

Crecimiento y herbivoría de plántulas de *Cedrela odorata* (Meliaceae) comparando un área abierta y otras bajo regeneración natural en la Estación Biológica Tunquini

Growth and herbivory of *Cedrela odorata* (Meliaceae) seedlings comparing a gap and a natural regeneration area in the Tunquini Biological Station

Luis L. Arteaga

Estación Biológica Tunquini. Casilla 10077, Correo Central, Instituto de Ecología, UMSA, La Paz, Bolivia. larteagabohrt@yahoo.com.

Resumen

Analicé el crecimiento de plántulas de *Cedrela odorata* (Meliaceae) comparando un área abierta de 50 x 25 m con un área bajo regeneración natural del mismo tamaño. Registré el crecimiento de las plántulas durante 450 días determinando que la proporción de crecimiento en altura es mayor en las plántulas del claro. Otras variables como ser número de ramas, longitud de ramas y área foliar también presentaron valores significativamente mayores en plántulas de claro que en plántulas en el área bajo regeneración. Si bien estos resultados son preliminares para la comparación del crecimiento de *C. odorata* en claros y áreas en proceso de regeneración, ya que se tiene solo un sitio de estudio, el trabajo es un aporte al conocimiento de algunas características del crecimiento de esta especie en un bosque húmedo montano de Bolivia donde ha existido una sobre explotación de la especie por su alto valor económico.

Palabras clave: *Cedrela odorata*, crecimiento de plántulas, área abierta, herbivoría.

Abstract

I have analyzed seedlings the growth of *Cedrela odorata* (Meliaceae) comparing those that grow in a gap of 50 x 25 m with an area of natural regeneration of the same size. I registered the growth of the seedlings during 450 days determining that the proportion of growth in height is higher in seedlings in the gap. Other variables as to be number of branches, length of branches, and leaf area also presented significative higher values in seedlings in the gap than those in the area in process of regeneration. Though, these results are preliminaries for the comparison of the growth of *C. odorata* due I realized only in one place of study. The work is a contribution to the knowledge of some characteristics of the growth of this species in a Bolivian montane humid forest where has existed on exploitation due to its high economic value.

Keywords: *Cedrela odorata*, seedling growth, gap, herbivory.

Introducción

En Bolivia la actividad humana ha afectado principalmente zonas secas y semihúmedas del Altiplano. Las áreas más húmedas como las selvas montanas permanecieron mucho menos perturbadas hasta tiempos relativamente recientes. En la actualidad las perturbaciones más frecuentes en bosques montanos son la extracción de madera, la deforestación y la quema, utilizadas en forma drástica para habilitar campos de cultivo o forestaciones monofíticas (Ibisch et al. 2003). Los cultivos posteriormente son abandonados (en barbechos), dando paso al inicio de un proceso de sucesión, donde las especies cultivadas pueden ser reemplazadas por especies del bosque. Este proceso dependerá de varios factores como ser la lluvia de semillas, la germinación de las semillas, características microclimáticas y de suelo, entre otros (Holl 1999).

Si bien estos procesos son parte de la regeneración natural de una especie, existe la posibilidad de poder manejar estos barbechos incentivando la regeneración de especies comerciales que puedan ser aprovechadas en el futuro (Mármol 1995). Por esto, trabajé con *Cedrela odorata* (Meliaceae), una especie pionera de larga vida (Peña-Claros 2001) e importante económicamente en la región, conocida localmente como cedro (Arteaga 2004).

Se reconoce que la disponibilidad de luz es un factor importante para la regeneración de los árboles (Hayashida-Oliver et al. 2001), por lo que para utilizar *C. odorata* para manejo con plantines se recomienda plantarlos en claros grandes o en áreas abiertas (Kainer et al. 1998, Mostacedo & Fredericksen 1999, Ricker et al. 2000). Además se reconoce que la luz puede afectar otros procesos como ser la incidencia del ataque por herbívoros a los plantines (Sagers 1992), aspecto importante ya que la herbivoría es una de las causas de mortalidad de plántulas (Howe 1990).

