

RESTAURACIÓN EN BOSQUES TROPICALES: FUNDAMENTOS ECOLÓGICOS, PRÁCTICOS Y SOCIALES

ELIANE CECCON



Este libro fue sometido a un proceso de dictaminación por pares académicos externos al CRIM, de acuerdo con las normas establecidas en los Lineamientos generales de política editorial del Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Primera edición: agosto de 2013

© Eliane Ceccon

© Ediciones Díaz de Santos

D. R. © 2013 Universidad Nacional Autónoma de México

Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, C.P. 04510, México, D.F.

Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias

Av. Universidad s/n, Circuito 2, Col. Chamilpa, C.P. 62210, Cuernavaca, Morelos

www.crim.unam.mx

Ediciones D. D. S. México

Elisa 161, Col. Nativitas, C. P. 03500

Delegación Benito Juárez, México, D. F.

jnicasio@diazdesantosexico.com

<http://www.diazdesantosexico.com.mx/>

Ediciones Díaz de Santos

C/ Albasanz 2, 28037, Madrid, España

ediciones@diazdesantos.es

<http://www.diazdesantos.es/>

ISBN: 978-84-pendiente (UNAM)

ISBN: 978-84-9969-615-7 (Díaz de Santos)

Corrección ortográfica y de estilo: Adriana Guerrero Tinoco.

Diseño de portada e interiores: Aarón González Cabrera.

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales.

Impreso y hecho en México

A Octavio y a la vida, que me han dado tanto....

El planeta no necesita más personas “exitosas”. El planeta necesita desesperadamente más personas que cultiven la paz, personas que ayuden a sanar y restaurar, que narren historias y den amor en todas las formas posibles.

TENZIN GYATSO, Decimocuarto Dalai Lama.

ÍNDICE

Agradecimientos	15
Prólogo.	17
Introducción..	19
1. Principios generales de la dinámica de los ecosistemas tropicales	23
La polinización..	24
La dispersión	24
La germinación..	25
La regeneración.	27
2. Las perturbaciones antrópicas..	31
2.1 La agricultura de roza-tumba y quema	34
2.2 La ganadería	36
2.3 Las especies exóticas invasoras	38
2.4 La minería	44
2.5 La agricultura intensiva	45
2.6 La fragmentación.	48
2.6.1 Principales efectos de la fragmentación y sus consecuencias para los ecosistemas	50
3. ¿Cómo evaluar el nivel de degradación de un ecosistema?	55
3.1 Evaluación de expertos	55
3.2 Indicadores bióticos	56
3.3 Indicadores de actividad humana	57

3.4 Índices multicriterio	57
3.5 Índice para la evaluación de la degradación del paisaje (cuadro 6).	60
4. El desarrollo del concepto de restauración ecológica.	63
4.1 La inserción de la población local en el concepto de restauración ..	68
4.2 Perspectivas en los conceptos y en las prácticas de restauración..	71
4.2.1 La restauración frente al cambio climático	71
5. Bases teóricas para la restauración ecológica	75
6. Bases prácticas para la restauración ecológica..	81
6.1 Estrategias de recomposición	81
6.1.1 Regeneración natural	82
6.1.2 La nucleación	86
6.1.3 La siembra directa de semillas	92
Desventajas de la siembra directa de semillas.	94
6.1.4 Enriquecimiento	95
6.1.5 La implantación	96
6.1.5.1. Enfoques y criterios para el establecimiento de las estrategias de implantación	96
6.1.5.2 La importancia de la diversidad genética en la estrategia de implantación.	119
6.1.5.3 Técnicas esenciales para la implantación: la producción de plántulas.	122
6.2 El problema de las plantas exóticas invasoras en la restauración	123
6.3 La recuperación de áreas degradadas por la minería	130
6.3.1 El papel del suelo y de la topografía en la recuperación de áreas degradadas por la minería	130
6.3.2 El papel de la vegetación en la recuperación de áreas degradadas por la minería.	133
7. La restauración de paisajes	139
8. La integración de la población local en las actividades de restauración	149
8.1 La restauración ecocultural o biocultural	150
8.2 El paradigma de la participación social en la conservación y restauración de ecosistemas.	151

