

Regeneración Natural: Una revisión de los aspectos ecológicos en el bosque tropical de montaña del sur del Ecuador

Natural Regeneration: A review of the ecological aspects in the tropical mountain forest of southern Ecuador

Johana Muñoz^{1*}

¹Docente Carrera de Ingeniería Forestal, Universidad Nacional de Loja
*Autor para correspondencia: johana.munoz@unl.edu.ec

RECIBIDO: 10/10/2017

APROBADO: 11/12/2017

RESUMEN

La regeneración natural es una característica fundamental para asegurar la sostenibilidad del recurso florístico a través del tiempo, sin embargo el cuello de botella en su establecimiento es la dispersión y germinación de las semillas. La forma como las semillas se dispersan, los cambios o estrategias que hacen para aprovechar los factores ambientales y los agentes dispersores como las aves y murciélagos son aspectos claves que deben estudiarse para garantizar la funcionalidad del bosque. La germinación de la semilla y establecimiento de las plántulas están supeditados a factores bióticos como: interacción fauna-semilla, madurez fisiológica de la semilla y, factores abióticos como: luz, factores edáficos, temperatura que pueden tener efectos sobre la distribución espacial de las especies en los bosques tropicales. Diez años de monitoreo de la regeneración natural en el bosque tropical de montaña de la Estación Científica San Francisco permiten manifestar que a pesar de que las especies forestales producen semillas, no todas germinan, son bajos los porcentajes de germinación y reducido es el número de individuos que logran establecerse, por lo tanto hace falta comprender como se desarrollan los aspectos fisiológicas en estos ecosistemas. La regeneración natural es un proceso ecológico cíclico que depende de factores bióticos y abióticos específicos, así como de las intervenciones antrópicas que se realicen, condicionando la permanencia de las especies y la diversidad de los bosques tropicales de montaña. El artículo presenta una revisión de los procesos ecológicos como la diseminación y germinación de semillas en los bosques tropicales de montaña del sur Ecuador.

Palabras claves: Dispersión de semillas, germinación, bosques tropicales de montaña, regeneración natural, procesos ecológicos.

ABSTRACT

The natural regeneration is a fundamental characteristic to ensure the sustainability of the floristic resource through the time however there is a bottleneck in its establishment that concentrates in the dispersion and the germination of the seeds. The way the seeds move from one place to another, the changes or strategies they make to take advantage of environmental factors and dispersing agents such as birds and bats are key aspects that must be studied to guarantee the forest's functionality. Seed germination and seedling establishment are subject to biotic and abiotic factors: light, edaphic factors, temperature can have an effect on the spatial distribution of species in tropical forests. Throughout ten years of monitoring of natural regeneration in the tropical mountain forest of San Francisco Reserve, it is observed that although the forest species produce seeds, not all of them can germinate, the germination rates are low and it is reduced the number of individuals who manage to establish themselves therefore needs to understand how the physiological aspects in these ecosystems develop. Natural regeneration is a cyclical ecological process that depends on specific biotic and abiotic factors, as well as on the anthropic interventions that are made conditional on the future permanence of the species and, therefore, the diversity of the tropical mountain forests. The article presents a review of ecological processes such as the dissemination and seed germination in the tropical mountain forests of southern of Ecuador, which are characterized by the biodiversity that they harbor and by the pressures to which they are subjected.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales de montaña del Sur de Ecuador se caracterizan por la influencia de varios factores, como: abundante neblina, humedad y precipitación; menor oferta de luz, pendientes empinadas y frecuentes deslizamientos naturales; lo cual contribuye a la formación de un mosaico de tipos de vegetación, con características micro climáticas, edafológicas y de relieve muy diferenciadas (Bussmann, 2005; Kiss y Bräuning, 2008).

Este ecosistema montañoso se caracteriza a más de su alta biodiversidad por la vulnerabilidad a la que está sometido sobre todo por sus fuertes pendientes que los hacen susceptibles a una erosión extremadamente acelerada en condiciones de lluvias intensas. Entre las principales actividades que amenazan a estos ecosistemas están el incremento de la población que viene de la mano del cambio de uso de la tierra (Bussmann, 2005).

En los bosques tropicales de montaña, la regeneración natural es una característica fundamental para asegurar la sostenibilidad del recurso florístico a través del tiempo (Calva *et al.*, 2007; Jaramillo y Muñoz, 2009; Muñoz, 2014), constituye un proceso estocástico, dentro de la dinámica forestal, que varía en función de la interacción de distintos parámetros ambientales (Rodríguez *et al.*, 2007). Ésta integración e interacción de factores, hace que la regeneración natural se constituya en un proceso complejo, de comportamiento difícil de predecir (Rodríguez *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2013); por lo que requiere de un monitoreo, análisis y evaluación a mediano y largo plazo (Pardos *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2013; Muñoz, 2014), aspecto que hasta el momento no se ha considerado a la hora de aprovechar o realizar actividades de extracción de madera en el bosque.

