a 8-14 m, y el 46% en el cuarto estrato, a una altura de 2 a 3 m.

Las hojas de los bosques perennes primarios pesan sólo del 3 al 4% de la madera acumulada (Brunig 1967, Fittkau y Klinge 1973). Sin embargo, el peso seco de la producción anual de hojas en tales bosques es aproximadamente igual al de la madera nueva producida cada año (Jordan 1971a). En contraste, en la zona templada la producción de madera excede a la producción de hojas en 50 a 60%.

Las hojas son el centro mismo de la actividad fotosintética. La superficie foliar comúnmente se expresa en función del área de terreno en la misma unidad: el índice de superficie foliar. Estudios en la zona templada indican que existe un índice óptimo de superficie foliar, y que la productividad se ve afectada cuando el índice está por encima o por debajo de ese nivel (Zavitkovski *et al.* 1974). Los índices de superficie

foliar en bosques primarios varían de 7 en bosques estacionales hasta casi 12 en bosques pluviales, con un máximo de 22 (Golley *et al.* 1975, Hozumi *et al.* 1969, Kira *et al.* 1964). Los bosques tropicales muestran semejanzas en cuanto a formas y tamaños de hojas entre familias de plantas no relacionadas (Leigh 1975). Hojas con borde entero y puntas acuminadas prevalecen en los bosques húmedos; el largo promedio de las hojas varía entre 7 y 13 cm, y el área entre 20 y 180 cm². Especies oportunistas demandantes de luz en bosques pluviales, tales como *Ochroma* spp. y *Cecropia* spp., producen hojas excepcionalmente grandes. El tamaño de la hoja decrece en las zonas frías montañosas (Baur 1964a). Las hojas compuestas son más comunes en bosques secos o en los estratos superiores expuestos de los bosques húmedos. En los bosques pluviales de Surinam, casi el 25% de los árboles del estrato superior tienen hojas compuestas (Schulz 1960).

Se han reconocido cuatro patrones en la fenología de las hojas de los árboles tropicales (Longman y Jenik 1974): 1) caída de las hojas antes de brotar las yemas, el árbol permanece total o parcialmente defoliado durante períodos que van de varias semanas a varios meses; 2) caída de las hojas asociada con el brote de las yemas; 3) caída de las hojas mucho después del brote de las yemas; 4) producción y pérdida continua de hojas.

La naturaleza caducifolia, característica de los tres primeros patrones, está ausente o rara vez ocurre en los bosques pluviales (Baur 1964a). En los bosques perennes estacionales, casi un tercio de los árboles son caducifolios, mientras que en los bosques semiperennes, son casi la mitad. La naturaleza caducifolia parece ser parcialmente de carácter genético, ya que el fenómeno es característico de algunos géneros (*Ceiba* y *Andira*), independientemente del clima. También puede ser de carácter ambiental, ya que el momento, grado y longitud del período caducifolio pueden variar con el clima.

En Venezuela se estableció una relación entre el porcentaje de árboles caducifolios en el bosque y el número de meses de sequía (la precipitación en milímetros es menos que el doble de la temperatura en grados Celsius) (Veillon 1963). Con un mes de sequía, la caducidad fue del 20%; con tres meses, 53%; con cinco meses, 88%; y con nueve meses, 93%. Otras adaptaciones que buscan reducir la desecación, incluyen un menor número y tamaño de hojas, estomas hundidos, cierre rápido de estomas y hojas enceradas (Kozlowski 1982).

En Sri Lanka, la caducidad de las hojas suele ocurrir después de un período de baja humedad y poca precipitación, mientras que los nuevos brotes aparecen después de un período de alta humedad y precipitación (Koelmeyer 1959). El brote de nuevas hojas de 150 especies de dipterocarpáceas en Malasia ocurre dos veces al año, en abril y octubre (Ng 1981). En los bosques secos, algunos árboles pierden sus hojas en tiempos no relacionados con la estación de sequía (Madge 1965); así, una especie pierde sus hojas dos veces al año: una vez a mitad de la estación de sequía y otra vez al comienzo de la estación húmeda. *Alchornea* pierde sus hojas a mitad de la estación de lluvias.

Composición del bosque

La composición de un bosque se enfoca como la diversidad de especies en un ecosistema, la cual se mide por su riqueza (cantidad de especies), representatividad (balance equitativo de las especies) y heterogeneidad (disimilitud entre riqueza y representatividad) (Peet 1974).

Diversidad. La composición es el conjunto de especies de organismos que componen el bosque. Un atributo importante de casi todos los bosques tropicales es el gran número de especies que contienen. De los 3 a 10 millones de especies de organismos que hay en el mundo, dos tercios son propios de los trópicos, y la mayoría viven en los bosques (Prance 1982). Posiblemente el 80% de las especies de plantas tropicales ya se hayan identificadas, pero menos del 50% de los insectos. En la Amazonia solamente, existe un millón de especies de insectos y más de 50 000 especies de plantas superiores. En un mundo donde los cultivos alimenticios principales no llegan a 20 especies, la riqueza de los bosques tropicales sugiere que allí, a nuestro alcance, existen mayores recursos que todavía no se han tocado.

El gran número de especies arbóreas en los bosques primarios neotropicales ha sido registrado por Gentry (1988) y Gentry y Dodson (1987). En una parcela de 0,1 ha en Río Palenque, Perú, se encontró un total de 653 árboles (incluyendo plántulas) de 114 especies distintas. El número de árboles con ≥ 10 cm dap fue de 52 individuos y 32 especies, menos de 2 árboles por especie. En una parcela de 1 ha en Yamamono, Perú, la cantidad de especies de árboles fue de 285, similar a lo encontrado en bosques más complejos del Extremo Oriente (Whitmore 1984).

Estudios en bosques perennes de Sudamérica tropical muestran grandes diferencias en cuanto a cantidades de especies arbóreas. En parcelas de 0,1 ha en varios bosques de Surinam, la cantidad promedio de especies de árboles con dap \geq 10 cm variaba entre 110 y 120 (Schulz 1960). En una parcela de 3,5 ha en Castanhal, Para, Brasil, se encontraron 179 especies de árboles con dap \geq 10 cm; cerca de allí se encontraron 70 especies adicionales (Pires *et al.* 1953). En un bosque de tierra firme cerca de Manaus, Brasil se encontraron 51 especies de árboles con dap \geq 15 cm en una parcela de 0,25 ha; 99 especies en 0,5 ha, y 179 especies en 1 ha (Prance *et al.* 196); esto es, una especie por cada dos árboles.

La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) ha efectuado muestreos de los bosques de tierra firme, los cuales constituyen casi el 95% de la vegetación a lo largo del Amazonas. El inventario de los bosques del Amazonas hecho por FAO (Cuadro 3-9) cubrió una serie de transectos de este a oeste de más de 3500 km de largo y una superficie de 1200 ha (Glerum 1960, Heinsdijk 1957, 1958a, 1958b, 1958c).

Las especies arbóreas de los bosques perennes tropicales son no sólo numerosas sin también taxonómicamente distintas. De todas las familias botánicas, 72 están compuestas esencialmente de árboles tropicales (Baur 1964a). De estas, 16 se encuentran en las tres regiones tropicales: África, América y el Asia y el Pacífico; otras 32 se encuentran en dos regiones y 24 están confinadas a una región. Muchos géneros también están representados en dos o tres regiones; una especie, *Ceiba pentandra*, se encuentra en las tres regiones, lo que supuestamente se debe a la movilidad de sus semillas.

Cuadro 3-9.—Número de especies arbóreas con dap $>$ 25 cm, por unidad de bosque de tierra firme en el Amazonas

Subregión	Unidad de 10 ha	Unidad de 50 ha
Madeira-Tapajós	141–150	192–200
Tapajos-Xingú	100–118	142–198
Xingú-Tocantins	121–126	157–171
Tocantins-Guama/Capim	118–124	156–178

Fuente: Heinsdijk 1957, 1958a, 1958b, and 1958c.

En el neotrópico, los géneros mejor representados son los siguientes:

Género	Familia	No. de especies
<i>Miconia</i>	Melastomataceae	700-900
<i>Myrcia</i>	Myrtaceae	500
<i>Guatteria</i>	Annonaceae	250
<i>Inga</i>	Fabaceae	200-250
<i>Psidium</i>	Myrtaceae	150
<i>Coccoloba</i>	Polygonaceae	125-150
<i>Cecropia</i>	Moraceae	120

En el extenso levantamiento efectuado por la FAO en el valle del Amazonas predominaban tres familias botánicas en los árboles de $>$ 25 cm dap (Cuadro 3-10). A pesar del amplio espectro de las muestras en 3500 km, la mayoría de los grupos botánicos no muestran preferencia por ninguno de los dos extremos. Unos pocos grupos están mejor representados en el extremo oeste, en la zona central del Amazonas: Celastraceae, Eleocarpaceae, Melastomataceae, Moraceae, Myristaceae, Nyctaginaceae, Olacaceae y Vochysiaceae. Aparentemente, los géneros más comunes en el bajo Amazonas incluyen *Eschweilera*, *Manilkara*, *Micropholis* y *Vouacapoua*.

Fanshawe (1952) describió dos bosques dominados por especies únicas en Guyana; un tipo de bosque pluvial dominado por *Ocotea* y otro sobre arena blanca dominado por *Epirua* (wallaba). Ambas especies se regeneran abundantemente, lo que constituye un ejemplo de la tendencia a que una sola especie domine el bosque en sitios adversos, tales como el de arenas blancas (Schulz 1960). Los manglares, por la misma razón, son bosques de diversidad limitada, casi enteramente compuestos de una o dos especies de árboles (van Steenis 1958).

Las especies de árboles dominantes tienden a ser: 1) bien adaptadas al sitio; 2) diseminadoras de semilla abundante y frecuente; 3) relativamente capaces de tolerar la sombra en su juventud; 4) capaces de aprovechar aperturas del dosel; 5) de alta estatura, y 6) de copas bastante densas (Baur 1964a).

La dominancia de una o pocas especies en los bosques pluviales es más común de lo que generalmente se cree. En muchos, la definición del tipo de bosque u otras clasificaciones depende, por lo general, de la conducta de unas pocas especies claves. No obstante, especies

Cuadro 3-10.—Porcentaje de todos los árboles con dap >25 cm, por familia en el bosque planalto del Amazonas

Familia	Ubicación			
	Madeira-Tapajos (Amazonas Central)	Orilla occidental del río Tapajós	Orilla occidental del río Xingú	Tocantins-Capui (bajo Amazonas)
Burseraceae	4.2	7.0	6.0	6.1
Lauraceae	6.6	7.0	4.2	1.9
Lecythidaceae	11.5	14.5	15.2	25.8
Leguminosae	17.7	21.8	21.1	18.9
Moraceae	5.0	6.5	3.4	2.2
Myristicaceae	4.0	6.1	2.2	0.8
Rosaceae	7.0	1.1	5.8	6.4
Sapotaceae	12.8	9.2	19.7	18.4

Fuente: Heinsdijk 1960.

ecológicamente dominantes no siempre son las indicadoras para la clasificación de los bosques pluviales (Baur 1964a), aunque sí pueden estar directamente relacionadas con la ocurrencia de especies económicamente importantes.

La composición final de una comunidad forestal no perturbada se puede atribuir, tanto a la oportunidad como a la competencia; la primera selecciona entre las especies pioneras potenciales, y la segunda establece un equilibrio dinámico en la estructura y el patrón del bosque (Poore 1964). Una manera de describir al bosque pluvial es que este constituye un continuum de especies, cada una con cierto grado de tolerancia (Schulz 1960). Puede haber grandes diferencias en los extremos del espectro, pero ninguna en el centro; el concepto de un continuum uniforme es tan imposible como el de una asociación discretamente diferenciada.

La distribución natural de una especie vegetal no sólo resulta de las condiciones físicas prevaletantes en el hábitat. En los trópicos, la competencia más que el ambiente físico controla la selectividad de los organismos (Dobzhansky 1950). Las plantas normalmente pueden existir muy lejos de sus zonas de distribución natural, si se las protege de la competencia. El límite de distribución natural de una especie es cuando -como resultado de factores ambientales físicos cambiantes- su capacidad de competir se reduce hasta tal punto que otras especies la eliminan del sitio (Walters 1973).

Las especies de una misma comunidad ocupan distintos nichos ecológicos, o hábitats específicos, y rara vez compiten directamente en todos los aspectos. El principio de exclusión de Gause (1934) declara que dos o más especies, con precisamente los mismos requisitos y hábitos de vida, no pueden coexistir indefinidamente en un mismo hábitat, porque una de ellas inevitablemente será más eficiente y eliminará a la otra. Sin embargo, cada especie no necesita ocupar un nicho completamente distinto; aunque superficialmente semejantes, dos o más especies pueden ser distintas en cuanto a otras características menos aparentes, tales como duración de la vida, tasa de crecimiento, tolerancia, estrategia y mecanismo reproductivo, fenología y dispersión de semillas (Richards 1969).

La evolución tiende a la disgregación en nichos similares (Whittaker 1965, 1970). Ashton (1969) llamó a este proceso el de "evitamiento mutuo", el cual ha tenido el efecto de reducir los bancos genéticos de las especies en bosques tropicales primarios estables, pero a la vez, fomentar la estabilidad morfológica.

La razón por la cual existen grandes cantidades de especies de árboles en los bosques tropicales es compleja. Ya no se piensa que se debe simplemente al ambiente favorable para el crecimiento de las plantas, con pocos extremos de temperatura o de humedad. Una teoría decía que la "naturaleza poco competitiva" de un ambiente "tan permisivo" (Baker 1970b) favorecía la supervivencia de formas mutantes, creando de ese modo la diversidad (van Steenis 1969). Por eso mismo, se suponía que la tasa de extinción de especies sería baja.

Este razonamiento no solo es cuestionable en cuanto al supuesto grado de competencia, sino que además es razonable suponer que un ambiente permisivo no necesariamente estimula la evolución de las especies presentes.

El papel que juegan los depredadores en prevenir la dominación de unas pocas especies (y favorecer, por lo tanto, la coexistencia de muchas) ha sido bien demostrado por Janzen (1970a), quien ha estudiado los bosques tropicales en ambos hemisferios. Sin embargo, pocos están dispuestos a considerar al componente animal como fuerza de selección poderosa en la evolución de las plantas. Janzen postula que la riqueza de la flora tropical de tierras bajas y las distancias relativamente largas entre árboles de las mismas especies resultan, en parte, de la acción de los depredadores sobre semillas y plántulas. Indica que todo acontecimiento que aumente la eficacia de la depredación sobre las semillas y plántulas de una especie dada, puede reducir la población de los adultos de tal especie o aumentar la distancia entre nuevos adultos y sus parientes. Cualquiera de estas dos condiciones puede generar un mayor número de especies, al impedir que las más competidoras se vuelvan tan comunes como para eliminar a todas las demás. La explicación de Janzen, sin embargo, no se puede aplicar a todos los casos.

La riqueza de especies (diversidad) es de origen antiguo. La especiación ha estado progresando desde la separación de los continentes. En el Amazonas (y en el África también) los cambios climáticos de una época tan reciente como hace 1500 años, produjeron un ambiente más seco y frío, el cual favorecía sólo a zonas aisladas de los bosques. Probablemente nuevas especies se desarrollaron en esas zonas, aumentando la riqueza de especies de larga duración. Quizás se desarrollaron también trepadoras leñosas y una rica flora de arbustos (Budowski 1965).

La riqueza de los bosques húmedos tropicales primarios se debe, en parte, a que la coevolución y sucesión han progresado hasta un punto de estabilidad relativa, en que las especies sacan provecho de su interdependencia con las demás. Las principales especies de árboles, a diferencia de las de bosques secundarios, toleran la sombra, especialmente en su juventud, y son de larga vida.

Los ecosistemas con muchas especies generalmente se encuentran en ambientes con poca fluctuación climática

a través del tiempo. Ese ha sido el caso en los trópicos húmedos y en las zonas subtropicales (Stern y Roche 1974) desde el período Cretáceo (Baker 1970b); estas regiones en su mayoría no sufrieron glaciación (Longman y Jenik 1974). Ashton y Brunig (1975) indican que si bien se dieron algunos cambios climáticos durante el Pleistoceno, especialmente en África y en el neotrópico, siempre quedaron refugios para los bosques húmedos. Esto hace suponer que la mayoría de las especies han evolucionado hasta alcanzar un alto grado de competencia. La estabilidad de los trópicos en el pasado, según Connell y Orians (1964), permite que la energía, que de otro modo regularía el clima, sea usada para generar una mayor productividad, mayores poblaciones de organismos y mayores oportunidades para la formación de asociaciones interespecíficas, creando así una mayor variedad genética.

El tiempo durante el cual un ambiente ha permanecido estable afecta el desarrollo y regulación de los nichos, la mayoría de los cuales resultan, no de la variación en el ambiente físico, sino de las interacciones entre organismos (Connell y Orians 1964). Ashton (1969) llegó a la conclusión de que la estabilidad estacional y geológica ha resultado en una selección que favorece el evitamiento mutua, la especialización creciente, una mayor cantidad de nichos (pero más limitados), y sistemas integrados de gran eficiencia productiva.