8.2.1 Algunos modelos y lecciones aprendidas en proyectos ambientales participativos	152
8.3 Estrategias de restauración que facilitan la participación social: la agroforestería y la agroecología	157
8.3.1 La agroecología..	158
8.3.1.1. Algunas técnicas agroecológicas conocidas	160
8.3.2 La agroforestería	162
8.3.2.1 Algunas técnicas agroforestales conocidas	165
8.3.3 ¿Cómo evaluar el éxito de un sistema agroecológico o agroforestal?.	170
8.3.3.1 La relación de equivalencia de la tierra (RET)	171
8.3.3.2 El Marco de Evaluación de Sistemas de Manejo Incorporando Indicadores de Sustentabilidad (MESMIS)	173
9. ¿Cómo financiar la restauración?	175
9.1 ¿Cómo calcular los costos de la implantación?	175
9.2 ¿Cómo valorar los servicios ecosistémicos?	177
9.2.1 El sistema de la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (EEM)	178
9.2.2 Valor Económico Total o VET	179
9.3 El financiamiento de la restauración con los pagos por servicios ecosistémicos..	181
9.3.1 Los créditos de carbono	183
9.3.3.1 Estrategias locales para la obtención de créditos de carbono.	185
9.3.2 El financiamiento de la restauración a través de la vinculación entre la investigación y las comunidades campesinas: el modelo de estación de restauración ambiental en México.	186
9.3.3 La viabilidad económica de la restauración productiva	190
9.3.3.1 Las posibilidades económicas para el mercado de la producción de café sustentable..	190
9.3.3.2 La sociedad civil como financiadora de la restauración productiva: el modelo de las Asociaciones de Reposición Forestal en Brasil	193
9.3.3.3 La iniciativa privada como financiadora de la restauración productiva: el modelo empresario forestal/agroforestal en Brasil..	196
10. ¿Cómo evaluar el éxito de un proyecto de restauración?	201
10.1 ¿Cómo diseñar los experimentos de restauración?..	204

10.1.1 Los análisis de los datos	206
Una breve conclusión	209
Glosario	211
Bibliografía.	219
Anexo 1. Técnicas básicas para la implantación de invernadero	283

AGRADECIMIENTOS

Agradezco antes que nada a la UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México), orgullosamente pública y gratuita, que me ha proporcionado todo el apoyo necesario para realizar mis investigaciones en el área de ecología y restauración desde mi doctorado hasta en mi trabajo como investigadora. También soy muy grata al PASPA y al Conacyt por el apoyo financiero brindado para realizar mi año sabático en Brasil, donde pude finalmente realizar el sueño de escribir este libro, también a la Universidade Federal do Paraná por ofrecer sus instalaciones para realizar mi trabajo y a la Dra. Marcia Marques por la invitación y las buenas relaciones académicas y de amistad.

Una parte importante de la experiencia en México en restauración la debo a mis constantes estudios experimentales en el campo y varios viajes de trabajo, financiados por los proyectos PAPIIT IN107309 y IN304409, IN300112 y IN101712, al Proyecto Binacional Conacyt y al Centro de Ciencias de la Complejidad, todos apoyados por el trabajo entusiasta de mis estudiantes en la realización de sus tesis. Agradezco mucho también a Erich Shaitza, Isabela Galarda Varassin, Maria do Rocio L. Rocha, Ilma Elisabete Rodenbush y Leila T. Maranhó por la importante aportación de su magnífico conocimiento y experiencias en algunos cuadros de este libro y a la maestra Luz Flores Rojas por la ayuda con la adecuación de las referencias bibliográficas. Agradezco mucho las observaciones de los dos árbitros anónimos, que sin lugar a duda, ayudaron a mejorar este libro.

