

## **Influencia de la disponibilidad de agua y luz en el crecimiento y la morfología de plantines de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa***

Effect of light and water availability on seedling growth and morphology of *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* and *Bertholletia excelsa*

**Yáskara Hayashida-Oliver<sup>1</sup>, René G.A. Boot<sup>1,2,\*</sup> & Lourens Poorter<sup>1,2,3</sup>**

<sup>1</sup>Programa Manejo de Bosques de la Amazonía Boliviana (PROMAB)  
Casilla 107, Riberalta, Bolivia / Fax/Tel: 0852 3243  
Correo electrónico: promab@latinwide.com

<sup>2</sup>Department of Plant Ecology, Utrecht University,  
PO Box 80084, 3508 TB Utrecht, Países Bajos

<sup>3</sup>Department of Silviculture and Forest Ecology,  
PO Box 342, 6700 AH Wageningen, Países Bajos  
Fax: +31 3174 78078

Correo electrónico: lourens.poorter@btbo.bosb.wau.nl

\*Autor a quien se enviará correspondencia

### **Resumen**

Para evaluar el efecto de la disponibilidad de luz y agua en el crecimiento y la morfología de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*, se diseñó un experimento en el cual los plantines crecieron durante 120 días en dos condiciones de luz (3% y 25% de luz natural) y sin acceso a lluvias pero recibieron tres diferentes frecuencias de riego.

La luz tuvo un efecto marcado en el crecimiento y la morfología de las plantas, mientras el tratamiento de agua tuvo solamente un efecto limitado. Las plantas a 25% de luz tuvieron un crecimiento relativo en diámetro que fue 2-4 veces mayor en comparación con las plantas a 3% de luz. En el caso de uso de los plantines para el enriquecimiento de bosques es recomendable plantarlos en claros grandes.

Las plantas en luz alta tuvieron una más alta proporción de su biomasa en raíces para captar agua (*Swietenia*). Las plantas en la sombra tuvieron una más alta proporción de biomasa en sus hojas (*Swietenia*, *Bertholletia*), y un área foliar relativamente grande (*Swietenia*, *Cedrela*, y *Bertholletia*) para captar luz.

El agua tuvo un efecto solamente en el crecimiento de *Swietenia*: el crecimiento en diámetro de las plantas a 25% luz aumentó con la cantidad de agua. Por lo tanto, las tres especies heliófitas están bien adaptadas a la sequía (siendo *Swietenia* la especie más susceptible), y son aptas para plantarse en zonas con una estación seca marcada.

Palabras claves: análisis de crecimiento, bosque húmedo tropical, luz, sequía, regeneración en claros.

### Abstract

To evaluate the effect of light and water availability on growth and morphology of *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata*, and *Bertholletia excelsa*, an experiment was carried out in which seedlings were grown at two different light levels (3% and 25% irradiance) and exposed to three different frequencies of watering.

Light had a marked effect on plant growth and morphology whereas the water treatment had only a marginal effect. Plants growing in 25% irradiance had a relative growth rate in diameter which was 2-4 times higher compared to plants growing in 3 % irradiance. In the case of enrichment planting it is therefore recommended to plant these species in large gaps.

High-light plants had a larger proportion of their biomass in roots to capture water (*Swietenia*). Low-light plants had a larger proportion of their biomass in leaves (*Swietenia*, *Bertholletia*), and a relatively large leaf area (*Swietenia*, *Cedrela*, and *Bertholletia*) to intercept light.

Water only affected the growth of *Swietenia*; the diameter growth in 25% irradiance increased with the frequency of watering. The three light-demanding species are therefore well adapted to drought (*Swietenia* being the most sensitive species) and suitable to plant in regions with a marked dry season.

Key-words: drought, growth analysis, light, tropical moist forest, gap regeneration

### Introducción

Los bosques tropicales de la Amazonía boliviana están sujetos a dos estaciones climatológicas muy distintas entre sí: la época seca y la época lluviosa. La época seca tiene una duración de cinco meses, de mayo a septiembre, en que la precipitación es menor a 100 mm por mes. Debido a éstas estaciones, los árboles experimentan grandes cambios en la disponibilidad de agua durante el año. La sequía en la región ocasiona un crecimiento reducido y un aumento en la tasa de mortalidad de los plantines (Poorter 1998, ver Gerhardt 1993 para un bosque seco en Costa Rica). Así mismo, la disponibilidad de luz es un factor importante para los árboles. Las plantas que crecen en claros tienen un mejor crecimiento y supervivencia en comparación con las plantas que crecen en el sotobosque (Coomes & Grubb 1998, Poorter & Hayashida-Oliver 2000). Las condiciones ambientales, en términos de luz,

afectan también los requerimientos de agua de las plantas. Los plantines que crecen en bajas condiciones de luz en el sotobosque requieren una menor cantidad de agua para soportar la época seca, al contrario de los plantines que crecen en claros grandes, ya que estos últimos tienen una alta transpiración.