Adaptaciones funcionales contribuyen a la coexistencia de muchísimas especies; por ejemplo, especialistas secuenciales (tienen estrategias funcionales estacionales), especies intersticiales (dependen de franjas estrechas entre densidades altas de otras especies), y especies hipercontingentes (dependen directamente de las relaciones entre, al menos, otras dos especies) (Colwell 1973). Un pequeño aumento en la cantidad de nichos que se desarrollan de este modo puede hacer la diferencia en la cantidad de especies (Stern y Roche 1974).

La diversidad se puede manifestar en varias formas, tales como micrositios dentro de un hábitat, polimorfismo, asociaciones a niveles mayores que los de las especies, variaciones genéticas de una especie y edad (Harper 1977). Según Ashton (1969), es difícil relacionar la composición del bosque con alguna causa específica. Según él, cada árbol del bosque pluvial ocupa una sucesión de microhábitats a lo largo de su vida. Por consiguiente, es imposible determinar si un árbol dado alcanza la madurez mediante un proceso de selección,

una serie compleja de obstáculos competitivos, o por pura suerte. Se supone que las tres razones están involucradas y que la importancia relativa de cada una varía, aunque la selección siempre juega un papel crítico.

Una buen análisis de las hipótesis sobre diversidad y estrategias de adaptación en los bosques pluviales fue presentada en español por Toledo (1976), quien dio énfasis a la necesidad de estudiar el ciclo de vida de una mayor cantidad de especies.

Un análisis de los bosques de Costa Rica sugiere que la riqueza de las especies no aumenta con los nutrientes disponibles en el suelo; en verdad, la relación quizás sea justamente al contrario (Huston 1980). Se determinó la riqueza de especies arbóreas en parcelas de 0,1 ha; los parámetros significativos de nutrientes del suelo fueron: fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), sodio (Na), bases totales, saturación de bases y capacidad de intercambio catiónico. No se encontró ninguna relación significativa para el nitrógeno disponible (N), N total, sustancias orgánicas, manganeso (Mn) ni magnesio (Mg). Las correlaciones con la precipitación, densidad, altura de los árboles y fertilidad del suelo sugieren que en la gama de los 46 sitios estudiados, la mayor riqueza forestal ocurre bajo condiciones pobres.

Whitmore (1982) postula que los bosques más ricos en especies son los que se están recuperando de una perturbación de grandes proporciones y que contienen especies pioneras y sucesoras; esta es la hipótesis de la perturbación intermedia de Connell y Orians (1964). Las perturbaciones que alcanzan un cierto grado se consideran continuas y facilitan la coexistencia de bosques maduros y de otras etapas (Orians 1982). Con una mezcla tal, se da una gran duplicación en los niveles de tolerancia.

La diversidad de especies a menudo se considera una medida de la estabilidad del ecosistema (Stern y Roche 1974). En un sentido general, esta premisa es verdadera, porque los sistemas diversos en los trópicos están adaptados para mantenerse en un ambiente relativamente estable. La rapidez con la que los sitios aclarados se reforestan de manera natural, quizás se relacione positivamente con la riqueza de especies que antes hubo. Sin embargo, si el término estabilidad se considera literalmente, la diversidad y complejidad dan raíz a la fragilidad en vez de la estabilidad. La probabilidad de que las perturbaciones afecten en

alguna medida a las cadenas alimenticias, nutrientes intrabióticos, diversidad bioquímica, heterogeneidad espacial, ciclos minerales e interdependencias internas es mucho mayor en los ecosistemas complejos que en los simples.

La diversidad ha sido un obstáculo poderoso contra la explotación de los bosques tropicales mixtos. El porcentaje de especies de árboles de interés comercial, en el pasado, era muy bajo, y entre las especies comerciales, el porcentaje de troncos comerciales (al menos para el mercado de exportación) era aún más bajo. En los ricos bosques de Borneo, por ejemplo, en el año 1967 se utilizaban sólo 45 t/ha: el 7% del volumen de madera, o el 5% de la biomasa total (Brunig 1967).

El crecimiento de la población del trópico y la expansión de los mercados locales han aumentado enormemente la proporción de madera industrial que se puede cosechar en algunas zonas. Cartón de Colombia (Frisk 1979), por ejemplo, ha utilizado casi dos tercios del volumen de madera (100 especies) en sus bosques mixtos para una variedad de productos, incluyendo celulosa.

La diversidad de especies se expresa comúnmente mediante la cantidad de especies por unidad de terreno: la cantidad de especies aumenta a medida que aumenta la superficie. Una medida bruta de la "importancia" de cualquier especie puede ser expresada en términos de la dominancia, densidad y frecuencia (Curtis y McIntosh 1950). La dominancia es la proporción del área basal total; la densidad es la proporción de la cantidad total de árboles, y la frecuencia es la proporción del número de veces que aparece la especie en una serie de muestreos dados. Baur considera que el área basal solamente es un buen indicador de la importancia de una especie (1964a, 1964b); pero Schulz (1960) afirma que da un peso muy grande a los dominantes poco frecuentes; esto se corrobora con los datos de parcelas de 2 ha en Brasil y Malasia (Baur 1964a): de 405 especies de árboles, 166 (el 41%) estaban representadas por un sólo árbol.

La diversidad de los bosques tropicales y se debe medir por algo más que la cantidad de especies presentes, o por cualquier estratificación horizontal de las especies. La diversidad significativa también debe considerar la incidencia relativa de las distintas especies.

Heterogeneidad. La existencia de un gran número de especies en los bosques del trópico se complica aún más con la heterogeneidad, o la falta de consistencia de un

lugar a otro. En todos los bosques de la región húmeda tropical se ha registrado un patrón de ocurrencia en parches de especies y grupos. Descritas como una “discontinuidad” entre los árboles más altos y la vegetación herbácea y una “aglomeración” de los árboles más pequeños (Fontaine 1976), la ocurrencia de parches ha sido observada particularmente en la regeneración, un hecho de gran significado para la producción de madera (Baur 1964a). En Surinam, se observó que las especies que dominan el dosel ocurren en grupos, y que una cantidad relativamente pequeña de especies lideran en cada grupo (Schulz 1960). Muchas de estas especies se encuentran comúnmente en todos los grupos, pero su prominencia varía. Los parches de distintas especies también pueden ocurrir en bosques secundarios desde edades tan tempranas como los 12 años (Webb *et al.* 1972).

Algunos observadores han llegado a la conclusión de que la ocurrencia de parches se produce al azar. Estudios iniciales en Nigeria indicaban que los árboles emergentes se distribuyen más al azar que los de los estratos inferiores, con unos pocos pares de especies asociadas (Jones 1955, 1956). Observaciones en Surinam indicaron que las variaciones en la composición de los bosques son accidentales, pero aún no se sabe con certeza si los bosques mixtos son agregaciones que se forman puramente al azar sin patrón alguno (Schulz 1960).

Estudios subsiguientes en Nigeria apoyaron la teoría de que el patrón se había producido puramente al azar, porque muchas especies eran intercambiables (a pesar del principio de exclusión de Gause), con requisitos fisiológicos y ecológicos similares (Longman y Jenik 1974).

Otras teorías que buscan explicar la heterogeneidad se basan en variaciones microambientales muy intrincadas. Richards (1953) observó que la mayoría de las especies ocurren a través de grandes extensiones, sugiriendo que su ocurrencia quizás varíe con la región, en respuesta a leves cambios de topografía, suelo y microclima. Webb *et al.* (1967) llegaron a la conclusión de que la composición de la flora de los bosques pluviales de Australia refleja el ambiente con gran precisión y que la cohesión social dentro del bosque es más vertical que horizontal. Cada grupo de especies fue visto como un sistema funcional de plantas que interactúan, y que conforman un ecosistema básico con su propio microambiente y organismos animales. Estudios en los

bosques de tierras bajas de Malasia (Poore 1968) sugieren que las especies raras ocurren en asociaciones sensibles al suelo y al microambiente, pero inmersas en una matriz de especies más comunes cuya distribución está dada al azar. Se observó que distintos grupos de especies ocupan hábitats precisos, con diferentes rangos de tolerancia.

Posiblemente la explicación más plausible de la heterogeneidad en la composición del bosque tropical está en la infinita variedad de circunstancias que influyen en la reproducción. El hecho que tales influencias varíen también con el tiempo aumenta el misterio. Aubreville (1948) desarrolló una teoría interesante después de largas observaciones en el África occidental, la cual se conoce como la teoría del mosaico (Richards 1952). Se sugiere que sólo ciertas especies pueden suceder a otras, formando una variedad de secuencias de especies contemporáneas pero distintas.

Baur (1964b) considera que la ocurrencia de parches de especies es el resultado de la mortalidad en el estrato superior. La muerte de un árbol maduro que permanece en pie estimula a las especies oportunistas capaces de aprovechar el claro, y no a todas las especies secundarias. Si el árbol se cae, creando un gran claro, entonces sí aparece una serie de especies secundarias de edad pareja. Poore (1968) afirma que en los bosques de Malasia, la distribución de las especies comunes está determinada principalmente por las relaciones entre floración, fructificación, dispersión y creación de claros.

Longman y Jenik (1974) describen tres características de los bosques primarios que tienden a confirmar el papel de los factores reproductivos como una de las causas de la heterogeneidad:

1. Rodales maduros con un dosel ininterrumpido de grandes árboles, lianas y plantas trepadoras, pocos pastos y yerbas que cubren una pequeña parte del suelo; plántulas y árboles pequeños dispersos de manera irregular.
2. Los claros provocados por la caída de árboles normalmente abarcan menos del 5% de la superficie del bosque; exuberante desarrollo de trepadoras y yerbas; germinación de semillas en estado de dormancia; crecimiento acelerado de las plántulas.
3. Matorrales que llenaron un claro con masas densas e intrincadas de trepadoras vivas y muertas, poca

intensidad de luz en los estratos inferiores y ninguna cobertura de yerbas.

Según Ashton (1969) la distribución de las especies de árboles dentro del bosque varía con el tamaño de los claros recientes y con su proximidad a la fuente de las semillas; por ello, un simple conteo puede ser engañoso para determinar los factores responsables. Con el conteo se pueden registrar las consecuencias de acontecimientos históricos y catastróficos y las dificultades subsiguientes para el restablecimiento de ciertas especies, cuya presencia posiblemente todavía no es evidente.

Como se ve, no es fácil explicar la riqueza de especies en los bosques húmedos tropicales. Tal riqueza no se debe simplemente a la ausencia de competencia, pues esta es feroz y lo suficientemente intensa como para compensar las condiciones favorables del ambiente con un rápido crecimiento. De hecho, el área basal en los bosques tropicales no es mayor que en los bosques templados. Lo más probable es que un largo período de estabilidad, intimidad creciente e interdependencia entre las especies haya fomentado la diversidad.

Al igual que los árboles, los pequeños mamíferos de los ecosistemas tropicales se distribuyen en forma desigual entre especies (Fleming 1975). Generalmente, hay de una a tres especies dominantes; sin embargo, la biomasa podría concentrarse en varias especies (no necesariamente abundantes). Las especies raras constituyen una mayor proporción de aves en los bosques tropicales que los bosques templados. Los bosques húmedos tropicales mixtos, con poca variación entre las estaciones, favorecen una extremada especialización en cuanto al hábitat de alimentación de las aves.

Ciclo de nutrientes

Los bosques primarios se reconocen por la gran acumulación de materia orgánica, concentración de nutrientes en la biota, ciclos cerrados de nutrientes, lentas tasas de intercambio de nutrientes entre los organismos y el ambiente y una buena conservación de nutrientes (Odum 1969). Estos atributos generalmente contribuyen a la estabilidad, base fundamental de una producción sostenida.

Los elementos nutritivos se pueden clasificar en tres grupos: no metálicos: N, P, S y boro (B); metales livianos: K, Ca y Mg; metales pesados: hierro (Fe), Mn, cobre (Cu), cinc (Zn) y molibdeno (Mo) (Assman 1970).

Los nutrientes provienen de los minerales que se encuentran en la atmósfera, sobre y bajo el suelo. Estos minerales se encuentran suspendidos y fácilmente disponibles en el humus y suelos arcillosos (Assman 1970). En el trópico húmedo, los nutrientes minerales absorbidos por los bosques pueden alcanzar 2 t/ha/año (Bazilevich y Rodin 1966). En el Cuadro 3-11 se presenta la composición física y química de un bosque húmedo no perturbado en Kobo, Surinam. La preponderancia de N es impresionante, ya que constituye tres cuartos de la fitomasa total; notable también es el hecho de que sólo el 20% del N se encuentra en la fitomasa sobre el nivel del suelo.

Sólo el 0,3% del N del mundo se halla en organismos vivientes, en el humus y en los compuestos del fondo del mar (Wollum y Davey 1975). Casi todo lo demás, 97,8%, se encuentra en las rocas; sólo el 1,9% se encuentra en la atmósfera. En la zona templada, el N que se añade de la atmósfera a la superficie de la tierra es de 4 a 10 kg/ha/año (Wollum y Davey 1975). El reciclaje del N, al contrario de los demás nutrientes, puede ser de 6 a 10 veces mayor en los bosques tropicales que en los bosques de la zona templada (Laudelot y Meyer 1954).

En parte, los bosques obtienen N de la atmósfera, especialmente durante las tormentas fuertes, pero principalmente a través de la fijación biológica, atribuida a algas azul-verdosas (con la participación de líquenes) y bacterias (Wollum y Davey 1975). Esta fijación quizás alcanza de 20 a 40 kg/ha/año. En los bosques húmedos, ciertos microorganismos fijan nitrógeno en la fillosfera, la zona donde las hojas y la atmósfera están en contacto.

Más conocida, sin embargo, es la fijación del N en los bosques a través de la relación de ciertos microbios con las raíces de ciertas especies leguminosas. En forma cultivada, las leguminosas son capaces de fijar hasta 200 kg/ha/año de N. El proceso requiere la participación de otros minerales, como Mo, Ca, Fe, y Cu. Casi no se ha estudiado la fijación de N por especies leguminosas en bosques naturales; un muestreo extensivo de plantas leguminosas indicó que el 90% tienen nódulos, lo que sugiere que fijan N; no obstante, esto no ha sido comprobado (Wollum y Davey 1975). En África occidental, los árboles leguminosos son bastante comunes, pero la mayoría no tienen nódulos en sus raíces.

Plantas no leguminosas con nódulos, tanto angiospermas como gimnospermas, también existen en los bosques

Cuadro 3-11.—Biomasa y nutrientes principales en un bosque húmedo no perturbado en Kobo, Surinam

Componente	Fitomasa seca (t/ha)	Nutrientes (kg/ha)				
		N	P	K	Ca	Mg
Hojas	10	170	9	112	66	21
Ramas	105	532	44	361	542	60
Troncos	231	767	53	521	811	115
Raíces	26	289	13	122	47	40
Subtotal	372	1,758	119	1,116	1,466	236
Hojarasca ^a	48	365 ^c	25 ^d	45 ^e	227 ^e	59 ^e
Materia orgánica del suelo ^b	129	7,869 ^c	20 ^d	113 ^e	173 ^e	83 ^e
Total ecosistema	549	9,992	164	1,274	1,866	378

Fuente: Anón. 1980a.

Nota: N = Nitrógeno. K = Potasio. Mg = Magnesio. P = Fósforo. Ca = Calcio.

^a Incluye árboles muertos en pie.

^b A una profundidad de 170 cm.

^c Contenido total de N.

^d P-Bray I: P disponible.

^e Cationes intercambiables.

tropicales. Entre las angiospermas hay 10 familias, 15 géneros y 113 especies, incluso *Casuarina* y *Alnus* (Wollum y Davey 1975). Las plantas no leguminosas, fijadoras de N, generalmente son menos activas que las leguminosas.

Como depósito total de N, el piso forestal es más importante que el suelo mineral. El contenido de N en la mayoría de los suelos superficiales varía de 0,3 a 0,4% por peso, disminuyendo con la profundidad (Wollum y Davey 1975). La mayor parte del N que llega al suelo es inmovilizado por organismos que lo necesitan para crecer, y además lo convierten en formas utilizables por las plantas. Por consiguiente, la mayoría del N en y sobre el suelo no está a disposición de las raíces de las plantas; gran parte puede quedarse en el humus, y debe sufrir cambios para liberar el amoníaco (Wollum y Davey 1975).

El agua de lluvia tiene y transporta nutrientes a medida que pasa a través del bosque; al llegar al piso forestal, generalmente lleva mucho más de lo que contenía inicialmente. En el bosque pluvial de tierras bajas de Malasia, el 98% de los nutrientes añadidos por la precipitación alcanzan el suelo por un flujo pluvial directo y el resto por flujo pluvial tangencial o

ramificado (Manokaran 1980). No se sabe cuánto de estos nutrientes disueltos se pierden, pues no se analizó el agua más allá de la zona de las raíces, donde gran parte de los minerales acarreados por la lluvia pueden ser absorbidos. El cuadro 3-12 da un resumen de los cambios en el contenido de nutrientes acarreados por el agua de lluvia en el bosque La Selva de Costa Rica (McCull 1970).

Una fuente principal de nutrientes proviene del reciclaje de la hojarasca (hojas, ramas y otra vegetación muerta que se acumula en el piso forestal). Algunos consideran que la hojarasca se relaciona directamente con la productividad bruta. La cantidad de hojarasca varía enormemente de un lugar a otro; en Panamá, se midieron variaciones de 0,7 a 4,6% de la biomasa en pie (Golley *et al.* 1975); en Costa Rica, el 58% del total consistía de hojas, el 38% de ramas y el 4% de flores y frutos.