Dedico un agradecimiento especial a Raúl García-Barrios, quien con sumo entusiasmo me ha invitado a trabajar en la UNAM y en su magnífico proyecto de restauración.

Agradezco mucho a mi querida hermana Rose Cleia Ceccon que ha llenado de dulzura mi estancia en Brasil literal y metafóricamente...

Por último, agradezco a Octavio Miramontes y a Brisa Ceccon, que siempre han llenado mi vida de retos sentimentales e intelectuales, alegrías y mucho, mucho amor...

PRÓLOGO

El siglo xx fue un periodo sin precedentes en lo que toca a la deforestación en las regiones tropicales del mundo. Durante los años 1980 a 1990, las alarmantes consecuencias de la deforestación tropical despertaron nuestra conciencia colectiva. El arca se estaba hundiendo. La deforestación en sus múltiples formas marcó una nueva era de la extinción, de la degradación de los bosques, la fragmentación, la erosión, las emisiones de carbono y el empobrecimiento biótico. Ahora, después de muchas décadas de aumento de las tasas de pérdida de bosques, las tasas de deforestación están disminuyendo lentamente. Las tasas de reforestación y regeneración espontánea de los bosques naturales van en aumento, y las políticas de manejo y conservación forestal están mejorando. Las tasas de deforestación tropical disminuyeron de 16 millones ha.año⁻¹ durante la década de 1990 a 13 millones de ha. año⁻¹ en el periodo 2000-2010 (FAO, 2012; Meyfroidt y Lambin, 2011). Entre 2000 y 2010, México, Colombia, Venezuela, Honduras, Cuba, Costa Rica, El Salvador, Surinám, Puerto Rico, Haití, Guyana y Guayana Francesa tuvieron una ganancia neta en vegetación leñosa (Aide *et al.*, 2013). El siglo xxi podría convertirse en la era de la reposición forestal.

Este mensaje de buenas noticias se ahoga fácilmente por los malos informes contundentes que recibimos cada día sobre el estado de nuestro planeta. La población humana sigue creciendo e impone exigencias excesivas a los recursos del planeta. Si vamos a mantener la vida en la tierra, tenemos que encontrar una manera de revertir la destrucción de los bosques tropicales mediante la creación de otros nuevos y permitir que los que han sido dañados y los campos abandonados se regeneren. Estos esfuerzos ya han comenzado en las zonas tropicales, basándose en la capacidad intrínseca de los sistemas forestales de auto-organizarse.

El reconocimiento de que las poblaciones humanas son parte integrante de los ecosistemas de bosques tropicales es la clave para liberar el potencial de

la restauración forestal. Los bosques tropicales necesitan nuestra ayuda para regenerarse. En algunos casos, la necesidad es tan simple como la protección contra incendios o la reducción de uso de la tierra agrícola en zonas no aptas para la agricultura. En otros casos, los árboles deben ser plantados y cuidados. El presente libro de Eliane Ceccon proporciona otra clave para desbloquear el potencial de un mejor porvenir. Léelo, apréndelo y enséñalo. Todos debemos aprender a diseñar y practicar la restauración forestal eficaz, mientras que todavía podemos hacer una diferencia. Podemos hacer que el siglo XXI sea la era de la restauración.

ROBIN CHAZDON
Universidad de Connecticut, Estados Unidos

INTRODUCCIÓN

La restauración es una actividad que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema que fue degradado, dañado, transformado o totalmente destruido como resultado directo o indirecto de las actividades humanas o de fenómenos naturales tales como incendios, inundaciones, huracanes o erupciones volcánicas.

