

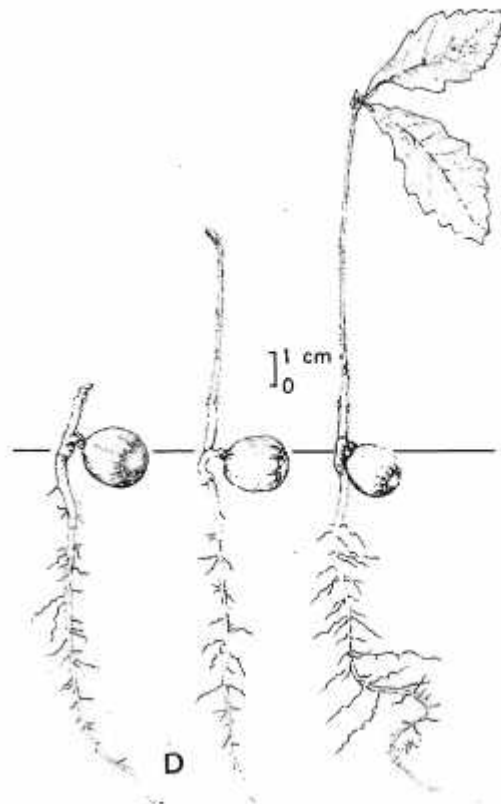
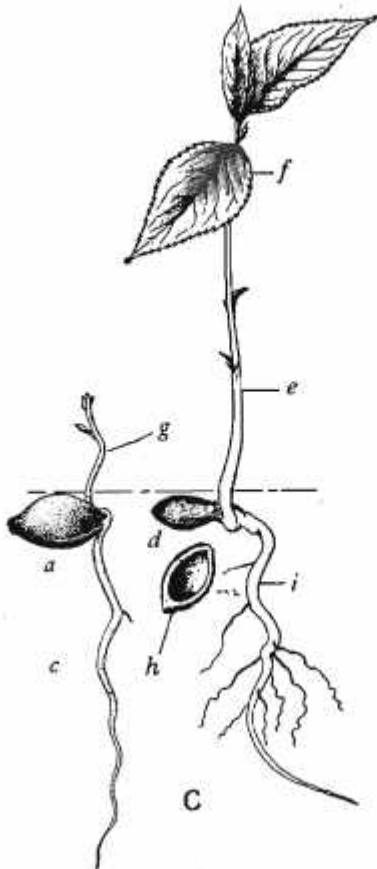
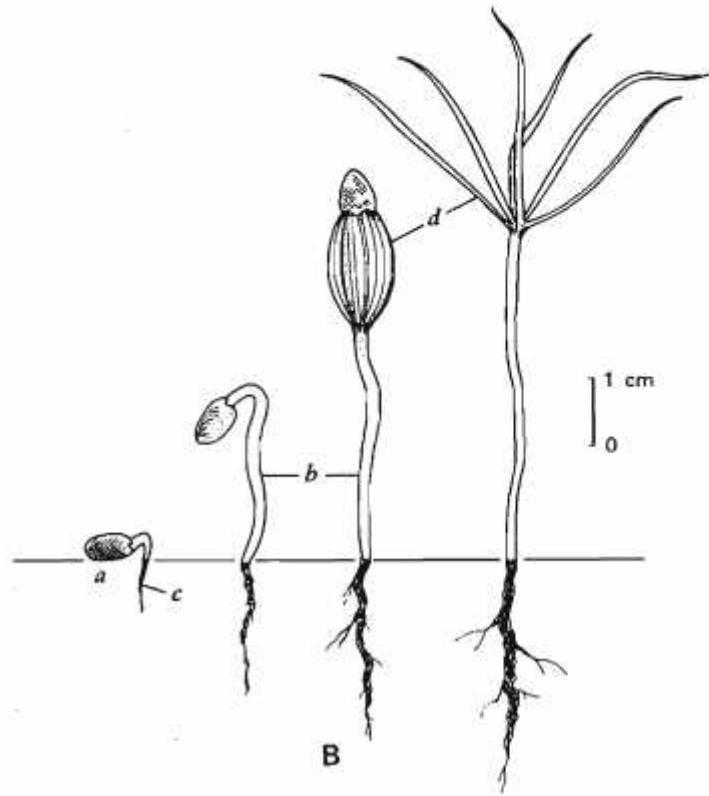
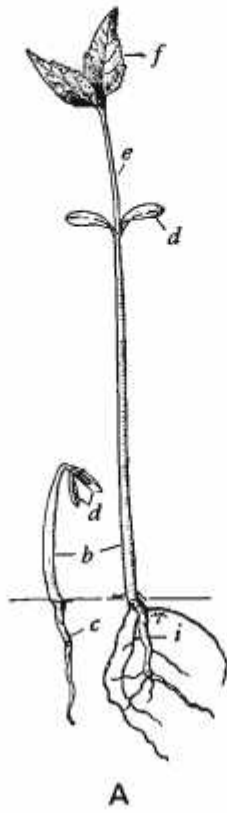
Cada especie tiene su propio establecimiento ecológico. Las plantas de semillero no sólo deben sobrevivir bajo las condiciones físicas particulares de su localización sino que deben competir con las plantas de su misma especie como con las que ya se encuentran establecidas en el área. Estas interacciones traen un orden aparente y la organización que permite reconocer las comunidades características de cada bosque en particular y de los diferentes hábitats.