En el hemisferio occidental, las tasas de hojarasca varían de 7 t/ha/año en bosques de *Mora excelsa* en Trinidad (Cornforth 1970a) a 10,2 t/ha/año en bosques pluviales colombianos (Bray y Gorham 1964) y 21,9 t/ha/año en la Amazonia (Stark 1971).

Cuadro 3-12.—Cambios en el contenido de nutrimentos en agua de lluvia, La Selva, Costa Rica

Ubicación	Contenido de nutrimentos				
	N (pp/m) ^a	P (pp/m)	K (meq/L) ^b	Ca (meq/L)	Mg (meq/L)
Precipitación	0.110	0.000	0.006	0.008	.010
Flujo pluvial directo	.220	.030	.018	.013	.007
Flujo pluvial ramificado	.980	.104	.050	.040	.006
Solución del suelo a 8 cm de profundidad	.310	.000	.022	.126	.193

Fuente: McColl 1970.

Note: N = Nitrógeno. K = Potasio. Mg = Magnesio. P = Fosforo. Ca = Calcio.

^aPp/m = partes por millón.

^bMeq/L = mili-equivalentes por litro.

Esta gran variación puede reflejar diferencias en la productividad de los bosques, pero hay ciertas inconsistencias en cuanto a la humedad del clima, grado de sequedad de las muestras al pesarlas y tamaño de ramitas pequeñas incluidas en las muestras. Los informes publicados de estos estudios no describen los métodos con suficiente detalle para permitir comparaciones directas.

La hojarasca, cualquiera que sea su tasa de acumulación, es de naturaleza crítica para el futuro de los bosques. Aunque las plantas extraen nutrimentos de las hojas antes de dejarlas caer (Tanner 1977), el residuo en la hojarasca constituye una fuente principal de nutrimentos para el ecosistema (Cuadro 3-13). Si bien los datos de este cuadro no son directamente comparables, nótese, por ejemplo, que la estación de sequía en Brasil, aunque dura menos de la mitad del año, puede producir más de la mitad de las hojas que caen anualmente. Relativamente altas cantidades de N y Ca se reciclan en todas las zonas.

Los árboles caídos constituyen otra fuente significativa de reciclaje de nutrimentos, aunque no hay tantos estudios al respecto. La mortalidad de los árboles en los bosques naturales provoca el reemplazo de árboles demasiado maduros, suprimidos o enfermos, por otros competidores más vigorosos. La mortalidad de los árboles ha sido estimada en aproximadamente el 1% anual para todos los tamaños de árboles (Leigh 1975). Un cuadro de crecimiento de la palma *Prestoea montana* muestra que menos de la mitad de los árboles de 2 m de altura alcanzan los 3 m; de estos, menos de un tercio alcanzan los 4 m; y de esos, sólo el 2% alcanzan los 12 m (Bannister 1970). Los árboles que mueren en pie comúnmente son descompuestos por insectos y hongos, y reciclados por las raíces de los árboles cercanos que penetran en la madera podrida antes de que el árbol caiga.

La hojarasca gruesa de 10 cm de diámetro o más, incluyendo a los árboles caídos, pueden ser tan importantes para el reciclaje como la hojarasca fina. En un bosque pluvial maduro de Nigeria, se determinó que

Cuadro 3-13.—Contenido de nutrimentos en la hojarasca de bosques de tres países tropicales (kg/ha)

Fuente	Nutrimentos				
	N	P	K	Ca	Mg
Bosque pluvial de Ghana	199	7	68	206	45
Bosque estacional del Brasil (época seca de 5 meses)	56	1	6	14	2
Mora, Trinidad	60	3	11	65	15

Fuente: Cornforth 1970a, Klinge 1977, Nye 1961.

Nota: N = Nitrógeno. K = Potasio. Mg = Magnesio. P = Fosforo. Ca = Calcio.

el peso de los árboles caídos era de 11,2 t/ha/año, 6% más que la hojarasca (Nye 1961). En comparación con el contenido de nutrimentos de la hojarasca (por unidad de peso), estos árboles contenían sólo 17% de N, 38% de P, 8% de K, 37% de Ca y 16% de Mg. Esto parece confirmar que el contenido de nutrimentos de la madera de los troncos es generalmente menor que el de las ramas, corteza y follaje.

Como ya se ha mencionado, el agua de lluvia, incluyendo el flujo pluvial directo y tangencial o ramificado, es vehículo para el transporte de nutrimentos. En Nigeria, se determinó que la lluvia transportaba 12,3 kg/ha/año de N, 3,7 kg de P, 220 kg de K, 29 kg de Ca y 18 kg de Mg (Nye 1961). En los bosques pluviales de Malasia, la lixiviación de K, Ca y Mg directamente del dosel era una fuente tan rica de nutrimentos como la hojarasca (Kenworthy 1971). Según Nye (1961), en los bosques pluviales de Ghana, la lluvia puede acarrear cantidades significativas de P y K desde el dosel (Cuadro 3-14).

La baja pérdida de ciertos nutrimentos del ecosistema en flujos de agua, en un bosque primario de Papúa-Nueva Guinea (Cuadro 3-15) ilustra la capacidad que el ecosistema tiene para conservar los nutrimentos (Turvey 1974). Si el ecosistema es estable, es probable que estas pérdidas sean compensadas en buena medida por la meteorización del sustrato.

La descomposición de la hojarasca en la región del Amazonas se atribuye en su mayor parte a los hongos (Fittkau y Klinge 1973), aunque los artrópodos quizás sean más significativos en otras partes (Madge 1965). Las termitas se encuentran en todas partes y son, sin

duda, un factor principal en la descomposición de hojarasca en los trópicos. Según Madge, las lombrices de tierra de los bosques pluviales de Nigeria son de poca importancia para la descomposición de hojarasca.

Anderson y Swift (1983) pusieron en duda la idea muy generalizada de que la hojarasca se descompone rápidamente en el trópico húmedo y que el principal capital de nutrimentos se encuentra en la fitomasa y no en los suelos, que tienen un bajo contenido de materia orgánica. Con base en la gran extensión de suelos podsólicos que contienen más del 60% del N y P en los horizontes profundos del humus (Klinge 1966), estos científicos afirman que las tasas de descomposición no son simplemente una función de la humedad y la temperatura, y que el equilibrio relativo entre nutrimentos y organismos que descomponen la materia orgánica puede variar significativamente de un lugar a otro, tanto en los trópicos como en la zona templada. Tres grupos de variables son responsables de estas variaciones (Swift *et al.* 1979): microorganismos, calidad de la hojarasca y ambiente físico-químico (Anderson y Swift 1983).

Bajo condiciones favorables para la descomposición, la hojarasca se acumula en los bosques húmedos de llanura después de los períodos estacionales de caída de hojas. En los bosques muy húmedos premontanos, Golley *et al.* (1975) encontraron que casi la mitad de la hojarasca que había en mayo, ya había desaparecido en noviembre y más del 80% había desaparecido en febrero. Las excepciones fueron los pantanos, donde la descomposición es parcialmente anaeróbica y más lenta que en otras partes, y los bosques de altura, donde las temperaturas bajas retardan el proceso. Bajo condiciones montañas tropicales, la capa superficial de humus puede llegar a constituir del 5 al 10% de la biomasa total (Young 1976).

En los bosques pluviales de Nigeria, la hojarasca se descompuso en 4 o 5 meses durante la estación de lluvias, pero fue mucho más lenta durante la estación de sequía (Madge 1965). En el antiguo Zaire Laudelot y Meyer (1954) demostraron que la hojarasca tardó de 2 o 3 años para descomponerse en bosques de miombo y en otras zonas secas.

Durante una estación seca de cinco meses cerca de Manaus, Brasil, los porcentajes de mineralización fueron: 63% para N, 85% para P, 79% para K, 33% para Ca y 35% para Mg (Klinge 1977). Se descubrió que Ca,

Cuadro 3-14.—Reciclaje de nutrimentos en un bosque pluvial de Ghana (kg/ha/año)

Proceso	Retorno				
	N	P	K	Ca	Mg
Hojarasca	159	5.8	54	164	36
Árbol caído	29	2.3	5	65	6
Acarreo pluvial	10	2.9	175	23	14
Total	198	11.0	234	252	56

Fuente: Nye 1961.

Nota: N = Nitrógeno. K = Potasio. Mg = Magnesio.
Ca = Calcio. P = Fósforo.

Cuadro 3–15.—Pérdidas de nutrimentos en un ecosistema de bosque primario de Papúa-Nueva Guinea (kg/ha)

Contenido	Nutrimento				
	K	Ca	Mg	Na	Si
Total en el ecosistema	7,166.0	237.0	6,233.0	6,981.0	14,684.0
Flujo anual					
Precipitación recibida	0.8	0.0	0.3	8.4	0.0
Pérdida por escorrentía	14.9	24.8	51.0	66.0	288.1
Pérdida neta	14.1	24.8	50.7	57.6	288.1

Fuente: Turvey 1974.

Nota: K = Potasio. Mg = Magnesio. Si = Silicio. Ca = Calcio. Na = Sodio.

Fe, Mn y Cu tienden a acumularse en la hojarasca vieja, lo que sugiere que estas sustancias se absorben más despacio que los demás nutrimentos (Stark 1971).

Se cree que las micorrizas (estructuras compuestas de hongos del suelo no patógenos que viven en las raíces de los árboles), están presentes en la mayoría de los árboles tropicales y que forman raicillas capaces de aumentar la absorción y transferencia de nutrimentos del suelo a las raíces (Bakshi 1968). Estos hongos utilizan carbohidratos y probablemente otras sustancias que promueven el crecimiento de las células de las raíces. Esta asociación con micorrizas puede aumentar la superficie efectiva del sistema de absorción de nutrimentos, la resistencia a las enfermedades y sequías y la absorción de agua y nutrimentos. Las plantas con micorrizas son las más apropiadas para la explotación de suelos oxisoles y ultisoles, donde el P se encuentra casi totalmente inmovilizado. Estos tipos de suelos son extensos en los trópicos (Menge 1981).

La forma más común de micorrizas en los bosques tropicales es endotrófica (crece principalmente dentro de las células de las raíces corticales con sólo unas pocas raicillas fuera de la raíz). Las micorrizas ectotróficas son más visibles y forman una funda (o manto) alrededor de las raíces secundarias, creando una red entre las células corticales y el suelo adyacente (Mikola 1969). Se han encontrado micorrizas ectotróficas en las siguientes familias: Caesalpinaceae, Dipterocarpaceae y Pinaceae y en *Eucalyptus* spp. Muchos hongos micorrizas no son específicos de especies en particular.

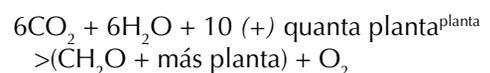
Las micorrizas son especialmente comunes en raíces superficiales y en suelos pobres. Se cree que la mayoría de los árboles de los bosques primarios de suelos pobres

arenosos en la Amazonia tienen micorrizas (Stark 1971, Went y Stark 1968). Según Stark (1969), cuando los lagos que una vez cubrieron gran parte de la Amazonia se secaron, se desarrollaron bosques desprovistos de raíces micorríticas; pero a medida que los suelos se empobrecían por la lixiviación, las especies micorríticas avanzaron hasta ocupar toda la zona.

En resumen, parece que el ciclo de nutrimentos constituye el alma misma de los bosques tropicales. El suministro de nutrimentos en los bosques establecidos proviene más que todo del reciclaje, y no de la precipitación atmosférica o de la meteorización de estratos subterráneos. Por consiguiente, los bosques primarios en su mayoría son autogenerados y requieren los nutrimentos residuales que provienen de la mortalidad de organismos para su crecimiento y renovación. Cualquier interrupción significativa en el proceso de reciclaje de nutrimentos en los bosques tropicales primarios tendría como consecuencia su deterioro. Para evitar daños a la productividad, se deben supervisar los niveles de los nutrimentos producidos, y volver a aprovisionarlos si se encuentran deficiencias.

Crecimiento de los árboles

Los árboles crecen mediante la fotosíntesis, en su mayor parte efectuada por las hojas. Químicamente, el proceso se expresa del siguiente modo (Bonner 1962):



De las dos sendas conocidas de la fotosíntesis, los árboles tropicales generalmente usan la llamada C_3 . Este tipo de fotosíntesis es eficiente a bajos niveles de luz, pero requiere una transpiración de casi el doble de la

cantidad del agua que el tipo C_4 , y aún una deficiencia leve de humedad provoca serias limitaciones en el proceso (Longman y Jenik 1974). Otra limitación es su foto-respiración, la cual es mayor a la luz que en la oscuridad (Chartier *et al.* 1973). La respiración también aumenta con la temperatura y, a altas temperaturas, (particularmente de noche) puede consumir gran parte del producto fotosintetizado.

Las plantas vivientes respiran aunque no haya suficiente luz para la fotosíntesis. En la oscuridad, por lo tanto, consumen oxígeno (O_2) y producen dióxido de carbono (CO_2), mientras que a la luz, con la fotosíntesis sustituyendo a la respiración, ocurre lo contrario. La protección contra el viento quizás impida la fotosíntesis por falta de circulación del CO_2 .

Evidencias de la zona templada demuestran que las hojas a la sombra fotosintetizan más rápidamente que las hojas a pleno sol (Helms 1976). Por otra parte, el follaje más viejo y a la sombra puede estar por debajo del punto de compensación de luz la mayor parte del tiempo y, donde las tasas de respiración son altas, pueden consumir las reservas de carbohidratos del árbol.

La asimilación, acompañada por la respiración, consiste en el almacenamiento de la energía fotosintetizada en combinaciones moleculares complejas en raíces, madera, corteza, hojas, flores y frutos. La tasa de asimilación aparente es el consumo neto de CO_2 . La tasa de asimilación neta es el aumento de materia seca por unidad de área foliar. Con áreas foliares equivalentes, la asimilación es mucho menor en un sitio pobre que en uno de buena calidad (Assman 1970).

El crecimiento en peso seco, por lo tanto, requiere una actividad fotosintética que excede la carga respiratoria de la planta entera. Sólo una pequeña parte de la energía almacenada por la fotosíntesis está dedicada a beneficiar el crecimiento del árbol. La carga respiratoria puede llegar a ser tan grande, que aún una planta cuya fotosíntesis es eficaz, quizás no llegue a crecer (Harper 1977). El equilibrio entre la fotosíntesis y la respiración es una de las características principales de los bosques primarios estables. A medida que se logra la estabilidad, la energía se dedica cada vez más al mantenimiento (Odum 1969). Además, a medida que el bosque madura, la producción bruta decrece en función de la biomasa en pie, mientras que la producción bruta y la respiración se aproximan, de modo que la producción neta también es baja (Odum 1969). Por consiguiente,

los cambios en los bosques maduros son principalmente cualitativos, en vez de cuantitativos. Por ejemplo, en un antiguo bosque montano de Puerto Rico, las necesidades de mantenimiento de hojas y raíces y la respiración del suelo absorben casi toda la producción fotosintética disponible (Odum 1969). Catinot (1974) informa que de las 43 t/ha/año de materia seca sintetizada examinada en Costa de Marfil, el 95% fue consumido por respiración, y sólo el 5% en el crecimiento.

La asimilación depende de los nutrimentos que la planta absorbe. Los elementos principales que determinan la geoquímica del ciclo biológico de los componentes de cenizas y del N son el silicio (Si), N, y Ca; el segundo grupo es K, Mg, Fe y aluminio (Al), y el tercer grupo consiste de Mn y S (Bazilevich y Rodin 1966).

La asimilación está acompañada por la transpiración de grandes volúmenes de agua. La producción de un gramo de sustancia seca orgánica, quizás requiere la transpiración de 200 a 1000 gramos de agua, dependiendo de las condiciones de la zona (Assman 1970). La asimilación aumenta con la intensidad de la luz; en horas tempranas de la mañana puede ser 20 veces más efectiva por gramo de agua transpirado, de lo que sería más tarde en el día. Durante el clima normal en los trópicos, la tasa de asimilación varía durante el día, la tasa más alta ocurre antes del mediodía. Las tasas de asimilación normalmente se reducen durante el mediodía, aparentemente debido al aumento en la respiración o a la falta de agua.

La fuerza que genera la transpiración es la gradiente de la presión de vapor de la hoja al aire, cuando los estomas están abiertos (Whittaker y Woodwell 1971). El poder de evaporación del aire está determinado por el déficit de saturación y la tasa de movimiento (Schulz 1960). La disminución del agua en la hoja, provocada por pérdidas debidas a la evaporación, es el ímpetu que mueve al agua a través del xilema y de todas las membranas. La evaporación de agua a través de los estomas saca agua y nutrimentos desde las raíces, gracias a la cohesión de las moléculas del agua en las delgadas vesículas del xilema (Leigh 1975). Un estudio determinó que la transpiración de 20 distintas especies de árboles en la región venezolana del Amazonas variaba de 2,7 a 1180 l/d (Jordan y Kline 1977). La evapotranspiración (precipitación menos escurrimiento e infiltración) mide la disponibilidad simultánea de agua y energía solar, los recursos más importantes que limitan la fotosíntesis. Por consiguiente, la evapotranspiración se

usa como un índice altamente significativo para pronosticar la productividad neta anual de comunidades de plantas terrestres maduras (Rosenzweig 1968). La evapotranspiración en bosques pluviales de llanura varía entre 120 y 190 cm/año (Leigh 1975); aproximadamente lo mismo que en superficies abiertas cubiertas de agua (Kenworthy 1971).