En los ecosistemas tropicales, los disturbios antrópicos generalmente son de mayor escala, intensidad y frecuencia que los disturbios naturales y por ende, su recuperación puede ser más lenta e incierta (Uhl *et al.*, 1990; Chazdon, 2008). Los ecosistemas tienen su estabilidad comprometida a partir del momento en que ocurren cambios drásticos en su régimen de disturbios característicos y cuando las fluctuaciones ambientales ultrapasan su límite homeostático*. Como consecuencia, la capacidad de las comunidades en restablecer su equilibrio (resiliencia*) dinámico es afectada, al igual que la capacidad de respuesta frente a nuevos disturbios, hasta el punto en el que el ecosistema se colapsa a un nivel irreversible de degradación. Así, la recomposición natural en estos ecosistemas degradados, por ejemplo, que están bajo regímenes de quemas constantes o en sitios aislados de fuentes naturales de semillas, pueden presentar una desviación considerable de las rutas sucesionales naturales (Whitmore, 1983; Gómez-Pompa *et al.*, 1991; De Graaf, 1986; Finegan, 1992; Chazdon, 2003), lo que a la vez causa la llamada “sucesión suspendida” (Ramakrishnan, 1988). Cuando ocurre este fenómeno, las entradas naturales al ecosistema ya no son capaces de reponer las pérdidas de materia orgánica en el suelo, nutrientes, biomasa, fuentes de propágulos, entre otros.

En el escenario anterior, la intervención humana es necesaria para estabilizar y revertir los procesos de degradación, por medio de la aceleración y el direccionamiento de la sucesión natural. Esta intervención requiere de esfuerzos diferenciados, en función del grado de perturbación en que se encuentren los

ecosistemas involucrados y de la existencia de alguna capacidad de retorno al estado original o resiliencia*. Esto es lo que llamamos *restauración*.

De inicio, para saber el tipo de esfuerzo requerido para establecer la restauración es necesario conocer el ecosistema que se desea recuperar. Otro aspecto importante en la restauración de ecosistemas naturales es la complejidad de éstos: un determinado tipo de bosque, por ejemplo, puede contener centenas de especies y cada una puede estar involucrada en intrincadas relaciones con otra centena de organismos tales como herbívoros, predadores de semillas, polinizadores y dispersores de semillas. Por tanto, el manejo de la restauración “completa” de un ecosistema requiere una vasta cantidad de información ecológica; básicamente se necesita comprender cómo se regeneran naturalmente los bosques, identificar los factores que limitan la regeneración y los métodos efectivos para contrarrestarlos y, a partir de ello, acelerar la regeneración (Hardwick *et al.*, 1997). Además, la restauración de los ecosistemas naturales, sobre todo en gran escala, requiere de una estrecha colaboración entre las instituciones promotoras y la población local, pues las nuevas técnicas desarrolladas deben ser económicamente viables y socialmente aceptables (Pinilla y Ceccon, 2008).

Teniendo como escenario la grave crisis de degradación ambiental existente en los ecosistemas tropicales, este libro intenta mostrar una visión holística de la restauración con el objetivo de abrir una puerta hacia un razonamiento comprometido tanto con la especie humana como con la preservación del medio ambiente. Por tanto, busca presentar a partir de diferentes perspectivas los principios ecológicos y sociales fundamentales para el establecimiento de proyectos de restauración, al igual que varios aspectos prácticos para su realización.

El capítulo inicial trata de los principios generales de la dinámica de los ecosistemas tropicales, ya que es a su restauración a lo que este libro se avoca. En el capítulo 2 se describen las principales perturbaciones antrópicas y sus efectos en los ecosistemas, se incluye la fragmentación del paisaje y como complemento, en el capítulo 3 se explican didácticamente algunos métodos conocidos para evaluar el nivel de degradación de los ecosistemas perturbados. El capítulo 4 expone primero el desarrollo del concepto restauración y finaliza con un subcapítulo sobre la inserción de la población humana local y la mudanza del concepto de restauración y sus diferentes argumentos, así como algunas perspectivas conceptuales y prácticas. El capítulo 5 enseña cómo utilizar algunos conceptos de la ecología teórica en la restauración que puedan ser usados en el establecimiento de algunos modelos predictivos.