Aunque cada especie exhibe diferentes adaptaciones de establecimiento se pueden comparar dos patrones generales de germinación y primer desarrollo de las plantas de semillero: especies con germinación y desarrollo epigeo e hipogeo. En las condiciones epigeas, los cotiledones, a menudo con el pericarpio (la pared del fruto) se elevan sobre la superficie por la elongación del hipocótilo (Figura 3.10 A y B). Este es el patrón típico de casi todas las coníferas y de la mayor parte de las angiospermas. En las especies hipogeas (roble, nogal, nogal negro, castaño) los cotiledones permanecen bajo la superficie, enterrados, manteniéndose unidos a las plantas durante semanas o meses, mientras que el epicótilo crece hacia arriba y desarrolla las hojas verdaderas (Figura 3.10 C y D). Las especies con desarrollo epigeo almacenan relativamente pocos nutrientes en el endosperma y los cotiledones, liberando rápidamente los cotiledones para que por medio de la fotosíntesis puedan estimular el desarrollo temprano de las raíces. Se reconocen cuatro etapas en el desarrollo del cotiledón (Marshall y Kozlowski, 1977):

- *Almacenamiento.* En las células del cotiledón están distribuidas reservas alimenticias (grasas, carbohidratos, proteínas) y nutrientes minerales. Las reservas y los nutrientes se utilizan durante los primeros días del crecimiento.
- *Transición.* Cuando son expuestos a la luz se producen una serie de cambios: empieza el desarrollo cloroplástico y la síntesis clorofílica, el desarrollo de los estomas, se expanden las células epidérmicas y se forman en el mesófilo los grandes espacios intercelulares.
- *Fotosíntesis.* Contribuyen en forma importante el desarrollo de las yemas del ápice y laterales posteriores del tallo y la raíz. En la acacia falsa, el arce rojo y el olmo americano comienza una fotosíntesis apreciable de 4 a 6 días después de la emergencia de la radícula (Marshall y Kozlowski, 1976). Los picos de actividad fotosintética aparecen de 8 a 15 días después y continúan durante 4 semanas.
- *Senectud.* El peso seco se reduce y algunos nutrientes minerales son trasladados dentro de la planta de semillero a medida que declina la función del cotiledón.

Los cotiledones son extremadamente importantes para el desarrollo de las plantas de semillero durante las primeras semanas. Cualquier daño que sufran, como los que pueden ser causados por los animales o la helada, inhiben el crecimiento de la planta.

Por el contrario, las plantas hipogeas tienen grandes cotiledones suculentos que permanecen bajo tierra durante su desarrollo y que están recubiertos por el pericarpio (Figura 3.10 C y D). La gran cantidad de reservas alimenti-



cias almacenadas favorecen extensivamente el desarrollo de la raíz antes que el de los brotes aéreos y el sistema de las hojas. Los cotiledones almacenan una provisión considerable de agua y tienen una cantidad suficiente de reservas alimenticias para restablecer el epicotilo si éste es dañado. Además, estando bajo tierra o dentro del pericarpio están protegidos de los animales herbívoros.

El sistema hipogeo es característico de las especies arbóreas de semillas grandes, que son enterradas normalmente por las ardillas y otros roedores y distribuidas no lejos de los árboles paternos.

Muchos robles y nogales americanos crecen en sitios secos que se caracterizan por sequías estivales. Sus plantas de semillero se establecen también, típicamente, bajo árboles en el sotobosque, cuyas coronas sombrean el piso forestal y sus raíces compiten por la humedad y los nutrientes. De esta forma, la producción de relativamente pocas semillas que están bien aprovisionadas ha permitido obtener una ventaja adaptativa. La producción de muchas semillas pequeñas con menos reservas alimenticias almacenadas y desarrollo epigeo ha provisto también una ventaja selectiva para muchas otras especies, tanto para su localización como en los métodos de establecimiento. En los bosques de hojas caducas mixtos del centro y este de Estados Unidos las especies que representan a los dos sistemas crecen en un lugar, a menudo bajo las mismas condiciones generales: nogal de corteza desgarrada, encino rojo del norte, encino blanco (hipogeo) y arce de azúcar, fresnos y abedules (epigeos).