La tasa potencial de transpiración en una vegetación densa que cubre el suelo completamente, de altura uniforme y sin carencias de agua es determinada por la radiación y el movimiento del aire, y no por las especies o la densidad del bosque (Harper 1977). Un dosel irregular, particularmente en zonas áridas, genera turbulencias que podrían aumentar la tasa de transpiración.

La luz es esencial para la eficacia de la asimilación. Entre el 15 y 25% de la radiación total se pierde por reflexión y transmisión (Rosenberg 1974). De la restante, sólo un 40% aproximadamente se encuentra en el espectro visible, útil para la fotosíntesis, entre 4000 y 7000 nm (angstrom). De la luz solar utilizable, independientemente de la intensidad, los cloroplastos de las hojas absorben entre 60 y 80% (Bonner 1962). Sin embargo, la saturación de una hoja típica ocurre en incidencias de 0,1 a 0,2 de la luz solar plena.

Gran parte de esta energía se usa para evaporar agua (Chartier *et al.* 1973). La eficiencia básica de la fotosíntesis se da cuando la planta almacena 105 kcal por cada 520 kcal absorbidas; o sea, el 20% (Bonner 1962). Por consiguiente, una hoja que absorbe el 80% de la luz plena, pero sólo puede usar el 20% con una eficiencia de procesamiento del 20%, opera con una eficacia promedio del 5%. Bajo condiciones favorables y con buen manejo, los cultivos forestales prosperan con no más del 2% de la energía lumínica (Bonner 1962). Tal nivel de eficiencia no se encuentra generalmente en la naturaleza, aunque en la zona templada, durante breves períodos en la estación de crecimiento, se han alcanzado eficiencias del 5%. Los principales factores limitantes son las deficiencias en nutrimentos y en agua. Bajo condiciones de alta luminosidad, las deficiencias en CO₂ pueden restringir la fotosíntesis hasta en un 50% (la eficiencia máxima es de casi el 10% de la luz plena) (Bonner 1962). La fotosíntesis también depende de la porción de la copa que recibe suficiente luz solar. El crecimiento general del árbol quizás alcance su punto máximo a plena luz solar, aún cuando la fotosíntesis en hojas individuales alcance su punto máximo antes

(Schulz 1960). Las hojas de los estratos inferiores tienden a tener más clorofila que las del dosel (Horn 1971). El crecimiento alcanzado a los cuatro años por una mezcla de dipterocarpáceas en bosques naturales de Sarawak demuestra lo significativa que es la luz (Cuadro 3-16).

Al pasar a través del dosel de un bosque, particularmente cuando las hojas se mueven, la luz solar se fragmenta antes de llegar al piso. En algunos bosques pluviales y perennes estacionales, esa luz fragmentada constituye entre el 50 y 70% de la luz total que llega al suelo (Baur 1964a), lo que podría aumentar la intensidad de luz en varios cientos de veces el promedio de la densidad de sombra (Schulz 1960). Además, a pesar de su débil intensidad, este tipo de luz es de gran importancia para la vegetación de los estratos inferiores (Evans 1966, citado por Longman y Jenik 1974).

Los árboles del bosque difieren en cuanto a su nivel de tolerancia, la capacidad de sobrevivir y crecer en condiciones de baja intensidad de luz. Muchos árboles del dosel que viven completamente expuestos en la madurez, en un principio aguantaron años de sombra intensa, hasta que ocurrieron aperturas adecuadas para estimular su crecimiento. Sin embargo, la tolerancia involucra más que la sombra; los árboles suprimidos en todos los bosques, menos en los más húmedos, deben también soportar un serio estrés por falta de agua, provocado por los árboles grandes cercanos durante la época de sequía. Las semillas de especies poco tolerantes, por el contrario, probablemente no llegan a germinar, y si lo hacen, las plántulas quizás no sobrevivan a la sombra en el piso forestal.

La distribución de asimilados dentro de las plantas no ha sido bien estudiada. Tres cuartos del producto fotosintetizado se utiliza en la respiración, según se ha visto en un bosque pluvial de Tailandia (Cuadro 3-17). Del resto, casi el 85% se pierde con la hojarasca y la mortalidad, dejando sólo una pequeña porción para el crecimiento de la biomasa. Esto ilustra la poca cantidad de asimilados que en realidad se usan para la producción de madera. El costo es alto, pero supuestamente, una producción tal es sostenible.

La distribución de asimilados en los árboles varía con estímulos como el aumento de la luz o del espacio de crecimiento. Generalmente, la distribución se da en el siguiente orden: raíces, ramas terminales y diámetro del tronco (Assman 1970). Los anillos de crecimiento —un

Cuadro 3–16.—Efecto de la luz sobre el crecimiento anual promedio del diámetro a la altura del pecho a los cuatro años de especies dipterocarpáceas en Sarawak (cm/año)

Clase diamétrica	Iluminación		
	Luz plena y directa	Alguna luz directa	Luz lateral solamente
10–14	0.72	0.44	0.26
30–34	.78	.56	.51
50–54	.95	.53	— ^a

Fuente: Bryan 1981.

^aCifras no disponibles.

índice confiable de las tasas de crecimiento del tronco en la zona templada— no son confiables para la mayoría de las especies tropicales. La mayor parte de los árboles tropicales no producen anillos claramente discernibles, o son de periodicidad desconocida. Los anillos de crecimiento pueden surgir debido a cualquiera de las siguientes características anatómicas (Chowdhury 1962):

- Madera con anillos porosos o semi-porosos (sólo el 1% de los árboles tropicales)
- Menor predominancia de vasos en la madera joven que en la madura.
- Fibras de paredes gruesas y aplastadas radialmente en la madera madura, en contraste con fibras de paredes delgadas y aplastadas tangencialmente en la madera joven.
- Células de parénquima iniciales (encontradas en muchas familias).
- Células de parénquima terminales (encontradas sólo en una familia).

Un estudio de 60 árboles de la región del Amazonas reveló que 26 no tenían anillos; otros 22 tenían anillos claramente definidos, pero no se sabe si son anuales (Alvim 1964). Los anillos se pueden encontrar en árboles caducifolios así como en perennes; no parece haber correlación entre árboles caducifolios y la claridad de los anillos de crecimiento (Chowdhury 1940).

El crecimiento en altura de los árboles tropicales comienza con fuerza, pero disminuye cuando los árboles alcanzan un tercio o la mitad del diámetro

máximo de su tronco (Dawkins 1963b). En la zona templada, esto ocurre con las especies demandantes de luz (Assman 1970). Con una luz solar adecuada, especies oportunistas, como *Cecropia*, pueden crecer 10 m de altura en dos años (Schulz 1960).

En los bosques primarios, los árboles más altos pueden ser los más vigorosos, o bien podrían haber comenzado a declinar en crecimiento diamétrico, aunque no necesariamente en área basal. Los árboles de estratos intermedios podrían todavía mostrar un crecimiento acelerado, y no alcanzar su vigor pleno antes de llegar a una edad y tamaño mayor.

El crecimiento rápido del diámetro, registrado por ciertos árboles individuales, ha sugerido la posibilidad de aumentar la producción del bosque tropical mediante tratamientos silviculturales. Un análisis de las tasas de crecimiento diamétrico de una mezcla de especies forestales del bosque pluvial de la India demuestra que del total de árboles de 10 cm dap, algunos habían alcanzado 19,5 cm en 10 años (Mathauda 1953). En los bosques pluviales de Nigeria, se estimó que los árboles emergentes de crecimiento rápido que habían alcanzado un dap de 101 cm tenían sólo 35 años de edad (Jones 1956). Se ha comprobado que varias especies dominantes del África occidental, tales como *Aucoumea*, *Chlorophora*, *Nauclea*, *Terminalia* y *Triplochiton* crecen de 1 a 2 cm de diámetro anualmente durante 80 años o más (Catinot 1974). En el antiguo Zaire, un registro de siete años demostró que el diámetro de *Macaranga*, *Musanga* y *Ricinodendron* aumenta más de 2 cm por año (Hombert 1958). Excepcionalmente, árboles expuestos en los bosques húmedos subtropicales de Puerto Rico pueden crecer a una tasa de 2,5 cm/año de diámetro (Wadsworth 1958).

Cuadro 3-17.—Distribución de la energía en un bosque de Tailandia

Parámetro	Fitomasa (t/ha/año)	Distribución de energía (%)				
		Raíces	Tronco	Ramas	Hojas	Total
Producción bruta	123.2	6.0	16.5	31.8	68.9	100.0
Respiración	-94.6	-4.5	-10.6	-15.4	-46.3	-76.8
Producción neta	28.6	.3	2.8	10.4	9.7	23.2
Hojarasca	-23.2	— ^a	— ^a	-9.2	-9.6	-18.8
Mortalidad	-1.2	-.1	-.7	-.2	— ^b	-1.0
Crecimiento neto	4.2	.2	2.1	1.0	1.0	3.4

Fuente: Kira and Shidei 1967.

^aInaplicable.

^bIndicios.

Sin embargo, el promedio de crecimiento diamétrico de los árboles en bosques primarios es mucho menor que estos extremos. En bosques pluviales de la India, las tasas de crecimiento son de sólo 0,3 cm/año aproximadamente (Mathauda 1953). En los bosques pluviales de Nigeria, árboles del estrato superior de *Khaya grandifoliola*, *Pycnanthus angolensis* y *T. scleroxylon* presentaron tasas de crecimiento de 0,7 cm/año, lo que sugiere que se necesitarían 80 años para alcanzar un dap de 60 cm (MacGregor 1934, Webb 1964); para *Azalia africana* se necesitarían más de 100 años. Para árboles de 100 cm dap, el ciclo de vida indicado es de 135 años, basado en una tasa de crecimiento promedio (Jones 1956).

En los bosques húmedos primarios subtropicales de Puerto Rico, donde se midieron árboles emergentes y del sotobosque, se estimó en 80 años la edad de un árbol de crecimiento medio con dap de 10 cm, y en 260 años otro con dap de 50 cm (Wadsworth 1958). Un resumen del crecimiento en dap durante 25 años de más de 500 árboles en un bosque húmedo secundario subtropical de Puerto Rico arrojó un promedio de 0,12 cm/año y extremos de 0,04 y 0,58 (Weaver 1979b). Aún los árboles dominantes y codominantes crecían sólo 0,4 cm/año aproximadamente. En bosques montanos pluviales cercanos, pero a menor altitud, se calculó que los árboles necesitarían 400 y 1200 años para alcanzar un dap de 10 cm y 50 cm, respectivamente, y probablemente estos datos están sobrestimados, pues los competidores sobrevivientes crecen más rápido que el promedio.

Jordan (1971b) sugiere que el crecimiento de los árboles de los bosques primarios tropicales es más lento que en la zona templada, debido a que hay una menor presión evolutiva para maximizar la eficiencia de la producción de madera en sitios donde la energía solar es abundante. Catinot (1974) indica que tales comparaciones no son justas, pues generalmente se basan en bosques manejados de la zona templada y bosques tropicales no manejados.

Todas estas generalidades sobre el crecimiento diamétrico, aún entre especies, arrojan luz pero a la vez nuevas incógnitas. La variación en el crecimiento del dap en cualquier parcela, especie o clase de tamaño es tan amplia que es difícil de interpretar. Un registro del crecimiento diamétrico de 43 árboles de *Dacryodes excelsa* durante 24 años y de casi el mismo dap inicial (10-20 cm), mostró una diferencia de diez veces entre el crecimiento más lento y el más rápido (Wadsworth *et al.* 1989). Árboles de *Ceratopetalum* en una misma parcela y de una misma clase diamétrica variaron de 1 a 6 mm/año (Baur 1964a). *Manilkara*, generalmente considerada una especie de crecimiento lento en Puerto Rico, es capaz de crecer más rápidamente que *Cecropia*, una especie pionera de crecimiento rápido, cuando ambas especies se encuentran en un bosque cerrado.

Los bosques primarios, por definición, son producto de influencias naturales (en oposición a influencias humanas) que favorecen al ecosistema en general, en vez de a organismos individuales. Un resultado es que la densidad del bosque alcanza un nivel tal que genera

una competencia intensa entre árboles individuales, ninguno de los cuales crece sin restricciones. Cuando el área basal del bosque excede los 32 m²/ha (común en bosques primarios), el crecimiento de los árboles individuales es lento (Dawkins 1959, citado por Ovington 1972). El crecimiento medio generalmente deriva de una mezcla de árboles que crecen en distintos microambientes, bajo distintos grados de supresión, de distintos tamaños y posiblemente de distintas edades y que han tenido que competir de distinta forma. Además, el crecimiento de algunos de estos árboles podría reflejar efectos de causas que con el paso del tiempo ya no se pueden determinar. Así, no es de extrañar que cada árbol individual en la naturaleza presente niveles de crecimiento muy variables y generalmente muy por debajo del crecimiento potencial.

La importancia relativa de las restricciones sobre el crecimiento es difícil de evaluar. Entre todas las posibles restricciones, es difícil establecer cuales tienen que ver con la competencia, pues sus efectos pueden persistir durante décadas, aún después de que las evidencias visibles de las causas hayan desaparecido. Un árbol puede también influir en sus vecinos de muchas maneras, aparte de la competencia directa por la luz, humedad o nutrientes, ya que puede producir y liberar inhibidores químicos (alelopatía); puede albergar pestes, acarrear patógenos, o atraer pájaros o mamíferos que dañan a los árboles vecinos.

Una de las restricciones más evidentes al crecimiento de los árboles en bosques pluviales es la sombra. Los árboles que forman el dosel absorben entre 80 y 90% del total de la energía solar (Dawkins 1961b). Las tasas máximas de asimilación y el punto de compensación entre asimilación y respiración son mayores en las hojas expuestas al sol que en las que están a la sombra; no obstante, estas últimas responden mejor a la iluminación débil que las hojas a pleno sol, aunque no llegan a compensar el déficit (Chartier *et al.* 1973). El potencial productivo de toda copa más alta que la de los árboles cercanos es mucho mayor (Assman 1970).

Los ángulos de las hojas muestran la restricción que la iluminación causa en el bienestar de los árboles tropicales. En las copas de los árboles emergentes, los ángulos de las hojas son más verticales que en las hojas del dosel principal más abajo (Williams *et al.* 1972), pues la saturación de luz ocurre a bajas intensidades. Las hojas expuestas perpendicularmente a los rayos del sol pueden usar la radiación de forma incompleta. Para

interceptar la luz en un punto algo menor que el de saturación, las hojas son más eficientes si presentan cierto ángulo.

Es difícil comparar el crecimiento diamétrico de árboles tropicales por la falta de sincronía, aún entre árboles vecinos de la misma especie (Harper 1977). El momento en que comienza el crecimiento diamétrico y brotan las hojas puede variar sin correlación aparente con factores externos (Chowdhury 1940, Longman y Jenik 1974). El 80% de los árboles en un estudio de los bosques de llanura de Malasia presentaron crecimiento intermitente, y casi todos eran perennes (Alvim 1964); sólo el 20% eran perennes de crecimiento continuo. Aún entre las especies de crecimiento continuo, las tasas de crecimiento varían durante el año. Un estudio de 21 especies cerca de Belem, Brasil, demostró que el crecimiento de 17 era claramente periódico (Moraes 1970). En los bosques pluviales de llanura en Nigeria, las principales cinco especies maderables crecían sólo durante ciertas estaciones (Amobi 1973); en tanto que en los bosques muy húmedos de Puerto Rico se encontró que algunas especies presentaban un crecimiento diamétrico más estacional que otras (Murphy 1970).

Un estudio indicó que las células del cambium de los árboles caducifolios no se dividen durante el período de defoliación, sino cuando las nuevas hojas empiezan a brotar. Un estudio de seis especies de árboles forestales a los 30° de latitud N en la India (Chowdhury 1939) arrojó los siguientes resultados:

- El diámetro del tronco seguía creciendo después del desarrollo foliar durante 2 o 3 meses más.
- Árboles de una misma especie diferían entre 1 y 3 semanas el momento de comenzar a crecer, sin correlación aparente con el aspecto ni el espaciamiento.
- Algunas especies tenían dos períodos de crecimiento.
- No se encontró una correlación directa entre temperatura, precipitación o humedad y el comienzo o cese del crecimiento. Se sugirieron diferencias hereditarias.

En un clima estacional de la región occidental de Costa Rica, 12 de 25 especies de árboles de tierras altas mostraron todo su crecimiento diamétrico durante la estación lluviosa (Daubenmire 1972).

La conducta del crecimiento también varía con el período de vida en que se encuentra el árbol. Algunos árboles presentan un crecimiento acelerado hasta alcanzar el dosel y expandir sus copas; cuando alcanzan alrededor de 60 cm dap, la tasa de crecimiento puede declinar (Jones 1956, Keay 1961, Schulz 1960). Sin embargo, en Nigeria, algunos de los árboles grandes del bosque pluvial son capaces de aumentar el crecimiento de su área basal continuamente hasta edades tan avanzadas como los 140 años (Webb 1964). Se ha sugerido un crecimiento diamétrico rápido entre los 30 y 60 cm dap para explicar la escasez de árboles de tamaños medianos en los bosques primarios africanos (Baur 1964a). Algunos estudios, al relacionar la tasa de crecimiento diamétrico con el tamaño, tienden a confundir con la posición de la copa en el dosel (dominancia). Este error dio lugar a que se midiera el crecimiento de los árboles con base en el área basal y no en el diámetro (Banks 1962, Schulz 1960).