La regeneración natural juega un papel fundamental en la dinámica del bosque, en donde cada especie tiene adaptaciones ambientales y ecológicas particulares, que permiten la sobrevivencia de las plántulas y con ello la regeneración a partir de las semillas (Weinberger y Ramírez, 2001 y Madrigal *et al.*, 2011); procesos como la diseminación, la germinación y el establecimiento son necesarios para el manejo de los bosques; sin embargo poco se conoce acerca de ellos; no se valoran las especies tampoco el número de individuos que se están regenerando, mucho menos si dichas plántulas tienen algún tipo de relación con variables silviculturales como la forma de la copa o con las especies de árboles maduros que se desarrollan en ese hábitat y que son aprovechados. Lamentablemente la normativa forestal vigente no hace énfasis en este aspecto básico y trascendental, que debe ser estudiado para asegurar que la masa forestal futura ofrezca bienes y servicios ambientales.

Limitadas son las investigaciones que se enfocan en conocer la ecología de las especies forestales, tipos de dispersores, germinación, procesos de sucesión después de impactos naturales o antrópicos, requisitos del hábitat y el potencial para la regeneración de las especies (Bussmann, 2003; Bussmann, 2005), por lo que se debe impulsar proyectos enfocados a comprender la dinámica ecológica, los factores ambientales y ecológicos, las limitaciones del proceso de regeneración natural que se presentan en ecosistemas diversos y frágiles como los bosques tropicales de montaña.

■ MÉTODO

El objetivo del artículo es exponer una revisión acerca de los aspectos ecológicos que se presentan en la regeneración natural en los bosques tropicales de montaña, haciendo énfasis en dos de las fases que son consideradas los cuellos de botella en el establecimiento de la regeneración natural: las fases de dispersión y germinación de las semillas; también se destaca el papel que cumplen algunos factores como la luz, la temperatura y el suelo en la dinámica de la regeneración. Esta revisión pretende ser una base de consulta acerca de las consideraciones ecológicas que deben ser incorporadas e investigadas en cualquier ecosistema al momento de manejar la regeneración natural, con énfasis en los bosques tropicales del sur del Ecuador, de forma particular en la Estación Científica San Francisco, donde se ha monitoreado la regeneración natural en parcelas permanentes por casi diez años (2007 – 2016).

■ DESARROLLO Y DISCUSIÓN

Desarrollo de la conceptualización de regeneración natural

Dispersión de semillas

La producción, dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas son procesos claves en la estructura espacial y dinámica de las poblaciones de plantas (Harper, 1977; Nathan y Muller-Landau, 2000) precisamente porque éstos casi nunca son completamente exitosos (Clark *et al.*, 1999; Muller-Landau *et al.*, 2002). La dispersión determina el área potencial de reclutamiento de las plantas y establece el modelo para procesos posteriores, tales como: depredación, germinación,

competencia y crecimiento (Schupp, 1993; Barot *et al.*, 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000).

Las semillas después de desprenderse de la planta madre pueden quedarse muy cerca de ella o viajar muy lejos; en ambos casos a esto se denomina dispersión. Lo importante es que la semilla llegue a un lugar favorable para su germinación y el consecuente establecimiento de nuevos individuos (Andresen, 2000; García, 1991); sin embargo, en el bosque tropical de montaña el encontrar un lugar favorable no es tarea fácil debido entre otros aspectos a la capa de hojarasca existente en el suelo que se vuelve una limitante para el futuro desarrollo, algunas semillas inclusive llegan a germinar en lugares tan inhóspitos como un tronco en estado de descomposición por lo que su supervivencia es incierta.

La producción y dispersión de semillas son procesos importantes en la dinámica de poblaciones, los cuales están supeditados a la genética del árbol, la edad, la posición que ocupa en el dosel del bosque, pues se conoce que los árboles dominantes pueden tener una mejor absorción y eficiencia de luz (Campoe *et al.*, 2013) y por ende mayor producción de semilla; asegurando la presencia de polinizadores y vectores de dispersión, A esto se suma, los factores climatológicos que juegan también un rol protagónico al afectar de manera intraespecífica la floración y desarrollo de semillas. Stimm *et al.*, (2008) manifiestan que debido a la gran variabilidad intraespecífica y a la producción de semillas en bosques tropicales de montaña del sur de Ecuador se debe elaborar calendarios de cosecha a nivel de especie y por zonas para así contar con información que podría ser utilizada en programas de reforestación y restauración. Aspectos como la fenología de las especies deben seguir estudiándose, Gunter *et al.*, (2008) manifiestan que existe una fuerte evidencia de que la floración no es inducida por un solo factor; el control fotoperiódico, la radiación y la precipitación son posibles aspectos que intervienen en dicho proceso, confirmando que estos factores están estrechamente relacionados entre sí en los trópicos.

La dispersión genera beneficios ecológicos que van más allá del mantenimiento de una población ya establecida o estable en su hábitat, o en el caso de expansión de territorio ocupado por una especie que está en proceso de colonización. Galindo- Gonzales *et al.*, (2000) hacen una revisión clara acerca de las teorías que explican las ventajas ecológicas que trae consigo la dispersión de semillas.