Después de la germinación las plantas jóvenes pasan a través de una etapa suculenta durante las primeras semanas de vida. En este momento los tejidos son blandos y altamente susceptibles a las infecciones micóticas (especialmente por humedecimiento), al daño provocado por los animales, el suavizamiento y la desecación. Los tejidos tienden a endurecerse pronto y a esto sigue el período juvenil que es cuando la planta incrementa su endurecimiento pero todavía está sujeta a diversos factores de mortalidad. La germinación de las semillas y la supervivencia de las plantas del abeto Douglas a través de las etapas más críticas de la estación de crecimiento se ilustran en la Figura 3.11 (Lawrence y Rediske, 1962). Una razón importante para la baja germinación acumulativa y la supervivencia es que el 46 por ciento de las semillas fueron destruidas por los hongos y los animales antes de la germinación; el otro 27 por ciento falló al germinar el primer año. El diagrama ilustra el período de acción de los factores que causan mortalidad y las relativamente pocas plantas de semillero que subsisten al final de la primer estación de crecimiento. Un

Figura 3.10

Germinación y desarrollo de las semillas epigeas e hipogeoas. A) germinación epigea de una planta proveniente de semilla de cerezo (*Prunus pensilvanica* L. f.) a 1 y 10 días; B) germinación epigea de pino rojo a 1, 2, 6 y 10 días; C) germinación hipogea de una planta de semillero de cerezo de Allegheny a 1 y 9 días; D) germinación hipogea de planta proveniente de semilla de encino negro a 1, 5 y 12 días.

(a) semilla; (b) hipocótilo; (c) radícula; (d) cotiledones; (e) epicotile; (f) hojas; (g) plumula; (h) pericarpio; (i) raíz primaria. La plumula está formada por el epicotile y las hojas emergentes. (A, C y D según USDA, 1974, B por W. H. Wagner Jr.)