En el capítulo 6, el más extenso, es donde se aterrizan los fundamentos prácticos para la planeación y el establecimiento de proyectos de restauración. La

mayoría de los enfoques son generales (para cualquier tipo de área degradada); sin embargo, hay dos subcapítulos especialmente dedicados a los aspectos aplicados de la recuperación de áreas ocupadas por especies exóticas invasoras y áreas degradadas por la minería. El capítulo 7 expone algunos métodos aplicados de restauración específicamente destinados a la restauración del paisaje.

El capítulo 8 se enfoca a uno de los principales paradigmas actuales de la restauración, que es la integración de la población humana local, y sugiere algunas de las técnicas más utilizadas en proyectos de restauración productiva (agroforestería y agroecología), donde normalmente la participación de la población local es más frecuente. En este capítulo también se presentan algunos métodos para medir el éxito de las técnicas aplicadas de la restauración productiva.

En el capítulo 9 se presenta información sobre los costos de la restauración y cómo se puede realizar el financiamiento de la restauración tanto ecológica como productiva, aunque este tema sea poco documentado en la literatura. Por último, en el capítulo 10 se revisa la información existente sobre cómo realizar la evaluación de la restauración y en el capítulo 11 se expone una breve conclusión. Al final del libro se agrega un pequeño glosario de términos específicos utilizados en el texto (marcados con un asterisco) para facilitar la rápida comprensión del texto y un anexo sobre aspectos prácticos de la producción de plántulas en invernadero. En varios capítulos hay cuadros especiales que profundizan o presentan curiosidades sobre el tema del referido capítulo, algunos son ensayos resumidos de trabajos científicos de varios autores y otros fueron escritos por colaboradores invitados. En varios capítulos se presentan algunas fotografías de proyectos de restauración que fueron realizados o visitados por la autora a lo largo de 25 años de trabajo.

Este libro ha sido escrito pensando en un público lector con la formación de un estudiante de licenciatura o posgrado en áreas afines tales como biología, ecología y manejo, ingeniería ambiental, entre otras. También está pensado como un material auxiliar para aquellos profesionales cuyo campo de acción incluya los proyectos de restauración y los investigadores que deseen iniciarse en esta desafiante y compleja área de las ciencias naturales, cada vez más pertinente frente al drama mundial de la degradación ambiental.

1. PRINCIPIOS GENERALES DE LA DINÁMICA DE LOS ECOSISTEMAS TROPICALES

Una vez establecido que el principal objetivo de la restauración es imitar la estructura, la función, la diversidad y la dinámica del ecosistema original (Higgs, 1997), es de fundamental importancia conocer algunos principios básicos de la dinámica de los ecosistemas tropicales.

El bosque tropical es uno de los principales tipos de vegetación del mundo y también uno de los más complejos por su gran diversidad de especies (Richards, 1996; Whitmore, 1998) y se debe a varias características ambientales exclusivas de estos ecosistemas como (Poorter *et al.*, 2003):

- Fotoperiodo más corto y constante (no varía con las estaciones).
- Desarrollo homogéneo de las temperaturas.
- Ausencia de estaciones térmicas definidas.
- Presencia de estaciones hidrológicas.

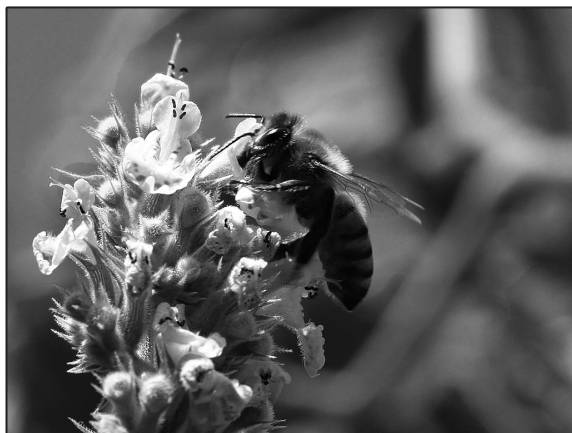
Los suelos tropicales por lo general son pobres en nutrientes como resultado de prolongados periodos sin perturbaciones geomorfológicas, por temperaturas constantemente altas y con grandes cantidades de precipitación anual que conducen a una meteorización intensiva y a una lixiviación profunda (Primavesi, 1982; Lamprecht, 1990).