Estas investigaciones sobre crecimiento diamétrico son buenos indicadores del trabajo realizado, pero se debe reconocer que el uso del crecimiento diamétrico medio ha sido muy sesgado, ya que supone que, o todos los árboles son del mismo diámetro, o los diámetros aumentan en proporción con el tamaño. Ninguna de estas dos afirmaciones es verdadera. El crecimiento diamétrico generalmente es mucho menor en los árboles grandes que en los más pequeños; sin embargo, el crecimiento en el volumen de madera de los árboles más grandes es quizás mayor. Este sesgo puede eliminarse en buena medida si se usa el crecimiento del área basal, y más aún si se usa como porcentaje que refleja aproximadamente el crecimiento de un árbol en relación con sus raíces y el espacio ocupado por la copa (como lo indica el área basal del tronco). Sin embargo, aún existe la idea de que esta medida favorece a los árboles más pequeños en vez de los más grandes (Baur 1964a).

Otras variaciones en el crecimiento de árboles individuales provienen de las diferencias entre especies en la clase máxima de tamaño o edad. Los árboles demandantes de luz al comienzo son de crecimiento rápido, particularmente en los tamaños intermedios (dap de 25 a 60 cm) (Baur 1964a). Pero muchos son de vida corta, así que los especímenes más grandes quizás no estén creciendo a pesar de la posición de sus copas.

Acontecimientos en el pasado pueden afectar el tamaño relativo de dos árboles vecinos, pero también puede que sean distintos en cuanto a su constitución genética.

Assman (1970), con base en la zona templada principalmente, atribuye gran parte de la variabilidad del crecimiento de los árboles a características genéticas fijas; así, concluye que existe un vínculo entre la supervivencia y el vigor. Ashton (1969), por otro lado, ve evidencias de selectividad, que provoca una uniformidad genética intraespecífica aguda en bosques de dipterocarpaceas, lo que es paradójico en vista de las numerosas especies que componen estos bosques.

Sin embargo, muchas diferencias genéticas (genotipos) explican el carácter de los distintos árboles del bosque: cada árbol es también un fenotipo resultante de acontecimientos pasados cuyos efectos podrían ser visibles de manera indefinida. Una ventaja inicial en el crecimiento puede producir un árbol aparentemente superior a sus vecinos durante toda su vida. El resultado final quizás sea que los árboles que crecen más rápido que sus vecinos, lo hacen en parte porque sus vecinos no crecen tan rápido. Desde el punto de vista silvicultural, esto probablemente significa que si se eliminan los árboles de crecimiento lento se pueden obtener productos, pero no necesariamente un efecto en estimular el crecimiento de árboles que ya crecen de forma rápida.

Las copas grandes de los árboles provocan un crecimiento rápido en el diámetro del tronco; pero, los árboles con copas pequeñas son más eficientes, en términos del crecimiento por unidad de superficie, volumen de copa y superficie abarcada (Assman 1970). Los cultivos de legumbres se comportan de forma simple: las plantas con copas altas y estrechas son más productivas por unidad de espacio ocupado que las plantas con copas cortas y anchas (Jahnke y Lawrence 1965).

Baur (1964b) se refiere a otra variable que influye en crecimiento de los árboles, las especies oportunistas que aprovechan los claros en el bosque; entre las que se incluyen especies de familias tan importantes como las Meliaceae (*Swietenia*) y las Dipterocarpaceae. Estas especies comienzan en el piso forestal, donde sobreviven durante años en lo que parece ser un estado de latencia virtual, listas para crecer si las condiciones de luz mejoran.

La tolerancia relativa explica otras diferencias en la tasa de crecimiento. Schulz (1960) describe las especies típicas del dosel del bosque primario como relativamente tolerantes a la sombra. Estas especies

difieren de las intolerantes sólo en que para germinar no necesitan luz (y quizás necesiten oscuridad), y porque crecen más despacio en las etapas de plántula y brinzal que las especies exigentes de luz. Sin embargo, en una etapa más avanzada, la necesidad de obtener más luz se convierte en un factor esencial para la mayoría (quizás para casi todas) las especies del estrato mediano y superior. Durante estas etapas, los requisitos de luz varían enormemente, pero el crecimiento de los árboles de todas las especies, en toda clase de edad se estimula con una mayor iluminación (Schulz 1960).

Con tantas causas de variación en el crecimiento, es poco realista tratar de establecer una relación entre tamaño del árbol y edad, aparte de la mera generalización de que los árboles más grandes del dosel muy probablemente son de mayor edad. Sin embargo, no hay un corolario porque no siempre los árboles pequeños son jóvenes; de hecho, pueden ser tan viejos como los árboles principales que ocupan el dosel.

La masa orgánica entera que produce la actividad fotosintética de las hojas verdes de una comunidad de plantas, incluso la porción inmediatamente respirada, se llama producción primaria bruta (Walters 1973). La producción primaria bruta menos la respiración se llama producción primaria neta (Cuadro 3-17). Ambas se expresan en términos de materia orgánica secada al horno, en gramos por metro cuadrado o kilogramos por hectárea (Whittaker 1970).

Según Poore (1964), no hay evidencias de que la flora y la fauna de los ecosistemas primarios utilicen todos los recursos del hábitat. Una mayor utilización parece posible si se emplearan ciertas plantas y animales que no se hallan disponibles de manera natural y si se concentraran esfuerzos en la producción de árboles jóvenes de crecimiento rápido. Sin embargo, esta quizás no sea una práctica sostenible.

Ovington (1972) describe el desarrollo de un bosque estable en términos de la productividad. A medida que los bosques alcanzan una edad madura, la producción primaria neta disminuye debido a que la construcción de tejidos no fotosintéticos requiere mayor respiración, y debido a la mayor altura sobre el nivel del suelo, la fuente del agua y nutrientes minerales necesarios para el crecimiento de las plantas. Agrega, además, que en bosques maduros clímax hay un equilibrio entre producción primaria neta y pérdida de materia orgánica, y que la energía capturada mediante la fotosíntesis se

disipa por la respiración. A medida que se desarrolla el bosque clímax, el crecimiento del área basal se torna más lento; aunque algunos árboles favorecidos continúan creciendo, la mortalidad compensa el incremento logrado.

Si se considera que las tasas de respiración son similares a las tasas de productividad primaria bruta en los bosques primarios, lo que deja poco para la producción neta, el "incremento" de tales bosques equivale aproximadamente a la mortalidad y la hojarasca.

Reproducción

En los ecosistemas de bosques tropicales primarios, los árboles no son reemplazados frecuente ni rápidamente; la mayoría de los árboles pueden sobrevivir durante décadas o siglos. No obstante, y a pesar de la cantidad de adversidades que enfrentan las semillas y los árboles jóvenes, la mayoría de los bosques tropicales contienen al menos una masa poco densa de árboles por debajo del tamaño de madurez. Un estudio en un bosque estacional de Venezuela demostró que uno de cada diez cuadrados de 1 m² tenía un promedio de 7 árboles de menos de 2 m de altura (Rollet 1969).

La frecuencia de los años de gran florecimiento y producción de semillas varía enormemente. Entre las dipterocarpaceas, los buenos años de producción de semillas ocurren a intervalos de 1 a 9 años (Cockburn 1975), pero no abarcan más de la mitad de los árboles; en otros años, sólo un cuarto de los árboles produce frutos (Medway 1972). En la India, algunas semillas de la mayoría de las especies se hallan disponibles en algún lado todos los años, pero no en todas partes; los años de producción de semillas son variables en cuanto a periodicidad y extensión (Griffith 1941a). Las especies del estrato superior fructifican menos frecuentemente que las especies de los estratos inferiores. En el norte de Surinam, la mayoría de las especies del dosel producen frutos cada dos años, incluyendo todas las especies de la familia Vochysiaceae y muchas de las familias Burseraceae, Lecythidaceae y Leguminosae (Schulz 1960). Los intervalos largos entre un período y otro de fructificación podrían influir en la reducción de poblaciones de insectos depredadores a un nivel tal que permita que cierta cantidad de semillas tengan posibilidades de germinar (Janzen 1975). Sin embargo, Harper (1977) indica que no todos los depredadores son especialistas, por lo que pueden trasladarse de una especie a otra.

En la zona templada, los años de gran producción de semilla muestran, a la vez, anillos de crecimiento más delgados, lo que sugiere que una producción abundante de semillas retarda el crecimiento (Assman 1970, Harper 1977). No se han registrado observaciones similares para los trópicos.

Las plantas tropicales se pueden ubicar en cualquiera de las siguientes clases de florecimiento (Koriba 1958):

- Florecimiento perenne
- No estacional, variación de planta en planta y aún de rama en rama
- Estacional, relacionada con la época seca o el largo del día (algunos árboles de florecimiento perenne o no estacional en el trópico ecuatorial son estacionales fuera de él)
- Gregario, florecimiento irregular en masa (algunas dipterocarpaceas)

La mayoría de estas clases se han encontrado en bosques cerca de Manaus, Brasil (Araujo 1970). Un estudio durante cuatro años de 36 especies de árboles productores de madera y látex demostró que el florecimiento ocurre a mitad de la estación seca (junio a noviembre). El florecimiento puede darse una, dos o varias veces al año. Algunas especies florecen irregularmente y no dependen de la estación.

En los bosques húmedos de Costa Rica, el florecimiento de 42 especies culmina en la época seca (Daubenmire 1972). El florecimiento periódico de árboles del estrato superior es mayor en los primeros dos meses de la estación de sequía (Frankie *et al.* 1974b), en tanto que entre especies menos estacionales culmina en mayo y disminuye gradualmente hasta noviembre. En bosques más secos, donde la lluvia normalmente falta de diciembre a abril, casi dos tercios de la polinización se da en la estación de sequía (Daubenmire 1972). En otros bosques secos de Costa Rica, el florecimiento culmina en julio (107 de 113 especies) y decrece paulatinamente hasta terminar en noviembre (Frankie *et al.* 1974b).

En los bosques de llanura de Costa Rica, de un cuarto a la mitad de todas las especies de árboles tienen flores unisexuales, aunque la mayoría son dioicas; esto es, con flores machos y hembras separadas en distintos árboles

(Bawa y Opler 1975). En un bosque semicaducifolio de Costa Rica, se descubrió que el 22% de 130 especies evaluadas eran dioicas, 10% monoicas, 14% autocompatibles y 54% autoincompatibles (Bawa 1974).

En Malasia, el 26% de 722 especies de árboles con dap de 10 cm o más son dioicos y se encuentran en el estrato inferior, principalmente (Ashton 1969). Entre las especies dipterocarpaceas, es común la autopolinización, aunque la hibridación con especies no relacionadas ocurre en grupos. Se cree que las condiciones de los bosques primarios son tales que la selectividad va en contra de la hibridación y la variación intraespecífica (Ashton 1969, Fontaine 1976). Ya que la supervivencia de un árbol en un bosque denso, probablemente depende más de los peligros que enfrenta que de su adaptabilidad genética, la adaptación no varía mucho entre individuos.

Mucho queda por aprender sobre el papel que juegan los insectos en la polinización de los árboles del bosque pluvial (van Steenis 1972); la fragancia de las flores no explica ese papel del todo. Existen muchas variaciones entre especies, aún del mismo género.

Hay poca información publicada sobre el período que transcurre entre el florecimiento y la madurez del fruto de muchos árboles tropicales potencialmente importantes, de los que se podría coleccionar semillas. La documentación sistemática de tales datos se inició en Malasia (Ng y Loh 1974).

Durante el año hay picos únicos de producción de semillas, aún en climas lluviosos (Medway 1972). Ciertas especies oportunistas y del estrato inferior tienen frutos maduros durante gran parte del año (Baur 1964a), pero la fructificación es claramente estacional, aunque las fechas pueden variar año con año (Baur 1964a, Harper 1977).

La cantidad de fructificación fluctúa en climas estacionales. En Colombia, se distribuyó menos equitativamente durante el año en ambientes estacionales que en los bosques muy húmedos premontanos (Hilty 1980). En Costa Rica, la fructificación culmina al comienzo de la estación de lluvias y en setiembre - octubre, después del "veranillo" (período de sequía) entre julio y agosto (Fournier 1976b); sin embargo, algunas especies fructifican en cualquier momento (Daubenmire 1972, Frankie *et al.* 1974b). En Puerto Rico, las semillas de especies introducidas de *Swietenia* generalmente caen al comienzo de la época

seca, pero las de la mayoría de especies caen durante la estación lluviosa.

La dispersión de las semillas en los bosques tropicales cerrados —al igual que la polinización— generalmente no depende del viento. El poco movimiento del aire en los bosques densos hace que la polinización por el viento no sea confiable (Baur 1964a). Cerca de Manaus, Brasil, el polen de sólo 5 de 37 especies de árboles estudiadas había sido diseminado por el viento (Silva 1977). Las semillas con alas son las únicas que pueden “volar” largas distancias en el aire inmóvil, común en muchos bosques tropicales (Harper 1977).

La dispersión de semillas por el viento en Surinam se limita a los árboles del estrato superior y a las especies pioneras (Schulz 1960). Un estudio en Nigeria comprobó que el 46% de las especies del estrato superior eran dispersadas por el viento, en comparación con sólo el 8 o 9% de las especies del estrato inferior (Jones 1956). En un bosque estacional muy húmedo de Venezuela, más del 20% de los árboles con dap de =60 cm producían semillas dispersadas por el viento, en comparación con sólo el 5% de las especies del estrato inferior (Rollet 1969). En Panamá, la fructificación que culmina en abril consiste en su mayor parte de semillas dispersadas por el viento, mientras que la que culmina en agosto, no (Croat 1975).

Los animales son el medio de dispersión de semillas más común en los bosques tropicales (Baur 1964a, Janzen 1975, Schulz 1960). De hecho, la diseminación de semillas es la contribución más importante de los mamíferos tropicales al ecosistema forestal de la región (Fleming 1975). En cualquier parte que aparezca un nuevo crecimiento poco correlacionado con las especies circunvecinas, se considera que los animales han sido los responsables de la diseminación (Baur 1964a). Generalmente, cuando las semillas no han sido dispersadas por el viento, se observan evidencias de ciertos vínculos con el comportamiento animal (Harper 1977, Jones 1956). A lo largo de los grandes ríos, las semillas podrían ser diseminadas por peces frugívoros (Prance 1982). En los bosques pluviales de Nigeria, se hallaron frutos comestibles en el 46% de las especies del estrato superior y en el 70% de las de los estratos medios e inferiores (Jones 1956).

Las semillas de casi todas las especies del estrato inferior de los bosques montañosos muy húmedos de Colombia son distribuidas por aves (Hilty 1980). Cerca de

Manaus, Brasil, las semillas de 22 de las 37 especies de árboles estudiadas (60%) habían sido diseminadas por aves (Silva 1977). La época de fructificación de distintas especies de *Miconia* se ha escalonado de forma tal que hay frutos disponibles en todas las estaciones.

Snow (1981) enumera los siguientes géneros en las dietas de las aves frugívoras. Los que se designan con (s) constituyen el alimento de especies especialmente adaptadas: *Alchornea*, *Allophylus*, *Aniba* (s), *Ardisia*, *Bactris* (s), *Beilschmeidia* (s), *Bromelia*, *Bursera*, *Byrsonima* (s), *Canella*, *Capparis*, *Casearia*, *Cecropia*, *Chlorophora*, *Chrysophyllum* (s), *Citharexylum*, *Clusia*, *Coccoloba*, *Comocladia*, *Cordia*, *Cupania*, *Dacryodes*, *Dendropanax*, *Eugenia*, *Fagara*, *Ficus*, *Genipa*, *Guaiacum*, *Guarea*, *Guazuma*, *Hedyosmum*, *Henrietella*, *Heterotrichum*, *Hyeronima*, *Hirtella* (s), *Ilex*, *Lactea*, *Licaria*, *Manilkara*, *Margaritaria*, *Matayba*, *Metopium*, *Miconia*, *Myrcia*, *Myrica*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Palicourea*, *Persea*, *Petitea*, *Picramnia*, *Piper*, *Pisonia*, *Pithecellobium*, *Pouteria*, *Prestoea*, *Psidium*(s), *Psychotria*, *Rollinia*, *Rourea*, *Roystonea*, *Sapium*, *Schefflera*, *Sloanea*, *Tetragastris*, *Trema*, *Trichilia*, *Trophis*, *Turpinia*, *Virola* y *Zanthoxylum*.

A pesar de que prevalece la dispersión animal, en la mayoría de las especies se ha observado una gran concentración de plántulas cerca del árbol padre (Jones 1956, Schulz 1960). En Surinam, esto aparentemente causa la formación de parches de muchas especies del dosel. Esta forma de distribución en los bosques de dipterocarpaceas en Malasia también se atribuye a una dispersión de semillas poco eficiente (Ashton 1969, Burgess 1975). La regeneración natural de dipterocarpaceas generalmente ocurre en un radio de 60 m del árbol semillero.