Por esto, analicé el crecimiento y la herbivoría de plántulas de *C. odorata*, comparando un área abierta y otra bajo regeneración natural en el bosque húmedo montano de la Estación Biológica Tunquini, aportando de esta manera al conocimiento de las condiciones de regeneración de esta especie y su potencialidad para el manejo de áreas abandonadas.

Área de estudio

El bosque húmedo montano se caracteriza por estar situado en laderas fuertemente inclinadas, con suelos poco profundos y pedregosos. Debido a la erosión hídrica y a la alta frecuencia de derrumbes naturales, el bosque montano presenta un mosaico de diferentes comunidades en diferentes etapas de sucesión. El dosel varía entre 15 y 25 m y las familias más importantes son Moraceae, Sapotaceae, Lauraceae, Sapindaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Leguminosae y Meliaceae (Beck et al. 1993).

Realicé el trabajo en un terreno que había sido deforestado en noviembre de 2000. Al momento de iniciar el trabajo la vegetación se caracterizaba por un sotobosque denso y un dosel entre 3 y 4 m, donde las plantas de mayor porte pertenecían a los géneros *Piper* y *Cecropia*. La superficie del terreno era de 50 x 50 m con exposición Sur (220°), con una pendiente promedio de 31° y una altitud de 1450 m, ubicada a 2 km de la Estación Biológica Tunquini (EBT) dentro del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata (68°02', 16°20' sudoeste; 68°03', 16°05' noroeste; 67°43', 16°10' noreste; 67°47', 16°18' sudeste, La Paz – Bolivia; Ribera-Arismendi 1995). En la EBT, la temperatura media anual es de 20.5°C y la precipitación promedio anual es 2.900 mm (EBT 2001-2004, datos no publicados). En la zona, *C. odorata* se encuentra entre las especies maderables de preferencia para mueblería. Sin embargo, su densidad es baja por haber sido sobre explotada en el pasado (Paniagua-

Zambrana et al. 2003), presentando una densidad promedio actual menor a dos árboles por hectárea, donde los árboles rara vez superan los 70 cm de DAP (Arteaga 2004).

Métodos

El 4 de abril de 2002 recogí 100 plántulas de *C. odorata* de un bosque próximo a la EBT caracterizado por individuos de los géneros *Acalypha* (Euphorbiaceae), *Saurauia* (Actinidiaceae) y *Symplocos* (Symplocaceae). Las plántulas de cedro tenían una altura entre 15 y 20 cm. Coloqué las plántulas en bolsas de polietileno (20 cm alto y 15 cm diámetro) que contenían tierra de bosque cernida con arena en una proporción de 3 a 1. Las ubiqué en el vivero de la Estación Biológica Tunquini al aire libre en semisombra, donde permanecieron durante ocho meses permitiendo que pase la época seca para evitar la mortalidad de las plántulas pequeñas.

En diciembre de 2002 implementé la plantación experimental para registrar el crecimiento de las plántulas de cedro. Procedí a limpiar tanto el dosel como el sotobosque de la mitad del terreno (50 x 25 m). El 19 de diciembre de 2002 seleccioné 56 plántulas de cedro en buenas condiciones, de éstas 28 las planté en la mitad que fue limpiada y las otras 28 en la parte con vegetación utilizando sendas de 1 m de ancho. Coloqué las plántulas con una distancia de 5 m entre ellas, ubicadas en cuatro columnas y siete filas por tratamiento.

Medí la altura inicial de cada plántula en cada tratamiento. Registré el crecimiento de las plántulas desde el 19 de diciembre de 2002 hasta el 13 de marzo de 2004, en este lapso realicé cinco registros de la altura y sobrevivencia de las plántulas, a los 50, 125, 250, 375 y 450 días. Con estos datos calculé la proporción de crecimiento en altura (HGR height growth rate cm/día), dividiendo la diferencia de altura entre dos mediciones por el número de días del periodo de evaluación (según Peña-Claros 2001). También tomé datos

del número de ramas que produjo cada plántula. Para la última revisión, determiné además la longitud de las ramas, número de hojas y área foliar por medio del método de los cuadrados (Benincasa 1988). Para esto, extraje 10 hojas de cada plántula y con una transparencia cuadrículada en escala milimétrica procedí al conteo del número de cuadrículas que abarca la hoja en medición (Arellano 2001).