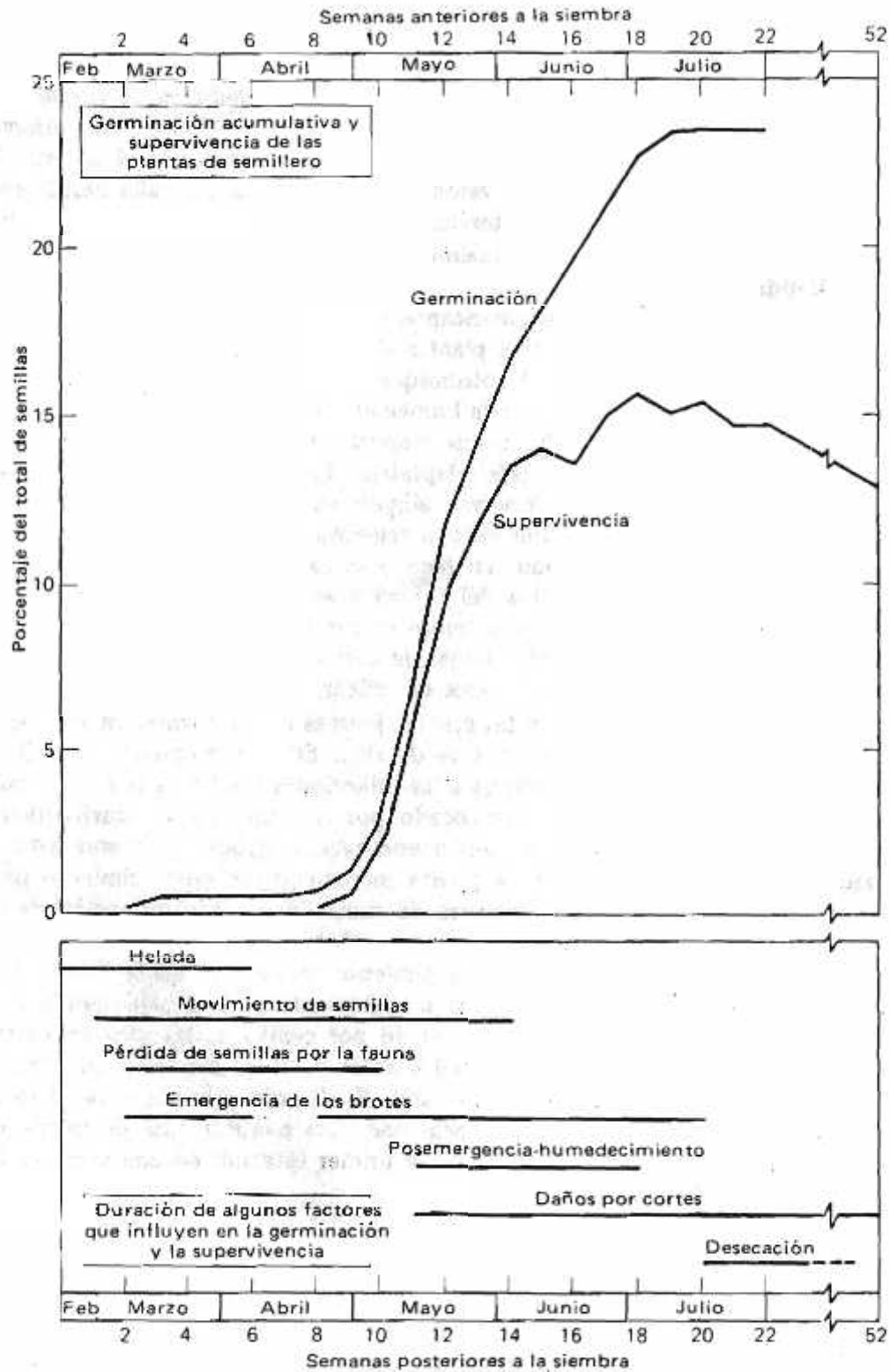


Figura 3.11

La germinación acumulativa y la supervivencia de las semillas del abeto Douglas durante la primera estación de crecimiento. Las semillas etiquetadas con 440 unidades de escandio<sup>46</sup> fueron sembradas a mano en febrero y se siguió cuidadosamente su evolución. (Según Lawrence y Rediske, 1962)

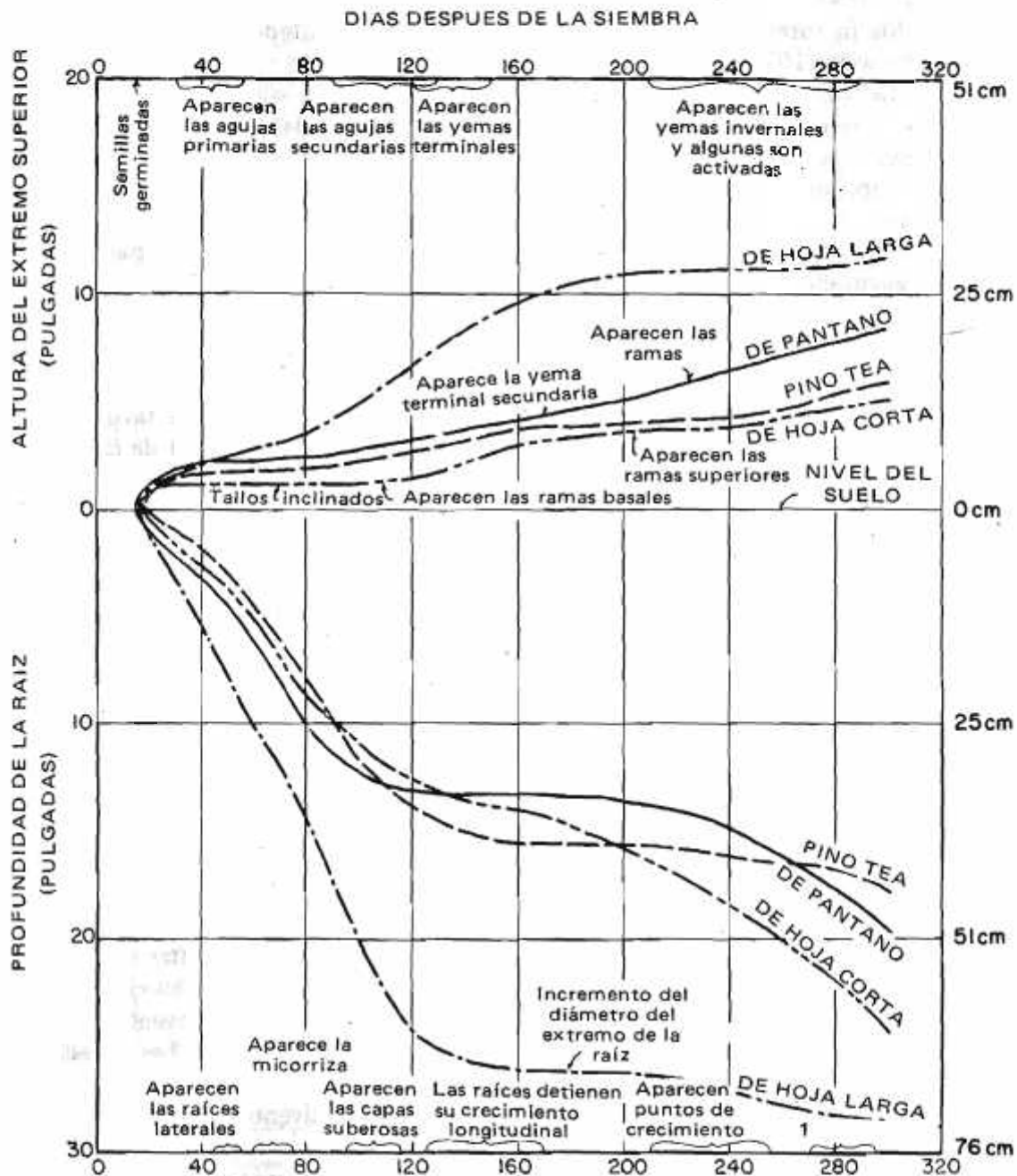
análisis detallado del período de establecimiento de las plantas de semillero y los factores que afectan su supervivencia es presentado por Baker (1950) y Kozłowski (1971).