La forma como las semillas se trasladan de un lado a otro, es a través de los mecanismos de dispersión, los cuales hacen alusión a los cambios o estrategias que usan las semillas para aprovechar los factores ambientales. Los diversos tipos (o síndromes) de dispersión están determinados según la forma en que las semillas son transportadas a sitios potenciales de establecimiento: por gravedad (barocoría), por viento (anemocoría), por agua (hidrocoría), o por animales (zooecoría: exozooecoría, que consiste en la adhesión de semillas al pelaje o plumaje de animales; y endozooecoría, que consiste directamente en su ingestión). Otro aspecto, es que según el tipo de dispersión las semillas tienen la posibilidad de viajar a corta o larga distancia. La principal desventaja que tienen al momento de quedarse cerca de las plantas progenitoras (barocoría) sería la dificultad para su establecimiento por la competencia entre las semillas e incluso con la misma planta madre, mientras que la dispersión a larga distancia (como es el caso de la anemocoría, la hidrocoría, o la zooecoría), permite la colonización de nuevas áreas.

La distribución de las especies y la movilización e intercambio del material genético dentro y fuera de las poblaciones, son procesos que de una u otra manera son condicionados por los mecanismos de dispersión que utilizan las semillas. Su efectividad depende de dos factores: las características físicas y morfológicas de las unidades de dispersión; y, la presencia de barreras climáticas y edáficas que limitan el crecimiento y desarrollo de nuevos individuos (Abraham de Noir *et al.*, 2002). Hay que considerar que el hecho de que se observe buena producción de semillas en los árboles no garantiza su germinación ya que la calidad y cantidad de semillas dispersadas se reduce drásticamente por la depredación pre-dispersión y la falta de madurez fisiológica (semillas abortivas) (Janzen & Vázquez-Yanes, 1970), lo cual se observa en las semillas del género *Cedrela*, las cuales son atacadas por insectos reduciendo considerablemente el porcentaje de germinación. Las especies forestales en los bosques tropicales de montaña de la región sur del Ecuador son polinizados casi exclusivamente por animales (aves, murciélagos e insectos) (FOR 402 2004) lo cual es apoyado por Domínguez *et al.*, (2005) quienes manifiestan que la mayoría de los árboles tropicales requieren de animales para dispersar sus semillas. Los animales frugívoros tienen efectos altamente variables sobre la supervivencia de semillas y plántulas por lo que juegan un papel primordial en la sucesión secundaria y en el mantenimiento de la heterogeneidad de los bosques tropicales.

Las aves y murciélagos constituyen los dos principales grupos de fauna que cumplen la ardua labor de dispersar las semillas a través de la deposición de sus heces, aunque según Zamora (2008) lo realizan de manera diferente, mientras las aves defecan perchadas, los murciélagos lo hacen durante el vuelo depositando semillas a distancias mayores del árbol madre de donde las obtuvieron, lo cual es respaldado por los estudios de Galindo- Gonzales *et al.*, (2000).

En algunas especies forestales como las del género *Cecropia* los murciélagos constituyen los principales polinizadores y dispersores de sus semillas, lo que se atribuye a la copiosa y constante producción de frutos que tiene esta especie (Linares *et al.*, 2010; Zamora, 2008). *Ficus*, es otro género que se puede encontrar en los bosques tropicales de montaña y que cumple un papel ecológico importante para muchas comunidades de animales debido a que producen frutos durante todo el año. Es el único género que se encuentra en todas las selvas altas perennifolias y en muchas de ellas es el más abundante a pesar de que la mayoría de sus especies son raras (Harrison, 2005), la dispersión de esta especie es realizada por murciélagos aunque las aves también consumen sus frutos (Zamora, 2008). Otras especies forestales del género *Hyeronina*, *Clusia*, y *Miconia* le deben su dispersión también a las aves (Zamora, 2008).

Aunque la mayoría de los estudios se concentran en la dispersión de semillas realizada por estos dos grupos de fauna, se debe destacar el papel que cumplen los primates, quienes consumen entre 25 % y 40 % de la biomasa de frutos defecando numerosas semillas viables; sin embargo, la efectividad de la dispersión depende de la especie de primate, de su comportamiento, fisiología y morfología (Wehncke *et al.*, 2003), este es un aspecto que debe ser investigado sobre todo en los bosques tropicales de montaña del sur del Ecuador, en los cuales hasta el momento se ha reportado la presencia de un solo tipo de primate *Cebus yuracus* y, poco se conoce acerca del papel que cumple como dispersor de semillas en este ecosistema.

La eficacia de un dispersor, sea ave y/o mamífero, se mide según la contribución que éste pueda aportar a la futura reproducción de la planta. Schupp (1993) propuso que la eficacia en la dispersión de semillas por frugívoros dependería de componentes cuantitativos y cualitativos. La cantidad de la dispersión podría ser medida por el número de visitas y el número de semillas dispersadas por visita, mientras que la calidad dependería del tratamiento al que son expuestas las semillas al ser ingeridas por los animales dispersores y de la probabilidad de que una semilla depositada en un sitio sobreviva y llegue a ser planta adulta.

Norden (2014) hace una revisión acerca del porque la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales, entre su análisis manifiesta que existen algunas limitaciones a la hora de realizarse la dispersión, por ejemplo, las especies pueden tener una capacidad de dispersión reducida o limitada por algún factor ambiental por lo que la llegada de las semillas al suelo será reducida; además, la depredación es una de las mayores causas de mortalidad a lo largo del ciclo de vida de las plantas, en algunos casos, más del 75 % de las semillas, después de la dispersión, no llegan a germinar.