Para analizar la herbivoría, cuantifiqué el área foliar removida por los herbívoros en dos ocasiones (125 y 450 días), utilizando aproximaciones discretas: 0 = hojas sin herbivoría; 1 = 1 – 5% de herbivoría; 2 = 6 – 12%; 3 = 13 – 25%; 4 = 26 – 50% y 5 = 51 – 100%. Con esta información obtuve un índice de herbivoría (IH) para cada plántula: $IH = \sum X_i n_i / N$ (donde X_i es la categoría de daño, n_i es el número de hojas que presenta una de las categorías de daño y N es el número total de hojas estudiadas; Domínguez & Dirzo 1995).

Considerando que el interés fue comparar la altura y proporción de crecimiento entre plántulas ubicadas en el claro con aquellas ubicadas en el área bajo regeneración en cada fecha de registro, utilicé pruebas U de Mann Whitney (Siegel & Castellan 1995). No realicé un análisis que incluya la comparación de la altura en el tiempo, ya que es obvio que las plántulas están incrementando su tamaño.

De la misma manera, comparé las otras variables registradas (altura de plántulas, HGR, número de ramas, número de hojas, área foliar, IH), comparando entre plántulas ubicadas en el claro con aquellas ubicadas en el área bajo regeneración natural, utilizando pruebas U de Mann Whitney y realizando la prueba para cada fecha de revisión. Elegí un valor de rechazo de 0.05 para que las diferencias sean consideradas estadísticamente significativas. Presento los valores de las medianas acompañadas de su respectivo rango entre paréntesis, considerando que trabajé con pruebas no paramétricas.

Resultados

A partir del periodo entre 50 y 125 días de revisión, la diferencia en la proporción de crecimiento en altura es significativa, siendo mayor para las plántulas ubicadas en el área abierta (Fig. 1). Esta diferencia hace que transcurridos los 250 días, la altura de las plántulas en el área abierta sea significativamente mayor que en el área bajo regeneración natural (Fig. 1). Después de 450 días las plántulas en claro presentan una altura media de 96.8 (204.7) cm, mientras que en el área bajo regeneración las plántulas miden 49.1 (92.7) cm (Tabla 1).

El número de ramas producido por las plántulas no presentó diferencias hasta la segunda revisión (125 días) y a partir de los 375 días, las plántulas en claro presentan mayor número de ramas que en el área bajo regeneración (Tabla 1). La longitud de las ramas también varía significativamente, siendo mayor en las plántulas del área abierta que las del área bajo regeneración natural (Tabla 1).

Con relación a las hojas y después de 45 WP días las plántulas en el área abierta tienen más hojas que las del área bajo regeneración natural. Además del número de hojas, el área foliar también es mayor en plántulas del área abierta que en el área bajo regeneración (Tabla 1).

Determiné además que a los 125 días, el grado de herbivoría no varía significativamente entre las hojas de plántulas del área abierta y del área bajo regeneración ($U = 329$; $P = 0.41$). Sin embargo, después de 450 días de iniciado el trabajo, el daño foliar fue mayor en las hojas de plántulas del área abierta [0.74 (2.26)] que en la del área bajo regeneración natural [0.48 (1.37)] ($U = 190$; $P = 0.01$). Hasta los 450 días de seguimiento, solamente tres plántulas en el área abierta y otra en el área bajo regeneración habían muerto.

En el área abierta, se tuvo que limpiar constantemente la vegetación, como ser helechos y compuestas del género *Munozia* para que no interfiera en el experimento. Para mantener limpio el área abierta, se requirió

Fig. 1: Incremento del tamaño de las plántulas de *C. odorata* en el tiempo: ● plántulas en área abierta, ○ plántulas en área bajo regeneración natural; * diferencia significativa en altura, ** diferencia significativa en tasa de crecimiento (HGR); la gráfica muestra las medianas y los percentiles 25 y 75).

Tabla 1: Comparación del crecimiento de las plántulas de *Cedrela odorata* entre el área abierta y el área bajo regeneración natural a los 450 días de iniciada la plantación experimental.