De particular interés para los ecólogos forestales son las clases de hábitats y semilleros donde se establecen las plantas de las diferentes especies. La gran mayoría de las especies arbóreas dependen del fuego, las inundaciones o la dispersión por el viento para proveer semilleros deseables para su establecimiento. El rápido crecimiento de las especies que necesitan una abundante iluminación (todos los pinos, sauces, álamos, chopos, abedul papelerero) está adaptado a los desórdenes catastróficos provocados por los incendios o las inundaciones y pueden crecer en estas localizaciones abiertas extremas. Las adaptaciones de las especies frente a un incendio se presentan en el Capítulo 11.

Mientras que el establecimiento de las especies arbóreas está favorecido o por lo menos no está severamente limitado por la sombra parcial de la masa arbórea, pocas especies pueden establecerse y persistir en un sotobosque muy sombreado. Similarmente, aunque muchas plantas de especies arbóreas pueden establecerse bajo suelos forestales prácticamente húmedos, sólo unas pocas se adaptan para persistir en suelos secos y es importante ver cómo la escasez de agua es en cierta forma una restricción severa. Cada especie tiene un juego único de ventajas adaptativas que facilitan el establecimiento bajo ciertas condiciones físicas y bióticas. Aunque es difícil generalizar, se ha separado la continuidad del sistema de establecimiento en tres *grupos* de especies que difieren en su patrón de establecimiento con relación a la cantidad y clase de desorden a los que se ajustan.

1. *Especies pioneras.* Las semillas de las especies pioneras aparecen posteriormente a desórdenes mayores tales como incendios e inundaciones. Esto presenta muy poca competencia para los árboles, y el medio ambiente es duro o extremo (caliente, seco, mojado, expuesto). La germinación y el crecimiento son rápidos. Las raíces de las plantas penetran rápidamente a una profundidad suficiente en el suelo, como en el caso de los pinos, para permitir que las plantas de semillero que eventualmente se establecen resistan las sequías estivales año tras año. Las especies que se encuentran en los planos de inundación toleran diversos niveles de agua y tienen la capacidad de generar raíces adventicias en sus tallos que pueden estar cubiertos de limo.

Las especies pioneras dependientes de los incendios, como los pinos del sudeste de Norteamérica (pino de incienso, de hoja larga, de hoja corta y pino del pantano) se establecen típicamente en localizaciones densas e incluso antiguas sobre áreas que han sido quemadas recientemente. El fuego prepara el semillero en diversas formas (Capítulo 11) y las plantas se desarrollan rápidamente durante el primer año (Figura 3.12, Wakely, 1954). El desarrollo del ápice de la raíz es considerable debido a que necesita una humedad abundante para mantener el balance de agua en las hojas y brotes que se desarrollan rápidamente en el siguiente período juvenil.



1) Se multiplican los puntos de crecimiento

DIAS DESPUES DE LA SIEMBRA

MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SEPT.	OCT.	NOV.	DIC.	ENE.
------	------	------	------	------	------	-------	------	------	------	------

Figura 3.12

El curso de los brotes y el desarrollo de las raíces durante el primer año para cuatro especies de pinos bajo condiciones favorables para el establecimiento (en un vivero forestal) en Louisiana. (Según Wakeley, 1954)

2. *Especies de fase vacía.* Germinan y se establecen bajo la canopia existente del bosque y son lo suficientemente tolerantes a la sombra ya que las plantas de semillero sobreviven, en un número pequeño, hasta que un desorden local les permite penetrar en un hueco de la canopia (Ver Capítulo 14). El fresno blanco, el cerezo negro, el encino rojo del norte, el roble blanco americano, el arce rojo, el abedul amarillo, el tilo americano, el nogal negro, el olmo "resbaloso", el pinabete blanco, el pino blanco del este y el pino blanco del oeste son especies representativas de este grupo.
3. *Especies extremadamente tolerantes a la sombra.* Se establecen en el sotobosque y persisten durante períodos prolongados. Penetran gradualmente en la canopia a medida que mueren los árboles del dosel superior iluminado o la acción del viento provee aberturas para ellos. El arce azucarero, el haya europea y el cedro rojo del oeste pertenecen a este grupo.