Otra manera de medir la limitación en la dispersión es a través de la estimación de la proporción de sitios a los que llegan regularmente semillas de una especie en particular (Muller-Landau *et al.*, 2002) aunque en el caso de los bosques tropicales de montaña es una tarea difícil por la diversidad de especies presentes. Zamora (2008) estudió la dispersión de semillas que realizan las aves y murciélagos, cuyos resultados destacan la necesidad de continuar con este tipo de investigaciones que son básicas para comprender procesos como la germinación y el establecimiento de la regeneración natural.

Los patrones de distribución en la dispersión de semillas constituyen otro vacío de información que necesita ser estudiado, ya que no sólo determinan el área potencial de reclutamiento de plantas, sino que también sirven como modelo para procesos posteriores tales como depredación y competencia (Nathan *et al.*, 2000). Todos estos antecedentes, concuerdan en que la etapa de dispersión de las semillas es un aspecto funcional que aportaría elementos esenciales para entender la composición, distribución y abundancia de especies, así como su variación espacio-temporal en los bosques tropicales de montaña; y con este conocimiento formular estrategias de manejo y conservación de los recursos forestales.

Germinación

La germinación puede definirse como el proceso que incluye una serie de eventos tendientes a conducir la emergencia del embrión y su subsecuente desarrollo, hasta que sea capaz de efectuar la fotosíntesis sin depender de los tejidos de reserva alimenticia. La velocidad de germinación provee información útil sobre el grado de pérdida de dormancia de semillas y las condiciones favorables de germinación; así mismo, el tiempo de germinación de una semilla en relación con otras semillas puede influir en la cantidad de recursos disponibles para una plántula (Baskin & Baskin, 2014).

La semilla es el principal órgano reproductivo de la gran mayoría de plantas superiores y acuáticas desempeñando una función fundamental en la renovación, persistencia y dispersión de

las poblaciones de plantas, regeneración de los bosques y sucesión ecológica (Doria, 2010). Las reservas energéticas de la semilla están constituidas por grasas, carbohidratos y a veces proteínas, que sirven de sostén para el desarrollo de la futura planta durante sus primeras etapas de vida.

En relación al grado de tolerancia que muestran las semillas a la desecación, se pueden clasificar en ortodoxas y recalcitrantes; las primeras son tolerantes a la desecación, se dispersan y conservan luego de alcanzar un bajo porcentaje de humedad, mientras que, las segundas son sensibles a la desecación, se dispersan junto con los tejidos del fruto (carnoso) con altos contenidos de humedad (Camacho, 1994).

La estructura, composición y color de las semillas son características que pueden jugar un importante papel en la germinación (Abusaief, *et al.*, 2017). Básicamente, existen dos tipos de germinación: epigea e hipogea. En las plántulas denominadas epigeas, los cotiledones emergen del suelo debido al crecimiento del hipocotilo, los cotiledones se separan y empiezan a fotosintetizar para dar paso al epicotilo y con ello al crecimiento del primer par de hojas de la plántula; mientras que en el caso de las semillas que presentan una germinación hipogea, los cotiledones permanecen bajo el suelo y dando paso al alargamiento del epicotilo y con ello al desarrollo de las hojas verdaderas.

La etapa que garantiza la presencia de regeneración natural en el bosque es la germinación, por lo que las fases críticas en el ciclo de vida de las plantas se centran en lograr que germinen y se establezcan. Para comprender adecuadamente la germinación, es necesario incrementar el conocimiento sobre diversos aspectos, como: 1) las fases fisiológicas, morfológicas y físicas de las semillas cuando ya han madurado; 2) los cambios de estas mismas etapas que preceden a la germinación; 3) las condiciones ambientales que se requieren para que dichos cambios se presenten; y, 4) las condiciones ambientales que ocurren en el hábitat entre el tiempo de maduración y el proceso germinativo (Baskin y Baskin, 2001).

En los bosques tropicales de montaña, la germinación de las semillas parece estar condicionado al papel que cumplen los animales en la polinización y dispersión al consumir los frutos que producen; el paso por el tracto digestivo del animal contribuye a disminuir el tiempo de activación de la semilla; sin embargo, en otros casos, puede afectar su viabilidad; es probable que esta acción sea ocasionada por los jugos gástricos que contenga el tracto digestivo del individuo, ya que en algunas semillas, éste acelera la escarificación, pero en otras, puede afectar negativamente al embrión (Howe y Estabrook, 1977), aunque también el resultado podría ser neutro; al final si el efecto es positivo lo que se consigue es facilitar la germinación si existen las condiciones ambientales favorables.

Del número de semillas que se encuentra en el suelo, sólo una mínima parte logra germinar, dependiendo de la cantidad que fue diseminada y de la probabilidad de caer en un sitio apropiado para su establecimiento. Visto así, el número de plantas en el suelo es una función de la cantidad de sitios adecuados que ofrece el ambiente. Muchas de las especies de plantas que crecen en los bosques tropicales de montaña, presentan germinación rápida como mecanismo de escape para evitar la depredación, ya que las semillas con suficientes reservas alimenticias, tienen mayores posibilidades de sobrevivir; sin embargo, existen limitaciones ambientales y ecológicas que

pueden influir en este proceso y dar como resultado una germinación tardía.