Parámetros medidos	Plántulas en área abierta	Plántulas en área bajo regeneración natural
Altura de las plántulas (cm)*	96.8 (204.7)	49.1 (92.7)
Número de ramas*	14 (34)	9 (10)
Longitud de las ramas (cm)*	50.4 (48.2)	28.5 (31.5)
Número de hojas*	266.5 (941)	135 (241)
Área foliar por hoja (mm ²)*	2340 (3334)	930 (1812.5)

* existe diferencia significativa (pruebas U Mann Whitney) $P < 0.05$

aproximadamente 16 horas / mes, mientras que para limpiar las sendas en el área bajo regeneración natural se emplearon 3 horas / mes.

Discusión

Si bien determiné que las plántulas en el área abierta presentaron un crecimiento mayor que en el área bajo regeneración natural, es fundamental considerar que en el trabajo no comparé el crecimiento de *C. odorata* entre varias áreas abiertas y varias bajo regeneración, ya que para esta escala de análisis solo contaba con un sitio analizado. Por lo tanto, los resultados deben ser tomados con cautela para la discusión del efecto del área abierta en el crecimiento de las plántulas. Para reforzar estos resultados se deben estudiar otros sitios considerando que entre claros existen variaciones temporales y espaciales de luz, las que están influenciadas por factores como ser tamaño, forma, orientación y profundidad del claro, lo cual determina la tasa de crecimiento de las plántulas (Brown 1993, Wayne & Bazzaz 1993).

En el estudio de cronosecuencias realizado por Peña-Claros (2001), se determinó que la mayor germinación de semillas de *C. odorata* se encuentra en bosque de dos años de edad.

Además, encontró que la mortalidad en bosque de dos años y en campo de cultivo es alta, principalmente en los primeros meses de vida de la plántula. En este caso, al haber llevado plantas con más de 290 días de edad se evitó que éstas murieran y por las limitaciones en diseño no se puede asegurar que en procesos de regeneración natural las plántulas se establecerán y sobrevivirán en las áreas abiertas. Mientras que las que están bajo regeneración natural tendrán la misma proporción con la que lo hicieron en el experimento. Por lo tanto, en el trabajo no evalué el establecimiento de las plántulas.

Peña-Claros (2001) registró el mayor crecimiento de plántulas de *C. odorata* en bosques de 10 años de edad, considerando que las especies pioneras de larga vida – como *C. odorata* - no siempre se desarrollan bien en el nivel de luminosidad más alto, ya que difieren en su grado de tolerancia a la sombra; de esta manera, tienen un rango más amplio de estrategias de regeneración que las especies pioneras (Finegan 1996, Guariguata 2000). Sin embargo, en el trabajo determiné que el crecimiento fue significativamente mayor en plántulas de claro que las que se encontraban en el área bajo regeneración, respaldando lo encontrado por Hayashida-Oliver et al. (2001) y Ricker et al. (2000) quienes también registraron

que el efecto de luz en el crecimiento relativo en altura fue significativo para *C. odorata*, registrando el mejor crecimiento en máximas aperturas de bosque.

Si bien se reconoce que la época seca ocasiona un crecimiento reducido de los plantines (Poorter 1998), el valor más alto para la proporción de crecimiento en altura (0.35 cm/día) se registró para las plántulas que se encontraban en el área abierta durante la época seca, en el lapso entre abril y agosto. Esto podría explicarse por el hecho de que, *C. odorata* es una especie heliófita, por lo que estaría adaptada a condiciones de sequía, ya que se regenera en hábitats con mucha radiación (Hayashida-Oliver et al. 2001), pudiendo ser la causa de que la falta de agua en la época seca no haya ocasionado un crecimiento reducido. Además, se debe considerar también que en época seca existirá menor competencia por agua en un sitio abierto comparado con uno cubierto por vegetación.

A los 450 días de seguimiento, el número de ramas, longitud de las ramas, número de hojas y área foliar en las plántulas del área abierta presentaron valores significativamente mayores que de las plántulas en el área bajo regeneración. Obviamente, esto se debe a que son covariables relacionadas con el tamaño de las plántulas. Sin embargo, considerando que la planta invierte más biomasa en el órgano que sea responsable de captar el recurso que está limitando su crecimiento (Poorter & Nagel 2000) se deberá analizar el área foliar específica, ya que las plántulas en área bajo regeneración tienen menor acceso al recurso luz. Esto no se pudo realizar por la falta de balanza analítica.