Una vez que las semillas alcanzan el piso del bosque, la mayoría pueden germinar rápidamente bajo condiciones favorables. Una prueba de germinación con semillas de 99 especies de árboles en Malasia demostró que el 70% de las especies germinan a las 12 semanas, el 7% después de 12 semanas y el resto, indistintamente antes o después de las 12 semanas (Ng 1973).

En los bosques del norte de Surinam, la germinación rápida es crítica para el éxito de la mayoría de las especies de los estratos medio y superior, pues las plántulas deben estar esperando una apertura del dosel que les favorezca (Schulz 1960). Además, evidencias de ambos hemisferios indican que las semillas de muchas

especies son perecederas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1972, Webb *et al.* 1972), y aunque no lo fueran, pueden ser atacadas por insectos o microorganismos en pocos días o semanas (Schulz 1960).

Las especies pioneras exigentes de luz y algunas especies oportunistas podrían necesitar luz para germinar y entonces, deben mantenerse en el piso forestal antes de la germinación (Schulz 1960). Las especies oportunistas capaces de germinar a la sombra tendrían que soportar, eventualmente, un clima seco. Algunas deben estar en contacto directo con los minerales del suelo para germinar (Schulz 1960). Las semillas frescas de *Schefflera morototoni*, una especie pionera del bosque, sembrada en vivero en Puerto Rico no germinó durante muchos meses, lo que indica dormancia fisiológica (Wadsworth 1945). Se han identificado cuatro causas para ese tipo de dormancia aparente: (1) desarrollo incompleto de la semilla hasta después de dispersada; (2) la germinación requiere ser activada por un fotoperíodo, luz o temperatura; (3) la germinación debe superar una sustancia inhibidora en el revestimiento de la semilla; y (4) la semilla posee un revestimiento impermeable que impide la filtración del agua.

Las especies cuyas semillas permanecen latentes antes de germinar deben defenderse de la depredación. Algunas están provistas de compuestos tóxicos; otras tienen envolturas y pericarpios gruesos. Las semillas pequeñas están más protegidas que las grandes; las que tienen aristas o espinas escapan a la depredación. Un período breve de dormancia también favorece la protección contra la depredación (Hunter *et al.* 1977). Las especies adaptadas a ambientes pobres, donde la competencia es más intensa, tienden a producir semillas más grandes y a dedicar sus limitados recursos más a la supervivencia de individuos establecidos que a la fecundidad (Harper 1977).

La proximidad a árboles semilleros, el tamaño y frecuencia de la cosecha de semillas y la durabilidad de las semillas afectan la abundancia de semillas en el piso del bosque. Estudios cerca de Veracruz, México, demostraron la presencia de muchas semillas latentes en el piso forestal (Guevara Sada y Gómez-Pompa 1976). Recolectaciones efectuadas en México y Nigeria demostraron que rara vez se encontraban semillas provenientes de los estratos superiores, y nunca se mantenían durante todo el año (Gómez-Pompa y



Fig. 3-4.—La fuerza regeneradora de los bosques tropicales es evidente en los árboles que cubren y ocultan totalmente las grandes pirámides de la ciudad Maya de Tikal.

Vázquez-Yanes 1972, Keay 1960). En contraste, las semillas de especies secundarias eran abundantes continuamente, lo que sugiere una mayor durabilidad en el suelo o una producción más frecuente. En los bosques de dipterocarpáceas de Sabah, sólo el 38% de las semillas recogidas pertenecían a especies primarias (Liew 1973a). Las semillas de especies pioneras, tales como *Anthocephalus* y *Macaranga*, eran abundantes. Estas relaciones parecen lógicas, pero las verdaderas diferencias en la abundancia de plántulas están regidas, además, por la capacidad de germinación de las semillas.

La mayor parte de la regeneración forestal tropical ocurre al abrirse el dosel (Fig. 3-4). Baur (1964b) diferencia entre tres distintos grados de perturbación y las respectivas reacciones de regeneración:

1. La muerte de un sólo árbol de tamaño mediano puede crear un claro de diámetro más pequeño que la altura del dosel, el cual es cerrado rápidamente por las copas de los árboles adyacentes. Las especies oportunistas que intentan aprovechar la apertura desaparecen rápidamente.

2. Cuando un árbol grande cae, creando un claro en el dosel de al menos 1000 m², se estimula la regeneración de especies secundarias que podrían sobrevivir y alcanzar la madurez, perdurando durante muchas décadas y contribuyendo a crear parches de especies comunes. Un ejemplo de tales especies secundarias en los bosques neotropicales es *Cordia alliodora*, cuyas semillas pueden sobrevivir suprimidas hasta ocho meses, pero necesitan un claro en el dosel para desarrollarse (Tschinkel 1965).
3. Cuando una catástrofe derriba una gran zona del bosque, las especies oportunistas rápidamente llenan el claro dando una sombra ligera, bajo la cual las especies de vida más larga se desarrollan a un paso más lento, hasta llegar a suplantarlas.

En bosques mixtos tropicales, rara vez un árbol que muere es reemplazado por otro de la misma especie, a pesar de la tendencia a la acumulación de semillas en el mismo sitio. Hace mucho tiempo, se desarrolló la teoría, en el África occidental, de que el ambiente creado bajo una especie del bosque primario favorece la progenie de otras especies más que la propia (Aubreville 1948). Richards llamó a esta teoría, la teoría del “mosaico” (1952). Aunque Schulz (1960) no encontró evidencias para apoyar esta teoría en los bosques pluviales del norte de Surinam, parece que ciertos mecanismos buscan favorecer una secuencia de especies distintas. El hecho de que la depredación de semillas es mayor cerca del árbol padre apoya ese concepto (Janzen 1970b). Según Baur (1964a, 1964b) esta es la razón por la cual la progenie de *Manilkara bidentata* no crece bajo el árbol padre.

En los bosques de la zona templada se han encontrado evidencias que apoyan la teoría del cambio secuencial de las especies. Según Fox (1977), la tendencia al reemplazo de árboles por otros de distintas especies se debe a algo más que la mera selectividad de los insectos depredadores. La supervivencia de las semillas y las plántulas puede ser controlada por otros depredadores, parásitos, toxinas y competidores directos en vez de insectos.

El comportamiento de las plantas después de la germinación es crítico para el éxito en un ambiente tan competitivo como el de los bosques primarios. Harper (1977) reconoce dos rutas para el éxito:

1. Las especies exigentes de luz son el resultado de una fuerza evolutiva y selectiva que favorece la precocidad y la producción de muchos

descendientes. La selección favorece el empleo de gran parte de los asimilados en la producción de semillas, aunque no se favorecen la capacidad competitiva ni una vida larga. La progenie tardía no es significativa, porque la sucesión ya ha progresado lo suficiente como para que esté bien establecida.

2. Las plantas que surgen en un bosque ya establecido, se clasifican como tolerantes, y son más agresivas que las plantas fecundas o las precoces. Producen semillas más grandes pero en menores cantidades, la supervivencia durante el período juvenil y una vida larga son más importantes que la producción de semillas. Cuando dos especies de este tipo crecen juntas, la selección favorece la divergencia para minimizar la competencia sobre los recursos que ambas requieren.

La cantidad de progenie por especie en el bosque no es proporcional a la cantidad de árboles maduros (Harper 1977). Aparentemente, la capacidad reproductiva de un árbol por sí sola no determina su abundancia en el bosque; también es importante la capacidad de la progenie de sobrevivir a los peligros durante el período de crecimiento y desarrollo inicial. Por ejemplo, la supervivencia de plántulas de dipterocarpaceas en el norte de Borneo disminuyó de casi 80% después del primer año a 43% después de cinco años (Nicholson 1965b). En Puerto Rico, las plántulas de la especie oportunista *Tabebuia heterophylla* pueden cubrir el suelo de bosques húmedos desde el principio de la estación de lluvias hasta la próxima estación de sequía, época en que casi todos desaparecen.

Los complejos factores involucrados en la regeneración natural de los bosques tropicales primarios no se entienden bien. Hasta hace poco tiempo, el interés principal era la explotación de madera de unas pocas especies comerciales del estrato superior. La adecuada regeneración natural se evaluaba en términos de la densidad de brinzales de esas especies. Aparte de los bosques dipterocarpaceos en los mejores sitios (Tang y Wadley 1976a) y otras pocas circunstancias especiales, la regeneración avanzada de estas especies era inadecuada para producir una segunda cosecha. A pesar del proceso gradual y continuo de la regeneración natural en sistemas primarios de la naturaleza, esa imposibilidad de obtener una nueva cosecha resulta del número limitado de especies aceptables en el mercado y del largo tiempo que el proceso toma.

Cuando se consideró que la regeneración natural de esas pocas especies seleccionadas era inadecuada, se supuso que si se raleaba el estrato superior y se preparaba un semillero al pie, se generaría una buena cosecha de estas especies en pocos años. Esta suposición, también, se equivocó en cuanto a la capacidad de las especies madereras como portadoras de semillas o como competidoras en un estrato inferior liberado. Este tema se discute más a fondo en el próximo capítulo.

Influencias ambientales

La respuesta e influencia del bosque tropical primario en su ambiente se consideran aquí desde el punto de vista de la productividad. Muchas de las variaciones biológicas en los bosques tropicales constituyen simplemente distintas etapas de una secuencia continua, en vez de cambios abruptos. Estas variaciones generalmente se deben a más de una causa, las cuales no afectan a todos los bosques del mismo modo o con la misma intensidad. Por lo tanto, las diferencias pueden aparecer gradualmente, y es difícil describirlas de manera inconexa o atribuirles causas específicas. Un factor que complica el asunto es averiguar en qué medida un bosque aparentemente no perturbado representa las condiciones naturales del presente o de un pasado reciente. Sauer (1957) analizó este aspecto en muchos sitios donde el drenaje y el relieve favorecen la presencia humana. Se ha dicho que en toda África quizás no existe un sólo bosque clímax; los descubrimientos en la cuenca del Amazonas muestran indicios de presencia humana previa en sitios poco accesibles de ciertos tipos de suelos. A pesar de la capacidad del bosque de cerrar los claros, las especies clímax demoran más de una generación en alcanzar una composición estable y, por ende, la restauración de un bosque pluvial primario. Por lo tanto, a pesar de la apariencia poco perturbada de un bosque primario, quizás haya soportado actividades humanas en épocas remotas.

El aislamiento geográfico afecta en buena medida la productividad del bosque, en especial en las islas oceánicas (MacArthur y Wilson 1967). Las islas pequeñas quizás tengan menos hábitats que un área continental parecida, debido a una inmigración menor y a una diferenciación de los mecanismos de dispersión. Generalmente, la cantidad de especies en una isla dada se relaciona con el tamaño de la isla y a su diversidad ambiental.

Los fenómenos catastróficos del clima (p.ej. huracanes) tienen efectos inequívocos y de largo alcance en el carácter y desarrollo de los bosques. Cuando los

huracanes son frecuentes, los bosques pueden resistir los vientos pero su estabilidad interna disminuye y retienen una mayor proporción de características sucesionales que en otras partes. Generalmente, los bosques azotados por huracanes sufren roturas de las copas y desarraigos unidireccionales. Los árboles que sobreviven tienden a producir raíces con contrafuertes, troncos cortos, maderas densas y copas compactas de hojas coriáceas (King 1945). El hecho de haber sobrevivido a un huracán no quiere decir que no hayan sufrido daños, o que no se requiera de mucho tiempo para recuperarse. Los árboles pueden echar renuevos y reemplazar sus copas aún hasta edades muy avanzadas, pero los efectos de las roturas quizás nunca se llegan a superar por completo. Walker *et al.* (1991) presenta un informe reciente de la influencia de los huracanes en los bosques tropicales.

Las relaciones ambientales de los ecosistemas forestales se dan en dos sentidos. En general, el bosque mejora los extremos ambientales. En los bosques primarios, el microclima varía desde el extremo del dosel de los árboles superiores, donde las condiciones de exposición a los elementos son similares a las de zonas deforestadas, hasta el nivel del suelo, donde los efectos externos se han moderado produciendo un ambiente relativamente estable (Baur 1964a). Al nivel del suelo, la estabilidad de la hojarasca, suelo, agua y nutrientes promueve una productividad forestal sostenible.

Humedad. La humedad es el factor ambiental más importante que determina la distribución, composición de especies y el crecimiento de los bosques (Kozlowski 1982). La productividad del bosque está estrechamente correlacionada con la disponibilidad de humedad; así, la altura del bosque disminuye de 50 a 10 m o menos al pasar de ambientes húmedos a secos. La cantidad de madera del fuste bajo distintas condiciones de humedad es muy significativa para la producción. Veillon *et al.* (1977) determinaron que la madera de los troncos en bosques de Venezuela variaba de 35% con una precipitación promedio anual de 40 cm, a 65% con una precipitación de 260 cm.

La humedad disponible también es significativa para otras características estructurales. Los bosques perennes estacionales y los bosques pluviales de Cambodia y Tailandia, con cantidades similares de biomasa, presentaron índices del área foliar del 7,3 y de 10,7 al 12,3, respectivamente (Art y Marks 1971). Existe una menor estratificación de la vegetación en los bosques

secos y muchas formas de vida especiales están ausentes (Webb 1959).

Los climas estacionales, característicos de los trópicos extra-ecuatoriales, son muy significativos para el crecimiento forestal. Schulz (1960) llegó a la conclusión de que la sequía en Surinam era la principal responsable de la periodicidad del crecimiento. Según ya se ha mencionado, los troncos crecen principalmente durante la estación lluviosa.

Los bosques primarios enfrentan la precipitación, en primera instancia, al ser interceptada por las copas de los árboles. Los datos de la cantidad de lluvia interceptada no tienen ningún significado por las variaciones en el grado de cobertura del dosel y la intensidad y duración de la precipitación. Un estudio de los bosques pluviales de Panamá mostró que el porcentaje de interceptación aumentaba con la cobertura del dosel y era mayor durante los aguaceros ligeros (Golley *et al.* 1975). Una relación similar se descubrió en los bosques húmedos de Puerto Rico (Clegg 1963); con una precipitación de 0,13 cm, la interceptación era completa en tanto que con una precipitación de 2,03 cm, se interceptó sólo el 50%.

En Tailandia, la interceptación variaba mucho con el tipo de bosque, siendo mayor en los bosques secos (Chunkao *et al.* 1971). En días en que la precipitación era de 0 a 1 cm, el promedio de interceptación en bosques perennes era de 24%, en comparación con 78% en los bosques secos dipterocarpaceos. Con una precipitación de 2 a 3 cm, los porcentajes respectivos fueron 14 y 64%. La interceptación declinó al aumentar la precipitación, a medida que el dosel alcanzó el punto de saturación. No

se explican claramente las tasas mayores de interceptación en bosques secos, pero quizás se deba a una precipitación menos intensa.

El agua interceptada no constituye una pérdida total para el ecosistema, pues entra al sistema junto con el agua descargada por los estomas, absorbiendo calor en el proceso de evaporación y contribuyendo a la humedad atmosférica en las cercanías (Monteith 1975). Durante la noche, no se da un gradiente significativo de humedad ya que la atmósfera en todos los niveles se encuentra cerca del punto de saturación (Davis y Richards 1933/34). La humedad relativa de un bosque de tierra firme cerca de Belem, Brasil (Bastos *et al.* 1974), demostró una saturación del aire nocturno constante a través del año, aún a los 15 m sobre el nivel del suelo (Cuadro 3-18); ni siquiera al mediodía se observó ningún estrés en relación con la humedad. La evaporación y la transpiración impiden que el aire se seque. En los bosques pluviales de Nigeria, durante el día se pierde poco o casi nada del vapor del agua de los estratos inferiores a los estratos superiores (Evans 1966).

El rocío durante la noche es capaz de compensar, en parte, la interceptación. A medida que baja la temperatura, generalmente la atmósfera se encuentra cerca o en el punto mismo de saturación. Sin embargo, en algunos bosques pluviales de Nigeria, el rocío no cae al suelo (Evans 1966). Un estudio descubrió que las hojas pequeñas retienen el rocío; sólo las grandes hojas digitadas de *Musanga* acumulan tanto rocío que algunas gotas caen (Longman y Jenik 1974).

Del agua que pasa a través del follaje, la parte que fluye a lo largo de los troncos de los árboles es mínima,

Cuadro 3-18.—Promedio de humedad relativa en un bosque de tierra firme cerca de Belem, Brasil, por mes, hora del día y altura sobre el nivel del suelo (%)

Mes	Humedad relativa			
	1.5 m sobre el nivel del suelo		15m sobre el nivel del suelo	
	A mediodía	A medianoche	A mediodía	A medianoche
Enero	91	99	80	99
Abril	92	100	84	100
Julio	71	94	66	99
Octubre	78	95	66	97

Fuente: Bastos y otros (1974).

excepto durante las tormentas de gran intensidad, según un estudio en los bosques pluviales de Malasia (Kenworthy 1971). Casi el 1% del agua recibida se evaporó en la superficie del suelo y sólo el 3% escurrió, lo que indica que el 96% se infiltró en el suelo forestal. El flujo basal de la corriente, incluyendo el escurrimiento superficial, totalizó casi el 25% de la lluvia, pero se redujo durante el día debido a una transpiración más activa, estimada en 135 cm/año.

Temperatura. Como es de esperar, la temperatura (especialmente la mínima) afecta el crecimiento de las plantas en los trópicos. Por ejemplo, la temperatura mínima de los trópicos extra-ecuatoriales es menor que en los trópicos ecuatoriales, y afecta a la flora en forma adversa.