Existe gran número de factores que son responsables de la germinación tardía, entre ellas se puede mencionar: bajo contenido de humedad, capa de semillas duras, tamaño pequeño, etapas tempranas de desarrollo del embrión y presencia de inhibidores químicos (Vázquez Orozco, 1993, Naithani *et al.*, 2004). Entre los factores abióticos que tienen influencia en el desarrollo de la germinación esta la cantidad de luz o la cantidad de sombra que controlan las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollan las semillas. La sombra también se considera un inductor importante de la latencia en las semillas de árboles tropicales (Panna, 2013) mientras que en la estructura de la masa forestal, la luz puede convertirse en una limitante para la germinación de las semillas a pesar de que cada especie tiene adaptaciones ambientales y ecológicas particulares (Madrigal *et al.*, 2011).

Desde el punto de vista ecológico, la luz afecta las posibilidades de crecimiento y establecimiento de la regeneración, por tal razón es importante clasificar las especies en función de su temperamento y de acuerdo a ello elegir las técnicas silviculturales apropiadas para su manejo (Jaramillo y Muñoz, 2009). En base a la preferencia que muestran las especies a factores como la luz se clasifican en esciofitas (toleran la sombra) y heliófitas (requieren luz para su desarrollo); las semillas de especies esciofitas pueden germinar (las plántulas se establecen) en luz tenue en el suelo del bosque, mientras que aquellas de especies heliófitas requieren luz alta, asociada con una brecha en el dosel para la germinación y establecimiento de plántulas (Panna, 2013); lo que se apoya a la propuesta planteada por Finegan (1992) quien manifiesta que el comportamiento de las especies está en buena medida determinado por la luz, y por ello el concepto de tolerancia e intolerancia a la sombra se mantiene como criterio básico para agrupar a las especies y así ayudar a entender los procesos de sucesión y desarrollo del bosque, esto se conoce como gremios ecológicos.

Norden (2014) manifiesta que los factores edáficos pueden tener un efecto más importante que la luz sobre la distribución espacial de las especies en los bosques tropicales, entre las características más importantes del suelo se encuentran: la disponibilidad de fósforo y nitrógeno asimilables, el pH y la disponibilidad de agua, que a su vez depende de la porosidad del suelo y de la profundidad de la capa freática. Varios estudios experimentales en bosques húmedos han mostrado asociaciones de las especies de plántulas a distintos tipos de suelo en condiciones muy contrastantes.

La temperatura, constituye otro factor ambiental decisivo en el proceso de germinación, ya que influye en la fisiología de las semillas, específicamente sobre las enzimas que regulan la velocidad de las reacciones bioquímicas que ocurren después de la rehidratación. La actividad de cada enzima tiene lugar entre un máximo y un mínimo de temperatura, existiendo un óptimo intermedio (Contreras, 2012), esa es la razón porque bajo condiciones controladas en laboratorio es posible obtener altos porcentajes de germinación de las especies que en el bosque presentan bajos porcentajes, por lo que se recomienda realizar ensayos de germinación para encontrar las condiciones óptimas que faciliten el romper el estado de dormancia para que inicien la actividad fisiológica; sin embargo, hay que considerar que someter a las semillas a temperaturas mayores a 32°C tiende a disminuir la germinación como consecuencia de una disminución de la solubilidad de oxígeno en el suelo.

Otro aspecto a analizar es la variabilidad temporal en la producción de semillas lo que sin duda condiciona a la germinación y al establecimiento, factores climáticos juegan un papel determinante en los procesos fenológicos, ya que un cambio en ellos altera la producción de flores y frutos y con ello la cantidad de semillas, a lo que se suma la presencia de plagas, enfermedades, daños ocasionados por la fauna, no obstante no hay que olvidar que en algunos casos existe interacción entre los patógenos y las semillas, que pueden ayudar a romper su dormancia, es el caso de hongos que atacan la testa, erosionando o agrietando alrededor del endocarpio, contribuyendo a reducir el mecanismo de resistencia a la germinación en semillas con dormancia fisiológica (Morpeth & Hall, 2000).

Al respecto, Alvarado *et al.*, (2010) en su investigación realizada en el bosque tropical de montaña de la Reserva Biológica San Francisco, manifiestan que el número y calidad de semillas se encuentra directamente relacionada con la época de recolección, si la cosecha se realiza en temporadas secas las semillas habrán alcanzado su madurez fisiológica caso contrario cuando se realiza en temporadas de lluvia se retrasa la madurez de los frutos y semillas y por ende la germinación de las especies se verá reducida drásticamente.

Una vez que el proceso de germinación inicia, las semillas pasan por una transición desde un estado de latencia a un periodo activo de crecimiento donde las oportunidades de establecimiento pueden ser relativamente bajas (Jurado, 2000).