En los bosques tropicales las relaciones entre los diferentes organismos, en diferentes escalas espaciales y temporales, se consideran básicas para determinar la importancia de los distintos factores en el cambio de vegetación (Solomon y Shugart, 1993). Según las diferentes escalas espaciales (paisajes regionales, comunidades ecológicas, lugares locales), y los niveles de diversidad biológica (ecosistema, especie, población y genética), pueden también definirse los rasgos y factores más importantes de este ecosistema (Noss, 1990). Por tanto, enseguida

se presenta una breve descripción de algunas de las más importantes características biológicas de estos ecosistemas que juegan un papel fundamental para su restauración (en el cuadro 1 se presenta las características de los bosques tropicales estacionalmente secos):

La polinización

La mayoría de las especies arbóreas tropicales son polinizadas por animales. Como resultado de la evolución, existen numerosos casos de plantas y polinizadores especializados entre ellos, por lo que incontables especies tienen flores con características especialmente adaptadas a determinados polinizadores. La polinización a partir de murciélagos está prácticamente restringida a los trópicos, de igual forma destaca la polinización por aves (ej.: colibríes; Whitmore, 1983).



Fuente: Wikipedia Commons.

La dispersión

La mayoría de las especies tropicales presenta una dispersión zoocórica, mientras que las especies de dispersión anemocórica son comunes en los bosques estacionales en donde la mayoría de las especies liberan las semillas al final de la época seca (Ceccon *et al.*, 2006).

En la dispersión zoocórica puede existir una relación entre el tipo de fruto y el grupo ecológico al que pertenece la especie vegetal con sus vectores. Los frutos pequeños y en gran cantidad son propios de la vegetación secundaria y son dispersados por frugívoros no especializados, que necesitan alimentarse de varias especies para completar su dieta. Para estas especies, es ventajoso atraer diferentes tipos de frugívoros para aumentar la dispersión de sus semillas, en este caso, las inversiones de recursos que hacen las plantas en cada semilla son mínimas, y los frutos no son muy nutritivos. Estas características son típicas de especies de bosques jóvenes. Por otra parte, las plantas cuyos frutos son dispersados por frugívoros especializados necesitan invertir muchos recursos para producir semillas con grandes reservas y con un buen abrigo carnosos (fruto grande) para atraer de manera segura a frugívoros específicos. Estos frutos ofrecen una dieta completa para estos animales. Tales características son típicas de especies de bosques maduros (Snow, 1981).

En lo que se refiere a la dispersión zoocórica, en los bosques tropicales se clasifican tres tipos de frugívoros (Snow, 1981):

Frugívoros legítimos: son aquellos que se alimentan del pericarpio o de otras partes suaves de los frutos y dejan intacta la semilla en la defecación o regurgitación.

Depredadores de semillas: son los que comen los frutos para digerir las semillas.

Acumuladores de semillas: son los que aun siendo depredadores de semillas, acumulan más de lo que consumen, lo que favorece la dispersión. Como ejemplo, en la Mata Atlántica en el sur y sureste de Brasil, durante el otoño, cuando el árbol de *Araucaria angustifolia* fructifica, bandos de urracas azules (*Cyanocorax caeruleus*) laboriosamente almacenan bajo el suelo las nueces para alimentarse posteriormente. Sin embargo, muchas de ellas no regresan y estas nueces enterradas germinan (Dos Anjos, 1991).