Con referencia a la diferencia en el grado de herbivoría de las hojas, es probable que las plantas que se encuentran en el claro sean más fácilmente encontradas por los herbívoros (Barone & Coley 2002), que las del área bajo regeneración. Otra posibilidad no excluyente es que las plántulas en claro aprovechen el recurso luz para incrementar la tasa de crecimiento, aprovechando para crecer y

producir mayores defensas contra los herbívoros (Coley et al. 1985). En embargo, en el caso de *Cedrela*, será importante hacer el seguimiento de la herbivoría en el tiempo considerando que es una especie decidua (Quevedo 1993). Esto hace que sea común que la planta se deshaga de hojas e incluso ramas demasiado dañadas, (según mis observaciones). En general, el grado de herbivoría en ambos sitios no fue elevado; esto es importante ya que el daño foliar puede ser causa de mortalidad de plántulas (Howe 1990).

El presente estudio aporta de manera cautelosa al conocimiento de algunos factores que pueden influir en el crecimiento de *C. odorata*, como ser la apertura de un claro comparado con un área bajo regeneración natural en este bosque montano. Con los resultados obtenidos, se sugiere realizar más experimentos *in situ* sobre el análisis del crecimiento de esta especie que además presenta un valor comercial importante (Quevedo 1993). Estos trabajos deberán considerar el análisis de mayor número de sitios, pudiendo además estudiar niveles intermedios entre áreas abiertas y bajo regeneración natural. Será interesante analizar lo que sucede en un área bajo regeneración donde se libere de vegetación transectos mayores a 1 m de ancho, incrementando así el ingreso de luz. Esto incluiría también el tiempo empleado en realizar la limpieza del terreno, lo cual es importante ya que los habitantes de la zona estarían invirtiendo parte de su tiempo en el manejo de las áreas de sus terrenos que se encuentran bajo regeneración natural como consecuencia del abandono o rotación de algunos cultivos. Estas consideraciones son importantes porque los resultados podrán ser utilizados en el empleo de esta especie en sistemas agroforestales multiestratos (PIAF, El Ceibo sin año) o en el uso de plantines para el enriquecimiento de bosques, donde generalmente es recomendable aprovechar claros grandes (Ricker et al. 2000, Hayashida-Oliver et al. 2001).

Agradecimientos

El trabajo fue financiado por la Fundación John D. and Catherine T. MacArthur a través del estudio de poblaciones de especies forestales escogidas de la Estación Biológica Tunquini. De igual manera, agradezco a L. Pacheco, F. Paredes, R. Ticona, S. Chuquimia y J. Torres por la colaboración en el trabajo de campo. Un agradecimiento especialmente a Alejandro Coss por permitirme utilizar su terreno para implementar el trabajo. Agradezco a L. Pacheco por la revisión del documento. Los comentarios y sugerencias de R. Seidel y dos revisores anónimos permitieron estructurar mejor el artículo.

Referencias

- Arellano, J.A. 2001. Simulación de claros y su efecto sobre el crecimiento en la fase de plántulas en las especies *Caesalpinia pluviosa* y *Amburana cearensis*. Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica 3(1/2): 223-233.
- Arteaga, L.L. 2004. Ecología de poblaciones de especies forestales escogidas. Estación Biológica Tunquini, Instituto de Ecología, La Paz. Informe no publicado. 131 p.
- Barone, J.A. & P.D. Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. pp. 466-492. En: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds.). Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales, Libro Universitario Regional, Cartago.
- Beck, S.G., T.J. Killen & E. García. 1993. Vegetación de Bolivia. pp. 6-24. En: T.J., Killen, E. García & S.G. Beck (eds.) Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, Edit. Quipus, La Paz.
- Benincasa, M.P. 1988. Análise de crecimiento de plantas (nacoes básicas). Editorial Funep, Jaboticabal, Sao Paulo. 41 p.
- Brown, N.D. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. Journal of Tropical Ecology 9: 153-168.
- Coley, P.D., J.P. Bryant & F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. Science 230:895-899.
- Dominguez, C.A. & R. Dirzo. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. pp. 304-325. En: S.H. Bullock, E. Medina & H.A. Noomey (eds.). Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press. Cambridge.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. Trends in Ecology and Evolution 11: 119-124.
- Guariguata, M.R. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forest: management implications. Ecological Applications 10: 145-154.
- Hayashida-Oliver, Y., R.G.A. Boot & L. Poorter. 2001. Influencia de la disponibilidad de agua y luz en el crecimiento y la morfología de plantines de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*. Ecología en Bolivia 35: 51-60.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. Biotropica 31: 229-242.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: Effects of herbivory and canopy closure. Journal of Tropical Ecology 6: 259-280.
- Ibisch, P.L., S.G. Beck, B. Gerkmann & A. Carretero. 2003. Ecoregiones y ecosistemas. Pp. 47-88. En: P.L. Ibisch & G. Mérida (eds.). Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia - Estado de Conocimiento y Conservación. Ministerio de Desarrollo Sostenible, Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra.