Los grupos 2 y 3 son similares, en el sentido de que las plantas de semillero se establecen bajo una canopia forestal y pueden persistir en el sotobosque hasta que las condiciones son favorables para el crecimiento dentro del nivel superior. Muchos tipos de adaptaciones diferentes han evolucionado permitiendo así a las especies persistir en el sotobosque y responder a las posibilidades dependiendo de: 1) las condiciones físicas y bióticas del sotobosque; 2) el grado de crecimiento intrínseco de las especies, y 3) la naturaleza del desorden que tarde o temprano permite a los árboles jóvenes la posibilidad de ubicarse en el dosel superior (por ejemplo, el incendio en comparación con la acción destructiva del viento). En ambos grupos se presenta este tipo de efecto pero en forma más acentuada en el grupo 3, donde existe una acumulación o distribución que va desde unos pocos de cientos a millones de plantas de semillero por hectárea en el sotobosque.

Las especies de los dos grupos tienen diferentes adaptaciones funcionales que les permiten tolerar y sobrevivir a los rigores ambientales (baja intensidad de luz y escasez de humedad) y a los peligros bióticos del medio ambiente del sotobosque (animales herbívoros y enfermedades). Las especies de fase vacía requieren típicamente mayor iluminación para sobrevivir que las especies extremadamente tolerantes a la sombra pero por otra parte éstas pueden tolerar mejor la escasez de humedad. Además, las especies de fase vacía caducas tienen una marcada capacidad para regenerarse después del fuego o del daño provocado por los animales y continuar persistiendo en el sotobosque. Por el contrario, se ha constituido el grupo 3 con las especies más tolerantes a la sombra y con un crecimiento menor; en este grupo se requiere más humedad y presentan menos capacidad para echar raíces. Pueden establecer grandes poblaciones y experimentar una mortalidad elevada. Sin embargo, perduran lo suficiente como para dar sombra a cualquiera de las plantas de semillero que quiera tratar de establecerse bajo ellos. Algunas de estas plantas crecen durante 20, 30 o más años. Por ejemplo, en los bosques de pinabete-abeto, Ghem (1958) encontró que un ataque severo del pinabete que dañó seriamente el dosel superior libera a las plantas de semillero del abeto de bálsamo. Muchos de ellos (75 por ciento) teniendo de 1 a 25 cm de altura y cerca de 12 años

en promedio. En casos extremos los abetos del sotobosque pueden tener 100 o más años de edad. Así, se ve que en estos dos grupos los árboles eventualmente alcanzan el dosel superior habiéndose desarrollado desde un "banco" establecido y persistente de plantas de semillero.

El establecimiento ecológico de dos especies asociadas del bosque boreal de madera dura, abedul amarillo (Grupo 2) y arce azucarero (Grupo 3) provee un buen ejemplo de cada uno de los dos grupos no pioneros. Aunque estas dos especies se encuentran en el bosque del norte el establecimiento ecológico y el nicho en el que se ubican son marcadamente diferentes. En contraste con las especies pioneras, los miembros de la fase vacía y los grupos tolerantes a la sombra se establecen en el piso forestal que está más o menos sombreado por el dosel superior existente. Las especies de arce azucarero dispersan las semillas en el otoño, durante la caída de las hojas y antes de las nevadas; mientras que las semillas de abedul amarillo, aunque también maduran en la primer época del otoño, se dispersan gradualmente durante el invierno. Estas pueden ser trasladadas a grandes distancias en la parte superior del hielo de las costras de nieve que se forman después de los primeros deshie-

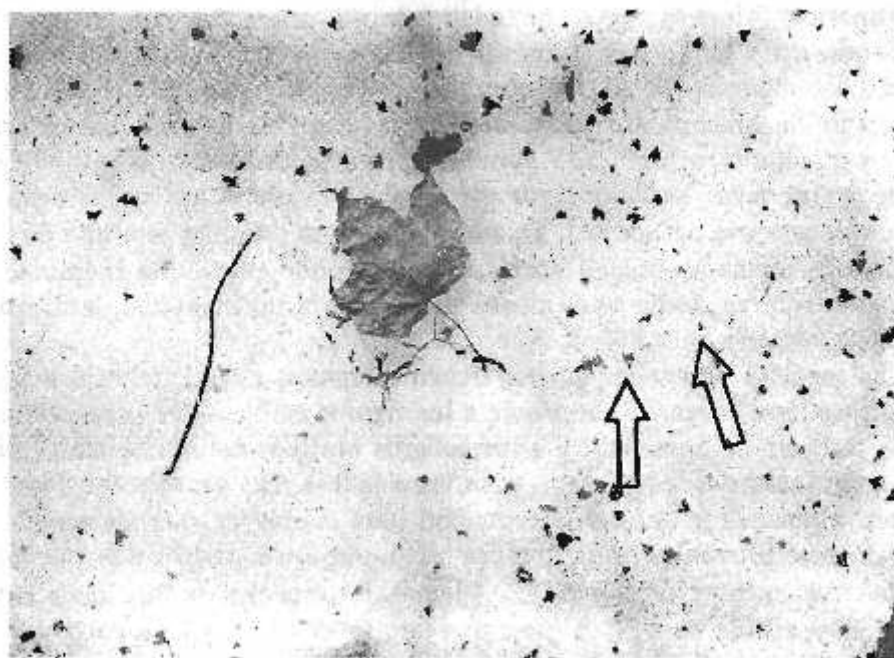


Figura 3.13 a)