El grado de tolerancia a la sombra o la demanda de luz de las especies es una clave importante en el manejo de la regeneración natural de las especies arbóreas. Por lo tanto, los requerimientos de las especies en términos de disponibilidad de agua y luz deben ser tomados en cuenta en el desarrollo de programas de agroforestería o en planes de manejo forestales para el bosque. El norte de la Amazonía Boliviana cuenta con algunas especies arbóreas de gran importancia económica. Entre ellas están *Swietenia macrophylla* King y *Cedrela odorata* L., que son explotadas por su madera, y *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl., explotada por sus nueces. Las

tres especies han sido clasificadas como especies heliófitas, que requieren mucha luz para su regeneración (Gullison & Hubbell 1992, Lamprecht 1990, Myers et al. 2000). Por lo tanto, uno puede suponer que estas especies también están adaptadas a la sequía, ya que solo se regeneran en hábitats con mucha radiación.

El objetivo de este estudio fue determinar el efecto de la disponibilidad de agua y luz en el crecimiento y la morfología de plantines de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*.

### Métodos

El estudio se llevó al cabo en el vivero de la Universidad Técnica del Beni, en Riberalta (11°S, 66°W), Bolivia. En el experimento se incluyeron tres especies: *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*. A partir de este momento, se usará solamente el género para referirse a las especies. Se diseñó un experimento en el cual los plantines de las tres especies crecieron durante 120 días en dos condiciones de luz natural (3% y 25% de luz) y sin acceso a lluvias pero recibiendo tres diferentes frecuencias de riego: baja, cada quince días 500 mm de agua, que equivalen a 28 mm de precipitación (por riego) sobre la superficie de bolsas de polietileno donde crecieron las plantas; intermedia, cada 6 días 500 ml; alta, cada 3 días 500 ml). Las condiciones de luz fueron típicas para las intensidades que se encuentran en el sotobosque (3%), y en un claro grande (25%) en Costa Rica (Chazdon & Fetcher 1984). Las frecuencias de riego fueron típicas para la cantidad de agua que las plantas reciben en la época seca (cada 15 días), la transición entre la época seca y la época de lluvia (cada 6 días), y la época de lluvia (cada 3 días).

Los plantines usados en el experimento, fueron germinados de semillas en condiciones

de semi-sombra (50% de luz natural) en el caso de *Swietenia* y *Bertholletia* o coleccionados en el bosque en el caso de *Cedrela*. Los plantines fueron transportados a bolsas de polietileno con un diámetro de 15 cm y una altura de 45 cm, con una mezcla de 1/3 parte de tierra del bosque y 2/3 parte de arena. Los plantines fueron distribuidos en dos distintas condiciones de radiación solar (3 y 25% de la sumatoria de la radiación solar diurna) con 18 plantas por especie, por condición. Estas condiciones fueron creadas usando platabandas con sombramiento de malla milimétrica verde y un techo de hule transparente para asegurar así, que la precipitación natural no interfiera con el tratamiento de agua.

Las plantas crecieron por ocho semanas en las platabandas con sombramiento antes de comenzar el experimento, asegurando así que fueran bien aclimatadas a las nuevas condiciones de luz. Después se midió la altura de los plantines, la cual era de 45 cm, 31 cm y 42 cm respectivamente, para *Swietenia*, *Cedrela* y *Bertholletia* respectivamente. Luego, las plantas fueron sometidas a tres diferentes frecuencias de riego (seis plantas por tratamiento de luz, por especies y por frecuencia de riego). A los 120 días se hizo una cosecha final. En la cosecha se midió la altura de las plantas y el área foliar con un medidor de área foliar (CI-202, CID Inc. E.E.U.U.). Enseguida, se separaron las plantas en raíz, tallo, peciolo, y hojas. Las diferentes partes fueron secadas en un horno por dos días a 70°C y luego fueron pesadas.