- Kainer, K.A., M.L. Duryea, N. Costa De Macedo & K. Williams. 1998. Brazil nut seedling establishment and autoecology in extrative reserves of Acre, Brazil. *Ecological Applications* 8: 397-410.
- Mármol, L.A. 1995. Enriquecimiento forestal de selva degradada en las Yungas de Yuto (Prov. de Jujuy). pp. 85-92. En: A.D. Brown & H.R. Grau (eds.). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. Proyecto de Desarrollo Agroforestal, L.I.E.Y., Tucumán.*
- Mostacedo, B. & T.S. Fredericksen. 1999. Regeneration status of important tropical forest tree species in Bolivia: assessment and recommendations. *Forest Ecology and Management* 124: 263-273.
- Paniagua-Zambrana, N., C. Maldonado-Goyzeta & C. Chumacero-Moscoso. 2003. Mapa de vegetación de los alrededores de la Estación Biológica de Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 38(1): 15-26.
- Peña-Claros, M. 2001. Is the regeneration of light demanding species restricted to early stages of secondary forest succession?. pp. 65-81. En: M. Peña-Claros, M. (ed.). *Secondary Forest Succession: Processes Affecting the Regeneration of Bolivian Tree Species. PROMAB, Serie científica N°3, Riberalta.*
- PIAF- El Ceibo. s/a. *Guía de especies forestales del Alto Beni. Alto Beni, Sapecho.* 196 p.
- Poorter, L. 1998. Seedling growth of Bolivian rain forest tree species in relation to light and water availability. Ph. D. Thesis. Utrecht University, Utrecht. PROMAB Series 1. PROMAB, Riberalta. 195 p.
- Poorter, H. & O. Nagel. 2000. The role of forest ecology & management biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607.
- Quevedo, R.C. 1993. Meliaceae. Pp. 522-531. En: T.J. Killeen, E. García & S.G. Beck (eds.) *Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia – Missouri Botanical Garden, Edit. Quipus, La Paz.*
- Ribera-Arismendi, M.O. 1995. Aspectos ecológicos del uso de la tierra y conservación en el Parque Nacional y Area de Manejo Integrado Cotapata. pp. 1-84. En: C. Morales (ed.). *Caminos de Cotapata. Instituto de Ecología, Fund-Eco, Fonama – EIA, La Paz.*
- Ricker, M., C. Siebe, S. Sánchez, K. Shimada, B.C. Larson, M. Martínez-Ramos & F. Montagnini. 2000. Optimising seedling management: *Pouteria sapota*, *Diospyros digyna*, and *Cedrela odorata* in a Mexican rainforest. *Forest Ecology and Management* 139: 63-77.
- Sagers, C.L. 1992. Manipulating host plant quality: herbivores keep leaves in the dark. *Functional Ecology* 6: 741-743.
- Siegel, S. & J. Castellan. 1995. *Estadística no paramétrica. Editorial Trillas, México* D.F. 437 p.
- Wayne, P.W. & F.A. Bazzaz. 1993. Birch seedling responses to daily time course of light in experimental forest gaps and shade houses. *Ecology* 74: 1500-1515.

Artículo recibido en: Mayo de 2006.

Manejado por: Renate Seidel

Aceptado en: Octubre de 2006.