Ubicación de la dispersión y germinación de las semillas de arce azucarero y abedul amarillo en el bosque boreal. (Según Tubbs, 1965; fotos del Servicio Forestal de Estados Unidos). (a) Las brácteas y las semillas de abedul amarillo cubren la superficie de la nieve en proceso de fusión el 30 de abril, en una localización boreal de madera dura en el Bosque Experimental de la Península Superior. El dosel superior está compuesto primariamente de sembrados temporales de arce azucarero pero rara vez se observan semillas de arce en la parte superior o dentro de la cubierta de nieve, incluso después de una abundante dispersión de semillas. La flecha de la derecha indica semillas de abedul amarillo; la de la izquierda señala las brácteas.



los leves (Figura 3.13 a; Tubbs, 1965). Las semillas de arce azucarero germinan temprano en la primavera, bajo la nieve y una capa de hojas donde la temperatura sólo está un poco por encima del punto de congelación (cerca de  $1^{\circ}\text{C}$ ) (Figura 3.13 b y c). Al mismo tiempo las semillas del abedul amarillo todavía se encuentran en la parte superior de la nieve (Figura 3.13 a) y a medida que se derrite, éstas se depositan sobre el piso forestal y germinan en la última parte de la primavera a una temperatura más elevada (cerca de  $10^{\circ}\text{C}$ ). Las radículas de las plantas de arce penetran la maraña mojada de hojas y esto se produce después de un buen año de producción de semillas; se establecen por millones, formando a menudo una carpeta de plantas de semillero, el primer año, sobre el piso forestal. Las delgadas radículas de las pequeñas semillas de abedul (cerca de 50 veces más livianas que las semillas de arce azucarero) son incapaces de penetrar la gruesa maraña de hojas y tienden a secarse rápidamente. Muchas plantas de semillero de abedul amarillo pronto se secan y mueren. Sin embargo, algunas semillas de abedul amarillo se ubican en algunos casos sobre troncos podridos, tocones cubiertos de musgo, suelo mineral de los montículos que se forman como resultado de la caída de los árboles o en las depresiones poco profundas que permanecen húmedas durante la mayor parte de la estación de crecimiento. En estas microlocalizaciones las plantas de semillero de abedul pueden establecerse aprovechando una cantidad suficiente de luz que se encuentra disponible sobre ellas.

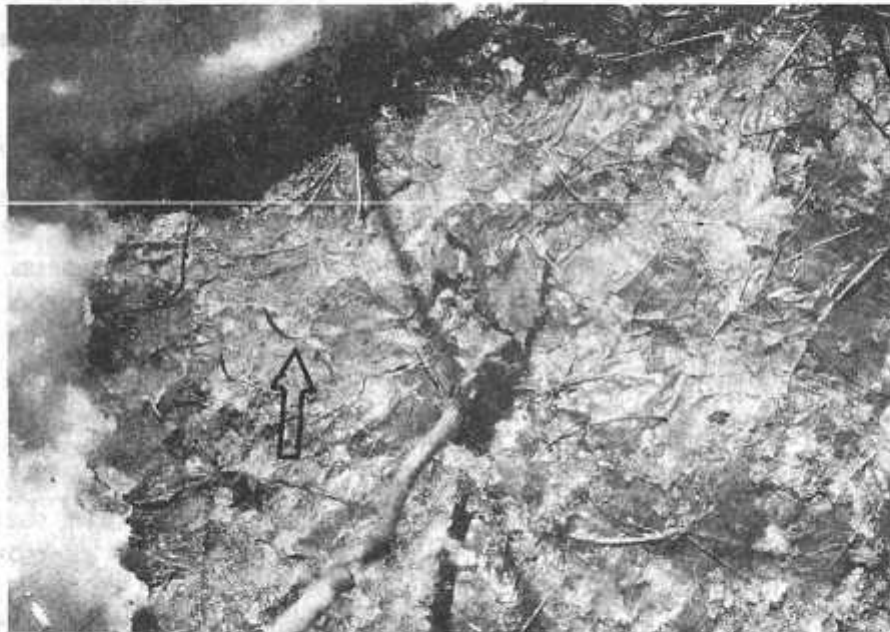


Figura 3.13 b)

Quitando la nieve del punto exacto que se muestra en (a), la parte superior de la última capa de hojas caídas no muestra semillas de ninguna especie. Las hojas están comprimidas en una superficie mojada, que a menudo está parcialmente helada. Las plantas efímeras primaverales han empujado a través de la superficie (flecha).