A lo largo de diez años de monitoreo de la regeneración natural en el bosque tropical de montaña de la Estación Científica San Francisco, se ha observado que a pesar de que las especies forestales producen semillas no todas logran germinar, son bajos los porcentajes de germinación y reducido es el número de individuos que logran establecerse. Especies forestales de interés comercial por el valor de su madera como *Cedrela sp.*, *Handroanthus chrysanthus* llaman la atención, los porcentajes de germinación son bajos y el número de plántulas presentes en el bosque es reducido, quizá estas especies requieren grandes aperturas en el dosel para romper con la dormancia de las semillas, o existen plagas y/o enfermedades que las afectan en estadios tempranos. *Hyeronima asperifolia* es otra especie con valor comercial que también presenta bajos porcentajes de germinación y aquí la escarificación que realiza la fauna es vital para romper la dura testa que posee la semilla de esta especie. Otro ejemplo es lo que pasa con las semillas del género *Ficus*, las cuales para su germinación y establecimiento necesitan encontrar sitios con buena acumulación de materia orgánica y con alta retención de humedad, junto con un acceso constante de luz. En muchos casos estos micrositios son efímeros y espacialmente impredecibles (Laman, 1995; Laborde, 1996).

Todos estos antecedentes confirman que aún se requiere investigar los procesos fisiológicos que se suscitan en la enorme diversidad de especies que albergan los bosques tropicales de montaña, solo con la comprensión de procesos como la reproducción, producción, diseminación, germinación y establecimiento de la regeneración natural se puede garantizar la existencia y la composición florística de masas forestales diversas.

■ CONSIDERACIONES FINALES

La regeneración natural de las diferentes especies forestales es el resultado de una serie de procesos ecológicos cíclicos, cuyo éxito o inhibición depende de factores bióticos y abióticos específicos, así como de las intervenciones antrópicas que se realicen condicionando la permanencia futura de las especies y por ende la diversidad de los bosques tropicales de montaña.

El éxito del manejo forestal de un bosque depende en gran parte de la existencia de suficiente regeneración natural que asegure la sostenibilidad del recurso a través del tiempo; por tal razón, es indispensable generar los conocimientos o bases científicas sobre la dinámica de la regeneración natural, estudiar aspectos claves como los procesos ecológicos y fisiológicos que se desarrollan en las semillas, la producción, diseminación y germinación de especies que son consideradas claves por la demanda local a la que están sometidas.

La germinación de las semillas es un paso fundamental para el establecimiento de nuevas plántulas, cuya sobrevivencia depende de una serie de etapas subsecuentes del desarrollo, que serán importantes para su establecimiento como adultos reproductivos, capaces de contribuir a la reanudación del ciclo; sin duda cada especie es particular, por ello es necesario estudiar su ecología así como las interacciones intra e inter específicas y su variabilidad entre individuos, entre hábitats y entre años.

Considerar el estudio de la regeneración natural como un indicador de la salud y del estado futuro de la dinámica del bosque el cual debe ser incorporado en cualquier evaluación y/o ejecución de planes de manejo forestal, ya que cualquier intervención puede traer como efecto directo o indirecto alteraciones en los ciclos fenológicos de las especies con repercusiones sobre la producción, diseminación, germinación y establecimiento de las plántulas.

A pesar de la importancia en la composición futura del bosque son limitados los estudios que existen sobre los aspectos ecológicos que se desarrollan en la regeneración natural, los vacíos de información son innegables, aspectos claves como la polinización, el desarrollo de las semillas, la dispersión, la depredación, la germinación, la sobrevivencia y el establecimiento de plántulas determinarán el éxito y dominancia de las especies vegetales a largo plazo y por ende deben investigarse.

■ AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Alemana para la Investigación- DFG, a la Secretaria de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación SENESCYT por el finamieto para el desarrollo de mis estudios de doctorado. A todos los miembros de la Estación Científica San Francisco, tesisas y voluntarios, al Dr. Patrick Hildebrandt por su colaboración y apoyo; y, al Instituto de Silvicultura de la Universidad Técnica de Múnich.