La vegetación en las montañas tropicales también puede verse afectada por la temperatura baja, pero el efecto se confunde con diferencias en precipitación, viento y nubosidad. Sin embargo, Grubb (1977) descubrió que a medida que aumenta la elevación, la altura de los árboles en los bosques muy húmedos tropicales se reduce de 42 a 2 m y disminuye la riqueza de especies, el tamaño de las hojas, la producción de raíces fúlcneas y el número de trepadoras. Según Grubb, el límite superior de ocurrencia de las especies probablemente está determinado por la temperatura, mientras que el límite inferior lo determina probablemente la competencia. También observó, que las deficiencias en nutrimentos cambian con la elevación y que la nubosidad reduce la transpiración. A elevaciones mayores (y temperaturas menores), los árboles se tornan raquíuticos, como en los suelos pobres de llanura. Además, a menores temperaturas, grandes cantidades de N y P se encuentran

inmovilizadas en la hojarasca no descompuesta y en el humus no mineralizado.

Sin embargo, el efecto de la elevación sobre el crecimiento de las plantas no es consistente. Un estudio en Venezuela (Veillon 1965) indicó que la cantidad de árboles, área basal y volumen de los bosques primarios empieza a disminuir recién a los 3000 m de elevación. Una conclusión similar se obtuvo al comparar la vegetación tropical (>24°C) y premontana (entre 2 y 18°C) del Panamá (Golley *et al.* 1969).

Las tasas de crecimiento de las plantas son afectadas por las temperaturas diurnas y nocturnas y por la duración del día (Longman y Jenik 1974). Se cree que la fotosíntesis es más eficaz y el crecimiento de las plantas más rápido a una temperatura de 30°C (Thornwaite 1948). Chang (1968, citado por Scott 1976) cree que, puesto que la respiración y la fotosíntesis varían con la temperatura, la producción primaria neta de los ecosistemas es relativamente poco afectada por cambios moderados en la temperatura media.

El efecto amortiguador del bosque puede reducir la variación en la temperatura diaria a menos de un tercio de lo que se reduciría fuera del bosque (Baur 1964a). En un bosque pluvial de Nigeria, el calor proporcionado en los estratos inferiores del bosque desde las 10 am hasta las 7 pm fue como promedio 10 kcal/m²/h, mientras que la pérdida de calor de noche arrojó un promedio de 7 kcal/m²/h (Evans 1966). No se perdió calor en los estratos superiores o inferiores durante el día, y la transferencia del calor ocurrió principalmente durante la noche.

La variación de la temperatura en un bosque de tierra firme a lo largo del Amazonas fue mínima durante el día y a través del año (Cuadro 3-19). Sin embargo, la

Cuadro 3-19.—Variación de la temperatura media en un bosque de tierra firme en Brasil, por mes, hora del día y altura sobre el nivel del suelo (°C)

Mes	Humedad relativa			
	1.5 m sobre el nivel del suelo		15m sobre el nivel del suelo	
	A mediodía	A medianoche	A mediodía	A medianoche
Enero	26.7	27.6	23.6	23.1
Abril	27.1	28.7	24.6	24.8
Julio	27.5	28.1	23.6	23.0
Octubre	27.7	28.6	23.4	23.0

Fuente: Bastos y otros 1974.

Cuadro 3-20.—Temperatura del suelo cerca de Belem, Brasil, por mes, profundidad y clase de terreno (°C)

Mes	A 2-cm de profundidad		A 1-m de profundidad	
	Bajo bosque	Abierto	Bajo bosque	Abierto
Enero	25.2	31.3	25.1	28.4
Abril	25.3	31.6	24.9	28.6
Julio	25.4	36.8	25.0	29.2
Octubre	25.1	40.2	25.0	30.0
Promedio	25.2	35.1	25.0	29.1

Fuente: Bastos y Diniz 1974.

es mayor que a 1,5 m, y menor a medianoche (Bastos y Diniz 1974). Los mismos autores encontraron una mayor uniformidad en las temperaturas del suelo bajo el bosque que en campo abierto, y que la diferencia en temperatura entre el bosque y campo abierto es mayor en la superficie que a 1 m por debajo de ella (Cuadro 3-20).

Brinkman y Goes Ribeiro (1971) descubrieron que a 2 cm sobre el nivel del suelo bajo el bosque primario de la Amazonia central, la temperatura subió a más de 30°C sólo el 3% del tiempo, y que la temperatura máxima alcanzada fue de 33,9°C. En campo abierto, la temperatura estaba por encima de 30°C el 52% del tiempo, y la temperatura máxima alcanzada fue de 49,9°C.

Luz. La luz dentro de los bosques se reduce gradualmente, desde el dosel de los árboles hasta el nivel del suelo. Según Yoda (1974), la iluminación visible recibida a los 57 m sobre el nivel del suelo, en un bosque pluvial de Malasia, se reduce al 30% a una altura de 40 m, 10% a 30 m, 5% a 20 m, 2% a 10 m y 0,5% a 1 m. En un bosque pluvial de Surinam, sólo el 1,5% de la luz plena del sol alcanza el sotobosque (Schulz 1960); en tanto que en un bosque de tierra firme cerca de Manaus, Brasil, era 1,4% (Conceicao y Barros 1979). Otro estudio arrojó un máximo de 0,1% a mediodía, declinando a 0,05% hacia las 3:00 pm y 0,02% a las 4:00 pm (Longman y Jenik 1974). Del 2 al 3% de los registros en bosques pluviales de Malasia y Nigeria, entre el 5 y 6% reciben luz solar directa, del 25 al 44% luz solar reflejada, y del 50 al 70% luz solar fragmentada (Baur 1964a).

Debido a la distancia entre el dosel y el suelo, muchos de los claros del dosel son más pequeños que el

diámetro aparente del sol, y por lo tanto, gran parte de la luz transmitida llega a zonas de penumbra, lo que produce una iluminación relativamente uniforme en el piso del bosque (Chartier *et al.* 1973). La disminución de la intensidad de la luz provoca la supresión de árboles. En un bosque de Puerto Rico con 1566 árboles de ≤ 5 cm dap por hectárea sólo el 4% eran dominantes, 10% codominantes, 32% intermedios y 54% suprimidos (Anón. 1953a). Las tasas relativas de crecimiento diamétrico en estas cuatro clases ilustran, en parte, el significado de la iluminación. Si se establece como 100 el promedio de la tasa de crecimiento diamétrico de los árboles dominantes, las especies codominantes podrían crecer a una tasa relativa de 90 a 110, las intermedias entre 50 y 70 y muchos árboles suprimidos sólo del 10 al 30. Bajo tales condiciones un árbol de 30 cm dap, que ha vivido gran parte de su vida suprimido y que a lo sumo ha alcanzado el nivel intermedio, quizás tenga 180 años de edad o más.

Suelos. Los bosques tropicales han evolucionado para aprovechar al máximo los nutrientes del suelo. En los bosques pluviales, la limitación en la disponibilidad de nutrientes en función de la humedad y temperatura realza los mecanismos de adaptación a las deficiencias. En los suelos más infértiles (p.ej., suelos podsólicos y pantanos de turba) han crecido bosques pluviales, cuyas especies toleran tales deficiencias, aunque también son capaces de enfrentar la competencia agresiva de los árboles característicos de sitios más favorables.

En sustratos pobres en nutrientes, tales como los latosoles cerca de Manaus, Brasil, el contenido de nutrientes en las raíces finas generalmente es más reducido que en cualquier otra parte (Klinge 1976). Adaptaciones a estas condiciones incluyen (Herrera *et al.* 1978): 1) raíces densas con una capacidad muy alta

para retener nutrimentos; 2) reciclaje directo de nutrimentos a través de micorrizas; 3) acumulación de sustancias químicas en las hojas (reducción herbívora); 4) recuperación de nutrimentos mediante la caída de hojas; 5) resistencia a deficiencias de Ca, abundancia de Al y acidez; 6) disposición de la hojarasca sobre el piso forestal para reducir la lixiviación; 7) fijación epifítica de N del aire.

Los suelos serpentinos pueden ser especialmente inhibidores del crecimiento por factores físicos desfavorables, tales como altos niveles de Mg, níquel (Ni) y posiblemente cromo (Cr); bajos niveles de Ca o de nutrimentos (Proctor y Woodell 1975). Entre las adaptaciones de los árboles están las que favorecen la absorción de ciertos elementos y no de otros, la tolerancia a altos niveles de Mn, Cr, cobalto (Co) y hierro (Fe). Las adaptaciones buscan excluir a las especies menos tolerantes o adaptables.

Los suelos pobres reducen la estatura del bosque y la riqueza en la composición. Los cerrados del Brasil, bosques caracterizados por suelos pobres, crecen sólo 12 m de altura y no más de 70 cm dap (Rizzini 1975). Una excepción son los bosques de sabana de arena blanca en Surinam (Schulz 1960), donde pequeñas zonas pueden estar completamente cubiertas de bosques pluviales altos pues las raíces, aparentemente, alcanzaron una profundidad de 5 m hasta las rocas en descomposición.

A la inversa, las condiciones favorables del suelo se reflejan en la calidad de los bosques primarios. La abundancia de la regeneración natural de sal (*Shorea*) en la India aumenta con la disponibilidad de N y P en el suelo (Seth y Bhatnagar 1960).

Los manglares muestran la significancia de suelos adversos para los bosques naturales (Fig. 3-5). Las inundaciones y la presencia de sal favorecen a las especies del manglar, pues son las únicas que toleran estas condiciones. La segregación de especies dentro del manglar también podría estar definida por esas condiciones. En Sabah, la ocurrencia de dos especies de *Rhizophora* se relaciona claramente con la distancia al mar: *Rhizophora apiculata* es más abundante aproximadamente a 250 m del mar, mientras que *R. mucronata* alcanza una abundancia máxima a 650 m del mar (Liew *et al.* 1975). *Avicennia* es una especie favorecida en sitios donde la salinidad aumenta hasta tal punto que las demás especies no pueden tolerarla.

Experimentos efectuados en Hawai en suelos tropicales comunes —oxisoles, ultisoles, inceptisoles e histosoles— demuestran la influencia del bosque en la porosidad del suelo (Wood 1977). Las tasas de infiltración en suelos cubiertos de bosques eran de 3 a 5 veces mayores que en suelos similares bajo pastoreo o cultivos de caña de azúcar y piña. Las tasas de infiltración en el bosque (medidas con pruebas de anillos concéntricos) variaron de 15 a 39 cm/h, mientras que en suelos bajo pastoreo eran de 5 cm/h, 3 cm/h bajo caña de azúcar y 9 cm/h bajo piña. La mayor cantidad de agregados en el suelo bajo el bosque también reduce su susceptibilidad a la erosión.

Topografía. Ya se han mencionado las principales diferencias que como consecuencia de la elevación se dan en los bosques tropicales primarios. Menos conocida es la influencia de la topografía en los distintos tipos de bosques. Las cimas de las colinas en climas muy húmedos están mejor drenadas que los fondos de valles y quizás contengan material recientemente meteorizado, pero también están más expuestas a la erosión. Los fondos de los valles en climas secos, por el contrario, tienen a una mayor disponibilidad de humedad y reciben el beneficio de la deposición coluvial.

Estudios de los bosques montanos de Puerto Rico demostraron hace tiempo que la topografía local promueve la segregación de especies arbóreas (Wadsworth 1953). Aún si las colinas y los valles estén



Fig. 3-5.—Los manglares cubren densamente las orillas de los estuarios y los pantanos anegados por las mareas.

muy cerca, los árboles maduros de ciertas especies ocurren principalmente en una de estas zonas y sólo raras veces en la otra. *Dacryodes excelsa*, por ejemplo, generalmente se encuentra en la cima de las colinas, mientras que *Guarea guidonia* generalmente se encuentra en las laderas más bajas o en el fondo del valle.

La densidad del bosque también está influenciada por la topografía. En los bosques de dipterocarpaceas de Malasia, la cantidad total de árboles por hectárea con ≥ 27 cm dap, fue de 58 en las colinas y 33 en el fondo de los valles (Wyatt-Smith 1960c). Para las especies de valor económico, las cifras correspondientes fueron 30 y 11. La disparidad entre árboles grandes es aún más extrema. En la misma zona, Burgess (1970) determinó que las laderas más bajas son marginales para la producción de madera y excluyó el fondo de los valles y las laderas de más de 45°.

La topografía, y más específicamente el aspecto, puede ser significativa para la productividad de los bosques en gran parte de los trópicos, donde los vientos tienen una dirección prevaleciente. En la zona de vientos alisios de los trópicos extra-ecuatoriales, las laderas orientales suelen presentar una superficie perpendicular a la caída oblicua de la lluvia arrastrada por el viento, mientras que las laderas occidentales quizás sean casi paralelas. El efecto es una mayor precipitación y erosión en las laderas orientales, lo que produce suelos superficiales incapaces de absorber o retener una gran cantidad de lluvia. La evaporación, como resultado también del viento prevaleciente, quizás deje a las laderas expuestas más secas que las laderas protegidas.

Predicción del crecimiento. Intentos para correlacionar el crecimiento diamétrico de árboles individuales con la competencia y el tamaño del árbol no han sido muy exitosos. En Puerto Rico, no se determinó ninguna correlación entre el crecimiento diamétrico de *Dacryodes excelsa* y el área basal de árboles a no más de 8 m de distancia, aunque el diámetro inicial y la clase de copa lograron explicar un tercio de la variabilidad aproximadamente (Wadsworth 1953). En el norte de Nigeria, el ancho y altura del tronco y el tamaño de la copa explicaron el 40% de la variabilidad del crecimiento subsiguiente (Kemp y Lowe 1970), en tanto que la densidad medida con relascopio, el área basal y la suma de las alturas de especies competidoras dieron cuenta de otro 19%, y las variables del sitio explicaron otro 14%. En otra zona de Nigeria, casi el

70% de la variación diamétrica entre árboles se relacionó con su propia área basal (Lowe 1971). La altura y el diámetro de copa estaban fuertemente correlacionadas con el área basal, pero no explicaron la variación adicional del crecimiento. La competencia no explicó más del 5% de la variación en el crecimiento, aún en sitios donde era muy fuerte; tampoco el drenaje y la topografía cuentan de una porción significativa en la variación del crecimiento.

Un estudio de 1560 árboles en los bosques muy húmedos subtropicales de Puerto Rico durante 24 años, mostró una declinación severa en el crecimiento porcentual del área basal de árboles >35 cm dap, un crecimiento más rápido en el fondo de los valles que en las cimas de las colinas, y en las laderas empinadas que en las mesetas; además, los árboles dominantes presentaron un crecimiento de más del 70% en comparación con los árboles suprimidos. Tales estudios investigan complejas relaciones multivariadas que todavía no son bien entendidas. Una hipótesis es que en los bosques estables la proximidad de los árboles refleja la calidad del suelo, de modo que el crecimiento de los árboles individuales es casi el mismo, independientemente de la densidad del bosque circundante.

Otros efectos. La velocidad del viento se reduce sustancialmente en los bosques tropicales. Un estudio de la velocidad del viento en un bosque muy húmedo de Colombia de enero a abril mostró que si la velocidad del viento a 60 m sobre el nivel del suelo es 100, en la cima de los árboles (a 42-45 m) es 30 (Baynton 1965); a la mitad de la altura del dosel, la tasa es 3, y a los 2 m sobre el nivel del suelo, la tasa es 1. Esto evidencia que la reducción del viento, al igual que la luz, se da en más o menos la misma magnitud.

Una densa barrera de árboles es capaz de proteger del viento a una zona cuya extensión es de 10 a 15 veces la altura del dosel (Rosenberg 1974). Paradójicamente, los bosques abiertos a la altura del suelo permiten que el viento los atraviese; eso disminuye la velocidad de descenso de las masas de aire turbulento que el dosel hizo subir, y aumenta en buena medida la zona de protección.

El hecho que los bosques reducen la erosión del suelo es bien conocido. La importancia de este atributo aumenta con lo empinado que sea el terreno y con la intensidad de la precipitación. Los manglares de los estuarios

atrapan cantidades significativas de sedimentos provenientes de las cuencas tropicales; de hecho, los manglares empiezan con la sedimentación, pero una vez establecidos, las raíces fúlcneas retardan y precipitan aún mayores cantidades de sedimentos (Watson 1928).

La degradación del suelo en climas húmedos es inevitable en sitios llanos a menos que haya otra fuente de sustancias nutritivas (Assman 1970). En las laderas, la meteorización de la roca madre ofrece una fuente constante de nutrimentos; de hecho, este proceso es parcialmente responsable de la productividad duradera de los bosques de laderas. La quelación también abastece de otros nutrimentos. Muchas plantas del bosque parecen producir agentes de quelación que aceleran la formación de suelos (Longman y Jenik 1974). Aún así, en suelos ferralíticos (que contienen hierro) hay pocos minerales ricos en nutrimentos al alcance de las raíces de las plantas. La capacidad de intercambio catiónico de estos suelos es muy baja, con excepción de la delgada capa superior de humus, producto directo del bosque mismo.