Figura 3.13 c)

Cuando se quita la capa superior de las hojas mostrada en (b), se observa la capacidad del arce azucarero para germinar bajo una cubierta de nieve en la primera parte de la primavera. La flecha señala la semilla germinada. En las áreas muestreadas en el Bosque Experimental, todas las semillas de arce azucarero se encontraban bajo una capa de hojas mientras que las semillas de abedul amarillo ocupaban la parte superior de la nieve como se ilustró en (a).

Las plantas de semillero de arce azucarero son altamente tolerantes a la sombra y pueden sobrevivir en el medio ambiente de un sotobosque mejor que las plantas de semillero de cualquier otra especie arbórea (Curtis, 1959). Por el contrario, el abedul amarillo no puede soportar sombras espesas. Sin embargo, en niveles de alta iluminación el abedul amarillo crece mucho más rápido que los arces azucareros. Así, cuando se presenta un hueco en la canopia, un abedul amarillo convenientemente ubicado es capaz de competir con los arces de crecimiento más lento para ocupar un lugar en el dosel superior iluminado. En forma similar, otras especies de fase vacía son capaces de colonizar rápidamente aberturas en la canopia, siempre y cuando puedan soportar los rigores del sotobosque (poca luz, alta competencia de las raíces, suavizamiento de las hojas y detritus leñosos, y el ataque realizado por los insectos, las enfermedades y los herbívoros) hasta que se produce un hueco. El arce azucarero tiene una ventaja superior para dominar tanto el sotobosque como el dosel superior en este tipo de bosques de las tierras altas debido a la producción efectiva de semillas, la dispersión, la germinación y el tipo de adaptaciones a los establecimientos.

**DESARROLLO POSTESTABLECIMIENTO.** Bajo condiciones favorables del medio ambiente las especies arbóreas exhiben un rápido crecimiento en la etapa juvenil. Este amplio período es seguido por una disminución de la pendiente de

la curva de crecimiento y una declinación en la edad adulta. Diferentes grados de crecimiento son típicos para cada especie. Generalmente está relacionado con la tolerancia a la sombra o a las condiciones del sotobosque de las distintas especies (Capítulo 14).

Por cuestiones de conveniencia los silvicultores reconocen una secuencia compuesta por clases de tamaño para el incremento del diámetro de los árboles: planta de semillero, árbol joven, tronco, bajo rendimiento de madera, gran rendimiento de madera.

La alta mortalidad del período de establecimiento, considerada en términos de la cantidad de tallos, decrece con el tiempo. El incremento en tamaño y densidad de los árboles (cantidad de tallos por unidad de área) decrece. Sin embargo la competencia no disminuye. Esta competencia en los distintos niveles del bosque en la comunidad forestal se considera en el Capítulo 14.

### Reproducción vegetativa

En muchos sitios, particularmente a continuación de las perturbaciones de diversos tipos, la reproducción vegetativa es más importante para la supervivencia de las poblaciones de las plantas leñosas que la reproducción sexual. Todas las angiospermas leñosas son capaces de reproducirse vegetativamente una vez que se han establecido; esta es una característica importante de adaptabilidad (Capítulo 2). Las coníferas tienden a reproducirse por medios vegetativos en menor proporción. Esta ventaja de las angiospermas es una de las razones importantes para la dominancia que tienen sobre las coníferas tanto en diversidad como en abundancia desde el Período Cretáceo.

La reproducción vegetativa capacita a las plantas a sobrevivir y restablecerse en un lugar después de un desorden y, a menudo, expandirse en proporción al lugar que ocupaban. El brote y enraizamiento de las ramas son los tipos primarios más comunes de reproducción vegetativa en las plantas leñosas. Los métodos específicos se describen brevemente a continuación:

- *Brote del cuello radical.* Nuevos brotes se desarrollan de las yemas adventicias, en estado latente, desde el cuello radical en la base de una planta establecida. Estos forman árboles o arbustos multi-tallos (robles, nogales, fresnos, nogal negro, abedules y especies de muchos otros géneros).
- *Brote del tubérculo leñoso.* Los nuevos brotes se presentan de una protuberancia enterrada del tallo denominada lignotubérculo; es característica de los eucaliptos.
- *Brote de la raíz.* Los nuevos brotes se forman a partir de yemas adventicias sobre las raíces (o rizomas) como en *Vaccinium*, *Symphoricarpos*, y muchos otros arbustos. El brote de las raíces de los árboles y arbustos que forman clones: álamo, haya, sasafrás, sumaque y liquidámbar entre otros.
- *Fragmentación.* Las ramas de los árboles de sauce que se desprenden por acción del viento a menudo generan raíces después de ser enterradas en el suelo de los bancos formados por la corriente.
- *Estolones.* Las ramas arqueadas de los arbustos como el *cornus americana*