BIBLIOGRAFÍA

- Abusaief, H. M. A., Alwishish F. M. (2017). Survey of endangered plants and description the seeds in some sites at Al-Jabal Al-Akhdar of Libya. *Curr. Sci. Int.*, 6(3): 511-539, 2017 ISSN 2077-4435
- Abraham de Noir, S. Bravo, R. Abdala. (2002). Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Revista de Ciencias Forestales – Quebracho* N° 9 – Diciembre 2002.
- Andresen, E. (2000). *The role of dung beetles in the regeneration of rainforest plants in Central Amazonia*. Ph.D. Thesis, University of Florida, Gainesville, Florida.
- Alvarado C., Encalada M. (2010). *Estudio fenológico, análisis y almacenamiento de semilla, de seis especies forestales nativas en bosque tropical montano, potenciales para la reforestación en la Estación Científica San Francisco*. Tesis Ingeniería Forestal.
- Barot, S., Gignoux, J., & Mgnaut, J.C. (1999). Seed shadows, survival and recruitment: How simple mechanisms lead to dynamics of population recruitment curves. *Oikos* 86:320-330.
- Baskin C. C. & Baskin J.M. (2001). *Seeds. Ecology, Biogeography and Evolution of dormancy and germination*. Academic Press. San Diego, CA, USA.
- Baskin C. C. & Baskin J. M. (2014). *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, 2nd edn. San Diego, CA, USA: Academic/Elsevier.
- Bussmann, R.W. (2003). Los bosques montanos de la Reserva Biológica San Francisco: zonación de la vegetación y regeneración natural (en línea). *Lyonia* 3 (1): 57-72. Consultado 10 sep. 2017. Disponible en <http://www.mtnforum.org>
- Bussmann, R. W. (2005). Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso (en línea). *Revista Peruana de Biología* 12 (2): 203-216. Consultado 10 sep. 2017. Disponible en <http://www.revistasinvestigacion.unmsn.edu.pe>.
- Calva, O; Beltrán, G; Günter, S; Cabrera, O. (2007). Impacto de la luz sobre la regeneración natural de Podocarpaceas en los bosques de San Francisco y Numbala (en línea). *Bosques Latitud Cero* no. 3: 21–23. Consultado 10 sep. 2017. Disponible en <http://w3.forst.tu-muenchen.de/~waldbau/litorg0/2018.pdf>
- Camacho F. (1994). *Dormición de semillas: causas y tratamientos*. México, DF: Editorial Trillas, 1994. 128 p.
- Campoe, O. C., Stape, J. L., Nouvellon, Y., Laclau, J. P., Bauerle, W. L., Binkley, D., & Le Maire, G. (2013). Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of *Eucalyptus grandis* across a productivity gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 288, 14–20. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.035>
- Contreras M. (2012). *Germinación de semillas de especies nativas de los pastizales del altiplano del norte de México*. Universidad Autónoma de Nueva León. Tesis de Maestría Ciencias Forestales.
- Chong, C. y Bible, B. B. y Hak-Yoon Ju. (2002). *Germination and emergence*. [online] En: *M. Pessaraki (Ed.). Handbook of plant and crop physiology*. 2a. ed. [online] New York: Marcel Dekker Inc, p. 85-146. ISBN: 0-8247-0546-7
- Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HilleRisLambers, J. Lichter, J. MacLachlan, J. Mohan, and P. Wyckoff. (1999). Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86:1–16.

- Domínguez-Domínguez L., Jorge E. Morales-Mávil & Juan Alba-Landa. 2005. Germinación de semillas de *Ficus insipida* (Moraceae) defecadas por tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) y monos araña (*Ateles geoffroyi*). *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* Vol. 54 (2): 387-394, June 2006.
- Doria J. Generalidades sobre las semillas: su producción, conservación y almacenamiento. *Cultivos Tropicales*, 2010, vol. 31, no. 1, p. 74-85
- Estrada, A., and Coates-Estrada, R. (1984). *Fruit-eating and seed dispersal by howling monkeys in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico*. *Am. J. Primatol* 6: 77-91.
- Estrada, A., and Coates-Estrada, R. (1986). *Frugivory by howling monkeys (Alouatta palliata) at Los Tuxtlas, Mexico: Dispersal and fate of seeds*. In Estrada, A., and Fleming T. H. (eds.), - *Frugivores and Seed Dispersal*, W. Junk, The Hague.
- Finegan, B. (1992). *The management potential of neotropical secondary lowland rain forest*. *Forest Ecology and Management* 47:295-321.
- Galindo- Gonzalez J. S. Guevara y V.J. Sosa. (2000). Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical forest. *Conservation Biology* 14: 1693-1703.
- García A. 1991. La dispersión de las semillas. *Ciencias* núm. 24, octubre-diciembre, pp. 3-6. (en línea)
- Günter, S., Stimm, B., Cabrera, M., Diaz, M., Lojan, M., Ordoñez, E., Weber, M. (2008). Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology*, 24(3), 247-258. doi:10.1017/S0266467408005063
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. *Academic Press*.
- Harrison, R. D. (2005). Figs and the diversity of tropical rainforest. *BioScience*, 55: 1053-1064.
- Howe, H.F. & G.F. Estabrook. (1977). On intra-specific competition for avian dispersers in tropical trees. *Amer. Natur.* 111: 817-832.
- Jaramillo, L; Muñoz, L. (2009). Evaluación de la regeneración natural de especies forestales del bosque tropical de montaña en la Estación Científica San Francisco bajo diferentes intensidades de raleo selectivo. Tesis Ing. Forestal. Loja, EC, Universidad Nacional de Loja. 136p.
- Jurado, E., (2000). Germination in Tamaulipan thornscrub of north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*. 46, 413-424.
- Kiss, K; Bräuning, A. (2008). *El bosque húmedo de montaña: investigaciones sobre la diversidad de un ecosistema de montaña en el Sur del Ecuador* (en línea). Fundación Alemana para la Investigación Científica (DFG), TMF y Naturaleza y Cultura Internacional (NCI). Loja - Ecuador. Disponible en: http://www.naturaleza y cultura.org/docs/bosque_humedo.
- Laborde, F. J. (1996). Patrones de vuelo de aves frugívoras en relación a los árboles en pie en pastizales tropicales. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Laman, T.G. (1995). The ecology of strangler fig seedling establishment. *Selbyana* 16: 223-229.
- Linares E., Moreno-Mosquera E. (2010). Morfología de los frutiolos de *Cecropia* (Cecropiaceae) del pacífico colombiano y su valor taxonómico en el estudio de dietas de Murcielago. *Caldasia*, Volumen 32, Número 2, 2010. ISSN electrónico 2357-3759. ISSN impreso 0366-5232. <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia>
- Lucas Borja, ME; Candel Pérez, D; Molero Carrasco, J; Monreal Montoya, JA; Botella Mirales, O; Rubio Moraga, A; Ahrazem, O; Gómez Gómez, M. L. (2013). La regeneración natural