La germinación

Varios autores han clasificado a las semillas de especies tropicales con base en la relación entre el tipo de germinación, la composición de las comunidades y las estrategias evolutivas de las plantas (Budowisk, 1965; Putz, 1993; Whitmore, 1983, entre otros). A continuación se presenta un resumen de las clasificaciones de las semillas en función de dichas características:

Semillas ortodoxas: la mayoría de las especies pioneras tienen semillas ortodoxas (Budowisk, 1965; Putz, 1993; Whitmore, 1983). Estas semillas son de tamaño pequeño, con un peso que varía de 0.001 a 0.1 g (Roberts, 1973). Presentan dormancia* y, por tanto, una mayor longevidad (Roberts, 1973), lo que permite que perduren durante mucho tiempo en el banco de semillas (Budowisk, 1965; Putz, 1993, Whitmore, 1983). Las especies con semillas ortodoxas producen una gran cantidad de semillas pequeñas con bajo contenido de humedad, lo cual incrementa su potencial de dispersión a grandes distancias por medios abióticos (agua, viento, por ejemplo; Foster, 1986). Las semillas ortodoxas pueden almacenarse con facilidad por varios años (y en algunos casos de manera indefinida) a baja temperatura (entre 5°C y 18°C o menos) y con un contenido de humedad residual de 5 a 7% sin mostrar una disminución significativa de su viabilidad (Roberts, 1973).

Los factores ambientales que pueden romper la dormancia de las semillas ortodoxas e iniciar la germinación son (Baskin y Baskin, 2004):

- Un mayor ratio del espectro rojo lejano / rojo (esto sucede con la formación de un claro, y el dosel se abre y ocurre la filtración selectiva de la luz roja por la vegetación). Algunas especies inician la germinación solamente hasta la formación de un claro.
- Fluctuaciones grandes de temperatura o temperaturas extremas que llevan a la ruptura del pericarpio impermeable al agua y al oxígeno también son favorecidas en la apertura de claros.
- Precipitación y humedad disponibles que lleva al lavado de los inhibidores metabólicos, típico en plantas de climas más secos.
- Por actividad animal que lleva a la ruptura del pericarpio por abrasión mecánica a través del aparato digestivo.

Semillas recalcitrantes: este tipo de semillas por lo general se encuentran en especies que son tolerantes a la sombra (Budowisk, 1965; Putz, 1993; Whitmore, 1983), normalmente son grandes con un peso que varía de 0.1 a 10 g o más (Roberts, 1973), no presentan dormancia y tienen una germinación temprana (Budowisk, 1965; Putz, 1993; Whitmore, 1983). Poseen una menor longevidad que las ortodoxas; son producidas por especies perennes, leñosas que se desarrollan con frecuencia en bosques maduros, localizados en regiones con clima cálido húmedo en los que no existe una estacionalidad relativamente marcada, por lo que las semillas no tienen que enfrentar condiciones climáticas desfavorables (Vázquez-Yanez, 1987). Contrario de las ortodoxas, las semillas recalcitrantes no

resisten el almacenaje bajo condiciones de baja temperatura y contenido de humedad, ya que pierden su viabilidad en corto tiempo (Roberts, 1973).

En los bosques tropicales de clima estacional (cuadro 1), en general, las semillas son de vida corta y la dispersión ocurre durante un corto periodo de tiempo (en la estación seca). Las semillas permanecen en el banco hasta la estación de lluvias, cuando germinan en su totalidad, por lo que poseen bancos de semillas denominados transitorios (Ceccon *et al.*, 2006). Muchas de estas semillas pueden ser almacenadas solamente por periodos muy cortos, ya que pierden su viabilidad muy rápido (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Miller, 1999).

La regeneración

En los bosques tropicales húmedos varios autores han clasificado la regeneración de distintos grupos ecológicos a través de diferentes características de las especies (Budowisk, 1965; Martínez-Ramos, 1985; Lamprecht, 1990; Whitmore, 1990; Finegan, 1992). A pesar de no existir una homogeneización en términos de nomenclatura entre las diversas clasificaciones, todas ellas tienen el factor luz, más explícitamente, la presencia de claros en los bosques, como uno de los factores determinantes en la regeneración de estos grupos y pueden clasificarse básicamente de la siguiente manera:

Especies heliófitas: son intolerantes a la sombra y requieren plena insolación durante toda su vida. Por tanto, se regeneran en áreas abiertas y alcanzan precozmente el estadio reproductivo (semillas pequeñas y abundantes), ya que son de rápido crecimiento y de ciclo de vida corto (10-30 años). Estas especies son también denominadas *pioneras efímeras* o *de ciclo corto*. En la germinación presentan latencia fotoblástica* y/o termoblástica* que les permite sobrevivir en el banco de semillas hasta que las condiciones ambientales promuevan la germinación (apertura de un claro en el dosel).