Rendimientos

Los rendimientos de los bosques primarios se pueden expresar de distintas formas, con base en la tasa de incremento y dependiendo de los criterios de evaluación aplicados. Los ecólogos consideran al rendimiento en términos de una producción primaria neta (producción primaria bruta menos respiración), o sea, el crecimiento neto de todos los organismos, sobre y bajo el suelo, más la hojarasca. Luego, como los productos forestales tradicionales provienen en su mayoría de los troncos, o de troncos y ramas, el incremento volumétrico de estos componentes es de interés especial para el productor de madera. Finalmente, se halla el rendimiento expresado en términos comerciales, el cual excluye la madera de troncos cuyo aprovechamiento no es económico por razones como especie, tamaño pequeño, rajaduras o defectos del árbol; además, corteza, albura, desbastes, recortes y aserrín, dependiendo del producto.

Productividad primaria. La productividad primaria bruta de los bosques tropicales primarios cerrados varía de 13 a 123 t/ha/año (Golley y Lieth 1972). Se estima que el 60% de la productividad primaria total de la superficie terrestre se encuentra en los trópicos y un 20% en el subtropical (Rodin *et al.* 1975). Si se resta la respiración, la productividad primaria neta varía de 10 a 32 t/ha/año (Murphy 1977), según la temperatura y la precipitación

(Cuadro 3-21), aunque también varía por tipo de bosque (Rodin *et al.* 1975):

Tipo de bosque	Productividad primaria neta (t/ha/año)
Tropical	
Húmedo	27-30
Húmedo estacional	15-16
Llano anegable	70
Manglar	10
Semiárido	7-14
Subtropical	
Húmedo	16-22
Montano	18
Semiárido	5-10

La productividad primaria de una comunidad de árboles se relaciona con el crecimiento del tronco utilizable hasta un límite de 7,5 cm (Dawkins 1961d). La producción anual (hojas, ramitas no persistentes, inflorescencias y frutos) generalmente da cuenta del 20 al 30% del peso seco acumulado. Según Dawkins, es poco probable que la producción primaria total de una comunidad de árboles exceda 1,6 veces el crecimiento medido en el fuste.

Madera útil. Con excepción de los sitios donde la leña es importante, la productividad del fuste es la mejor medida del rendimiento probable de madera útil. El fuste representa entre 70 y 80% de la fitomasa aérea de los bosques primarios (Dawkins 1961d). Dawkins (1964b) estudió el crecimiento diamétrico en función del área basal medida con relascopio, la exposición de la copa y la interferencia lateral, y llegó a la conclusión de que, con una cobertura del 90% de la copa y la mayor

Cuadro 3-21.—Relación entre el clima y la productividad primaria neta

Temperatura promedio (°C)	Precipitación media anual (cm)	Productividad primaria neta (t/ha/año)
10	100	14
20	200	22
30	300	26
30	400	28

Fuente: Lieth 1972.

libertad práctica de la copa, el rendimiento máximo de madera es aproximadamente 11 t/ha/año. Weck (1963) citado por Bazilevich y Rodin (1966), llegó a una similar conclusión.

En bosques comerciales, el rendimiento comercial no es equivalente a la productividad primaria neta, ya que no se consideran las raíces, los extremos del fuste, las hojas y (generalmente) tampoco las ramas pequeñas. Además, el rendimiento económico máximo no necesariamente se relaciona en forma directa con el volumen máximo producido porque para la mayoría de los productos, los árboles grandes generalmente valen más que un volumen igual de árboles chicos.

La cantidad de madera útil por unidad de área (independientemente de la calidad) es de interés general. Como Gallant (1959) indicó, las maderas tropicales de más demanda en el comercio mundial son también las más comunes en los bosques. Si bien toda especie que alcanza dimensiones útiles y con buena forma podrá ser aceptada en un mercado regional en expansión, siempre se preferirán maderas que se pueden obtener en cantidad.

Hughes (1968b) observó que hubiera sido imprudente suponer que un patrón de uso cambiante y una tecnología mejorada eventualmente resolverían el problema de la utilización de todas las especies que ahora se consideran de calidad secundaria. Existen buenas razones para clasificar a una especie como secundaria, y es poco probable que problemas como la dificultad en el aserrado, distorsión excesiva en el secado, resistencia a los clavos y mala trabajabilidad se puedan superar a un costo aceptable que permita el uso de esas especies para la construcción y fabricación de muebles (Hughes 1968b). Además el aumento en el uso de madera para pulpa no va a fomentar el manejo de bosques para obtener especies de baja calidad. Para operar eficazmente, la industria del papel y cartón necesita materia prima de tamaño y calidad uniforme. Aún en un futuro distante, la demanda por árboles grandes habrá de continuar porque la resistencia y superficie de su madera proporcionan una gran versatilidad en su estado natural y requieren poca modificación (Hughes 1968b).

Los productos forestales más valiosos se estiman con base en sus dimensiones y no en su peso; por eso, la productividad económica se expresa mejor en términos del volumen de crecimiento (metros cúbicos por

hectárea por año) en vez de masa. Sin embargo, cuando se requiere una conversión, el promedio de la gravedad específica de la madera de los bosques tropicales húmedos primarios es de aproximadamente 0,6; por lo tanto, para amplias comparaciones, una tonelada métrica equivale a casi 1,67 m³, o 1 m³ equivale a aproximadamente 0,6 t.

Sólo una pequeña proporción de la madera de los bosques primarios ha sido generalmente utilizable. Baur (1964b) descubrió que el rendimiento promedio de la madera útil era menos de 3 m³/ha/año. Ovington (1972) encontró una gama de 2 a 6 m³/ha/año, con un promedio inferior a 3,5. Maudoux (1958, citado por Catinot 1974) también da una tasa anual de crecimiento para los bosques africanos occidentales de 3 m³/ha/año. Veillon (1974) calculó en Venezuela, un crecimiento de 9,3 m³/ha/año en un bosque húmedo tropical; 4,0 m³/ha/año en un bosque seco tropical, y 1,0 m³/ha/año en un bosque tropical muy seco. Los manglares de Madras, India, aunque sujetos a una demanda intensa, producen desde hace tiempo no más de 2 m³/ha/año de madera útil (Venkatesan 1966).

Suponiendo que el crecimiento de árboles individuales pueda ser expandido hasta el límite del crecimiento del bosque en términos del área basal, Dawkins (1961b) propuso que la productividad potencial de madera de especies nativas podría alcanzar un nivel máximo de 24 m³/ha/año en bosques tropicales de tierras bajas. Para géneros intolerantes de crecimiento rápido, como *Ochroma* y *Cecropia*, la productividad máxima podría ser 43 m³/ha/año. Sin embargo, tales niveles no se pueden alcanzar con nuestros conocimientos actuales del valor de los sitios y sin una selección de genotipos. Además, los estándares actuales de uso de madera en rollo y enchapado desperdician hasta un 40% del volumen de madera.

Si la predicción de Dawkins y Weck, de una productividad máxima de 11 t/ha/año es correcta, y si la gravedad específica de la madera es 0,6, y si los bosques actuales están produciendo sólo 3 m³/ha/año (Baur 1964a), eso significa que solo un sexto de la madera producida es considerada comercializable. Dado lo anterior, una utilización más completa de los bosques primarios parece posible. Whitmore (1980) enumera muchos de los productos que podrían (y deberían) ser producidos por las fábricas de procesamiento primario y secundario de los bosques del sureste asiático: madera, celulosa, lignina, hemicelulosa, proteína, insecticidas,

aceites esenciales, colorantes para alimentos, medicinas, gomas, látex, resinas y ceras.

Variaciones. La variabilidad de los bosques tropicales, aún en distancias cortas, probablemente afecta la productividad, pero es difícil de caracterizar, evaluar, trazar o predecir. Un ejemplo es el bosque pluvial extremadamente variable de las regiones montañosas, donde la mayoría de los árboles grandes se encuentran en la cima de las colinas o en las laderas superiores, como en Malasia y las Indias Occidentales (Burgess 1970, Wadsworth 1953). Sin embargo, las clasificaciones de subformaciones o asociaciones a través de zonas extensas, aunque convenientes, son poco precisas por tratarse de secciones arbitrariamente definidas dentro de un gran continuum (Baur 1964a, 1964b), y aún de vez en cuando aparecen agrupamientos inconexos (Schulz 1960). En lo que pareciera un acto desesperado, se ha sugerido que el estrato inferior es un mejor índice del sitio que los árboles del estrato superior.

La descripción de las diferencias entre bosques tropicales es difícil y los resultados no son muy satisfactorios. El mero problema de la identificación de los árboles puede ser casi insuperable en el principio. Los ecólogos y botánicos han puesto en duda ciertas identificaciones del gran estudio de transectos de los bosques amazónicos efectuado por Heinsdijk (1960), algo de esperar, a medida que se intensifica la exploración botánica y las investigaciones taxonómicas. Muchas especies son escasas; además, el follaje juvenil puede ser diferente del de los árboles maduros. Existe poca evidencia aparente de la adaptación ambiental de los árboles tropicales o de la periodicidad de sus funciones, ya que muchos de ellos florecen y fructifican en forma asincrónica.

Una baja densidad máxima del bosque (área basal) constituye una restricción notable en los bosques tropicales. La estratificación vertical de las copas en el bosque primario no necesariamente aumenta el crecimiento del bosque, aunque puede aumentar el crecimiento de árboles individuales (Assman 1970). Para bosques mixtos de especies latifoliadas, el área basal máxima de un bosque que permita que un árbol individual desarrolle un crecimiento diamétrico aceptable, generalmente es menos de 35 m²/ha, casi la mitad de la de los bosques de coníferas y eucaliptos en la zona templada. Razones diámetro de copa/dap de 21 a 23 son comunes (Bell 1971, Paijmans 1970).

Según Dawkins, estas razones no disminuyen a medida que la especie alcanza la madurez, en el caso de las exigentes de luz, pero sí en las tolerantes. El bosque relativamente abierto necesario para asegurar un crecimiento rápido y continuo de las especies exigentes es muy distinto del bosque primario. El hecho de que las tasas de respiración aumentan con la temperatura más rápidamente que las tasas de fotosíntesis (por la senda del C³) podría también limitar la producción de los ecosistemas de bosques tropicales.

Los bosques primarios contienen muchas especies difíciles de evaluar, utilizar o cultivar, como por ejemplo, *Calamus* spp., especies trepadoras capaces de alcanzar la parte superior del dosel, o bien, las que producen sustancias elastómeras, resinas, látex, aceites comestibles, productos medicinales y frutas. Muchos de los grandes árboles de buena forma son de madera muy dura o tienen un alto contenido de sílice, pero otros son de baja resistencia a las rajaduras, o emiten olores desagradables, o causan alergias. Otros tienen mala forma y son tan escasos que no abastecen la materia prima suficiente para ser utilizados económicamente.

La extensión del nicho abarcado por cada especie no es evidente, lo que pone en duda a qué se deben las variaciones en la ocurrencia y desempeño de las distintas especies. La presencia de gambas altas y la falta de anillos de crecimiento, como índices confiables de la edad de las especies leñosas, constituyen grandes desventajas en la evaluación del crecimiento. La fotogrametría y otras técnicas de teledetección todavía no ofrecen muchos detalles de significado para la silvicultura. Variaciones en el nivel de tolerancia, tanto de la especie como de las clases etarias, complican las predicciones del crecimiento y las prescripciones silviculturales. La calidad comercial aún de los árboles aparentemente sólidos es muy variable debido a la presencia de defectos ocultos.

Experimentos con zanjas y corta de malezas del sotobosque arrojan luz sobre el grado de competencia por agua y nutrimentos para el crecimiento de árboles individuales dentro de ecosistemas forestales. Un experimento en un bosque de *Shorea* (especie caducifolia) en la India demostró que la corta de malezas estimuló el crecimiento de las plántulas más que el zanjeado, a un nivel muy significativo (Bhatnagar 1959). En parcelas desmalezadas, las zanjas tuvieron poco impacto sobre el crecimiento subsiguiente, lo cual fue inesperado pues se suponía que en los bosques

caducifolios la competencia de los grandes árboles era mucho más severa que la competencia de las malezas. Después de 12 meses, las zanjas provocaron un crecimiento en altura del 8%, en comparación con 39% para la corta de malezas. Este último tratamiento reduce la competencia por agua y nutrientes, por lo que es probable en el estudio ambos se confundieran. Además, podría ser que el beneficio pleno de las zanjas tarde al menos 12 meses en evidenciarse.

Las variaciones en los tiempos y tasas de crecimiento de distintas especies en distintos lugares quizás sean difíciles de evaluar, y más aún de predecir. La periodicidad del crecimiento en los bosques muy húmedos por lo general no depende de acontecimientos climáticos obvios (Tomlinson y Gill 1973). Algunas especies crecen continuamente, o al menos hasta cierto grado, mientras que otras exhiben distintos grados de periodicidad, por lo que es necesario medir el crecimiento en años completos. Aún si se midiera sólo en la estación de sequía no es seguro para todas las especies, porque algunas que parecen estacionales pueden crecer también durante este período (Longman 1969). Algunas especies producen nuevas hojas en la estación de sequía; en Ghana, por el contrario, los árboles caducifolios pierden sus hojas en noviembre, mientras que los predominantemente perennes tienden a perder las suyas en marzo (Longman 1969).

Pero no sólo el crecimiento es variable; los intentos de medirlo pueden fallar a causa del encogimiento estacional. Daubenmire (1972) encontró en Costa Rica un cambio de 0,04 cm en el dap de *Swietenia macrophylla* debido solamente a cambios en el grado de humedad de la corteza. Se han registrado mayores diferencias con *Eucalyptus robusta*, una especie de corteza esponjosa, la cual muestra disminuciones del dap de hasta 0,246 cm durante la estación de sequía (Daubenmire 1972). Mediciones repetidas en estaciones de sequía sucesivas podrían variar significativamente debido a diferencias en el grado de sequía entre estaciones.

Las tasas de crecimiento podrían variar aún a diario. Se determinó el crecimiento terminal de seis cañas de *Dendrocalamus strictus*, una especie de bambú, cuya altura promedio era 137 cm (Dutta y Tomar 1964). El bambú produjo nuevas cañas entre julio y setiembre. El crecimiento máximo en altura de las seis cañas fue 27,2 cm durante un período de 24 horas, pero más de la

mitad del crecimiento ocurrió de noche. En Surinam, para minimizar la variación diaria, se buscaba medir los árboles entre las 6:30 y las 11 am (Schulz 1960).

La ausencia de anillos de crecimiento discernibles y su periodicidad desconocida complica aún más la definición de las tasas de crecimiento en los bosques tropicales. La mayoría de las especies no producen anillos lo bastante diferenciados y continuos, como para permitir que distintos observadores obtengan el mismo resultado. Aún los árboles caducifolios, decididamente estacionales en cuanto al crecimiento diamétrico del tronco, muestran poca evidencia de anillos. Donde los anillos de crecimiento se distinguen bien, algunos corresponden al alargamiento del tronco y otros no (Tomlinson y Gill 1973). *Avicennia germinans*, un mangle, produce anillos de separaciones muy uniformes aparentemente seis veces al año, pero estos se correlacionan con el diámetro del tronco y no con la edad del árbol.

El registro durante 36 años del porcentaje promedio de área basal de 153 árboles de *Dacryodes excelsa* en un bosque muy húmedo subtropical de crecimiento antiguo en Puerto Rico, el cual se recuperaba de un huracán que ocurrió en 1932, mostró una gran variación aún cuando se promediaron distintos períodos de varios años. No hay una explicación evidente de las fluctuaciones, aunque la tendencia general hacia un crecimiento más lento probablemente refleja una creciente densidad forestal a medida que avanza la recuperación. Es claro que, bajo estas condiciones, los promedios de unos pocos años podrían no ser representativos de las expectativas a largo plazo. Los promedios son los siguientes:

Período	Crecimiento del área basal, promedio anual (%)
1946-82	2,04
1946-52	4,52
1952-58	2,42
1958-65	3,20
1965-76	1,42
1976-82	1,63

Determinar la capacidad de la semilla de sostener ecosistemas tropicales forestales estables también se complica por la extrema variación entre especies en cuanto a la época de producción y viabilidad de la

semilla en el piso forestal. Las semillas de especies típicas del estrato superior de bosques muy húmedos, generalmente son perecederas y, por lo tanto, permanecen sólo durante un período muy breve después de haber caído. Géneros muy exigentes de la luz, como *Cecropia*, pueden ser un componente menor de los bosques primarios; sin embargo, la mayoría de las semillas viables en el piso forestal son suyas debido a su larga viabilidad. Estas semillas pueden quedar latentes hasta que algún acontecimiento inesperado las exponga a suficiente luz para que germinen, mientras que la germinación de especies tolerantes quizás quede inhibida precisamente porque hay luz (Baur 1964a, 1964b).

Se ha hablado mucho aquí sobre los rendimientos de los productos cosechables de los bosques primarios. Estos bosques todavía constituyen una fuente principal de productos forestales en muchas zonas tropicales. Sin embargo, al extraer productos vegetales o animales del bosque, lo que queda ya no es un bosque primario. Si los bosques primarios han de persistir, sus usos deben ser sólo los no extractivos, como la preservación de la biodiversidad de plantas, animales y germoplasma, la estabilidad del suelo, la calidad del agua, investigaciones científicas no manipuladoras y actividades educativas y recreativas no destructivas. Los productos, por lo tanto, deben provenir más bien de los bosques secundarios y plantaciones, de las cuales se habla en los capítulos siguientes.