- del pino laricio (*Pinus nigra* Arn. Ssp *salzmannii*): Resultados después de quince años de investigación (en línea). Sexto Congreso Forestal Español. Sociedad Española de Ciencias Forestales. 10 p. Consultado 05 sep. (2017). Disponible en <http://www.congresoforestal.es/actas/doc/6CFE/6CFE01-004.pdf>
- Madrigal, J; Hernando, C; Guijarro, M. (2011). *El papel de la regeneración natural en la restauración tras grandes incendios forestales: el caso del pino negral* (en línea). Boletín Informativo del CIDEU no. 10: 5-22. Consultado 10 sep. 2017. Disponible en <http://www.uhu.es/cideu/Boletin/Boletin10/BolInf10CIDEU5-22.pdf>
- Martinez Orea Y., Silvia Arguero., P. Guadarrama. (2009). La dispersión de frutos y semillas. *Ciencias* 96. Octubre – Diciembre.
- Morpeth, D.R., Hall, A.M., (2000). Microbial enhancement of seed germination in *Rosa corymbifera* 'Laxa'. *Seed Sci Res.* 10:489-94.
- Muller-Landau, H.C., Wright, S. J., Calderón, O., Hubbell, S.P., & Foster, R.B. (2002). *Assessing recruitment limitation: concepts, methods, and case-studies from a tropical forest*. En D.J. Levey, W.R. Silva, & M. Galetti (eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* pp. 35-53, CAB International, Wallingford, Oxfordshire.
- Muñoz, J. (2014). Efectos en la regeneración natural en claros por tratamientos silviculturales en un bosque tropical de montaña del sur del Ecuador (en línea). *Revista CEDAMAZ* 1 (5): 66-80. Consultado 19 sep. 2017. Disponible en http://unl.edu.ec/sites/default/files/investigacion/revistas/2014-9-4/articulo_5_-_66_-_80.pdf
- Naithani, S.C., N. Ranjana, B. Varghese, J.K. Godheja and K.K. Sahu. (2004). *Conservation of Four Tropical Forest Tree Seeds from India*. In: *Comparative Storage Biology of Tropical Tree Seeds*, Sacande, M., D. Joker, M.E. Dulloo and K.A. Thomsen (Eds.). IPGRI, Rome Italy.
- Nathan, R. and Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15: 278-285.
- Norden N. 2014. Del porque la regeneración natural es tan importante para coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal*, 17(2), 247-261.
- Panna Deb and R.C. Sundriyal. (2013). Seed Germination in Lowland Tropical Rainforest Trees: Interspecies, Canopy and Fruit Type Variations. *Research Journal of Forestry*, 7: 1-15. DOI: 10.3923/rjf.2013.1.15
- Pardos, M.; Montes F.; Aranda, I.; Cañellas, I., 2007. Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in central Spain. *Eur. J. Forest Res.* 126 : 37-47.
- Rodríguez García, E; Juez, L; Guerra, B; Bravo, F. (2007). *Análisis de la regeneración natural de Pinus pinaster Ait en los arenales de Almazán – Bayubas* (en línea). Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA) 16 (1): 25-38. Consultado 07sep 2017. Disponible en http://www.inia.es/gcontrec/pub/025-038-%281306%29-Analisis_1175077141250.pdf
- Schupp E.W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetation* 107/108: 15–29.
- Stimm B.; E. Beck; S. Günter , N. Aguirre , E. Cueva , R. Mosandl & M. Weber. (2008). *Reforestation of abandoned pastures: seed ecology of native species and production of indigenous plant material*. In: E. Beck , J. Bendix , I. Kottke , F. Makeschin & R. Mosandl (eds.) *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*. Ecological Studies 198. Springer, Berlin.

- Vázquez Y.C., Orozco A. (1993). *Patterns of sedes longevity and germination in the tropical rain-forest*. Annual Review of Ecology and Systematics. 24: 69-87.
- Weinberger, R; Ramírez, C. (2001). *Microclima y regeneración natural de raulí, roble y coigüe (Nothofagus alpina, N. obliqua y N. dombeyi)* (en línea). Bosque 22 (1): 11-26. Consultado 02 sep 2017. Disponible en <http://mingaonline.uach.cl/pdf/bosque/v22n1/art02.pdf>
- Wehncke, E., S. Hubbell, R. Foster, J. Dalling. (2003). Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology* 91, 677-685.
- Zamora J. (2008). *Dispersión de semillas por aves y murciélagos frugívoros en claros naturales del bosque montano en la estribación suroriental de los andes del Ecuador*. Escuela de Biología del Medio Ambiente. Universidad del Azuay.