Especies hemisciófitas: son tolerantes a la sombra y pueden regenerarse en el interior del bosque, ya que se regeneran tanto a la luz como a la sombra, pero si la cantidad de luz no aumenta, estas especies perecen, ya que a la edad temprana necesitan plena luz. También se las denomina *nómadas*, *oportunistas*, *secundarias tempranas*, *heliófitas durables* o *secundarias tardías*. El tamaño de sus semillas es variable, así como su tasa de crecimiento. Su longevidad es mediana (40-175 años). Pueden igualmente regenerarse en zonas deforestadas grandes, pero son menos competitivas que las heliófitas.

Especies esciófitas: son tolerantes a la sombra y se regeneran en ella donde eventualmente pueden desarrollar todo su ciclo vital o cuando menos requieren sombra en su juventud. A menudo pueden sobrevivir en el interior del bosque durante muchos decenios, prácticamente sin crecer. En general, su tasa de crecimiento es muy lenta y su longevidad extendida (100 a 1 000 años). En estado latente mantienen la capacidad de reaccionar con un fuerte crecimiento ante cualquier mejora en las condiciones lumínicas (poseen regeneración latente o forman banco de plántulas). También son conocidas como especies *climáticas* o *tolerantes*.

Cuadro 1. La particular dinámica sucesional de los bosques tropicales estacionalmente secos

A diferencia de los bosques tropicales húmedos, para los bosques tropicales estacionalmente secos no existe una teoría sobre la dinámica de claros y su papel en la regeneración de las especies, debido a ciertas características estructurales de la vegetación como una menor altura de la vegetación, grosor y tamaño de troncos y ramas, una reducida estratificación, una alta densidad de individuos, entre otras (Murphy y Lugo, 1986; Swaine, *et al.* 1990; Terborgh, 1992). Esto también se debe a los cambios drásticos en la disponibilidad de recursos que son generados por causas diferentes a la formación de claros; como su marcado patrón estacional de lluvias (Bullock, 1986), que genera variaciones en la fenología de las plantas (periodo de producción y caída de hojas; Bullock y Solís-Magallanes, 1990), que a la vez dan lugar a cambios estacionales en la disponibilidad de luz sobre la superficie del suelo. Sin embargo, en estos bosques sí existe la formación de claros, con árboles muertos en pie y las ramas muertas; también algunos árboles y ramas caen durante las tormentas tropicales (comunes en Centro y Norteamérica). Los claros de mayor magnitud que se llegan a formar en estos bosques son por la caída de cactus arborescentes (Huan-te y Rincón, 1998).

En realidad, el surgimiento de nuevos individuos en los bosques estacionalmente secos está más relacionado con la forma en que ocurren los eventos fenológicos. La dispersión de semillas ocurre principalmente en la estación seca (Bullock y Solís Magallanes, 1990), estas semillas permanecen en el banco de semillas hasta el periodo de lluvias, cuando se dan las condiciones favorables para su germinación y crecimiento. Por tanto, al menos los primeros estadios del crecimiento de las plántulas ocurren durante el periodo de producción de hojas de los árboles, cuando los cambios en las condiciones de luz son más dramáticos (Barradas, 1991). La germinación ocurre al inicio del periodo de lluvias, cuando la mayoría de las plántulas experimentan buenas condiciones de luz que se reducen paulatinamente conforme se cierra el dosel. Sin embargo, por la poca estratificación y altura de la vegetación, la