Con los datos obtenidos, se hizo un análisis de crecimiento (Hunt 1978). El Crecimiento Relativo en Altura (CRA, en  $\text{cm cm}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) se calculó como  $\text{CRA} = [\ln(A_f) - \ln(A_i)] / t$  donde  $A_f$  y  $A_i$  son las alturas en la medición final e inicial, respectivamente, y  $t$  el tiempo entre las mediciones en número de días. El Crecimiento Relativo en Diámetro (CRD, en  $\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) se calculó de una manera similar. El crecimiento

de una planta es, entre otros, determinado por el Área Foliar Relativa (AFR, el área foliar por unidad de peso seco de la planta, en  $m^2 kg^{-1}$ ). El Área Foliar Relativa puede ser dividida en dos componentes: el Área Foliar Específica (AFE, el área foliar por gramo de peso seco de

las hojas, en  $m^2 kg^{-1}$ ), y la Proporción de Peso en Hojas (PPH, la proporción que tienen las hojas en el peso seco total de la planta, en  $g g^{-1}$ ). Aparte de los parámetros morfológicos mencionados, se calculó también la Proporción de Peso en Raíces (PPR, en  $g g^{-1}$ ). En la Tabla

**Tabla 1. Lista de abreviaciones utilizadas en el texto**

	Parámetro	Descripción	Unidad
CRD	Crecimiento Relativo en Diámetro	Tasa de crecimiento en diámetro	Mm/mm.d
CRA	Crecimiento Relativo en Altura	Tasa de crecimiento en altura estandarizada por la altura inicial	cm/cm.d
PPR	Proporción de Peso en Raíces	Cociente de peso en raíces y peso total	g/g
PPH	Proporción de Peso en Hojas	Cociente de peso en hojas y peso total	g/g
AFE	Área Foliar Específica	Cociente de área foliar y peso de hojas	$m^2/kg$
AFR	Área Foliar Relativa	Cociente de área foliar y peso total	$m^2/kg$

**Tabla 2: Resumen del Análisis de Varianza por especie. CRD=crecimiento relativo en diámetro, CRA= crecimiento relativo en altura, PPR= proporción de peso en raíces, PPH = proporción de peso en hojas, AFE = área foliar específica, AFR= área foliar relativa.**

Variable	<i>Swietenia</i>			<i>Cedrela</i>			<i>Bertholletia</i>		
	Luz	Agua	Luz * Agua	Luz	Agua	Luz * Agua	Luz	Agua	Luz * Agua
CRD	**	**	*	***	ns	ns	***	ns	ns
CRA	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns
PPR	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
PPH	***	***	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
AFE	***	ns	ns	***	ns	ns	ns	*	ns
AFR	***	ns	ns	*	ns	ns	*	*	ns

ns=no-significativo, \* =  $P < 0,05$ ; \*\*= $P < 0,01$ ; \*\*\*= $P < 0,001$ .

1 resumimos los diferentes parámetros del análisis.

Para cada especie, los datos fueron analizados con un análisis de varianza de dos vías, con agua y luz como factores principales. Todos los análisis estadísticos fueron hechos con SPSS 6.0 (Norusis 1993)

### Resultados

Las plantas bajo 25% de luz tuvieron un mejor crecimiento relativo en diámetro en comparación con las plantas a 3% de luz (ANOVA,  $P_{\text{luz}} < 0,01$ , Tabla 2, Fig. 1 A). El efecto de luz en el crecimiento relativo en altura fue solamente significativo en *Cedrela*, pero no en *Swietenia* ni en *Bertholletia* (Tabla 2). El agua tuvo solamente un efecto en CRD de *Swietenia*; el CRD de las plantas aumentó con la cantidad de agua. Este efecto fue más marcado en las plantas que crecieron en condiciones de amplia luz (ANOVA,  $P_{\text{luz*agua}} < 0,05$ , Tabla 2, Fig. 1 A).

La inversión que realizan las plantas en sus diferentes partes refleja las condiciones medio-ambientales. *Swietenia* fue la única especie que tuvo una mayor proporción de su biomasa en raíces (PPR) a 25% de luz en comparación con 3% de luz (Fig. 1 B, Tabla 2). En cambio el agua no tuvo ningún efecto en la PPR. *Swietenia* y *Bertholletia* tuvieron una mayor proporción de su biomasa en hojas (PPH) a 3% de luz que a 25% de luz (Fig. 1 C, Tabla 2). Además, las plantas de *Swietenia* tuvieron una PPH reducida en condiciones con baja disponibilidad de agua.

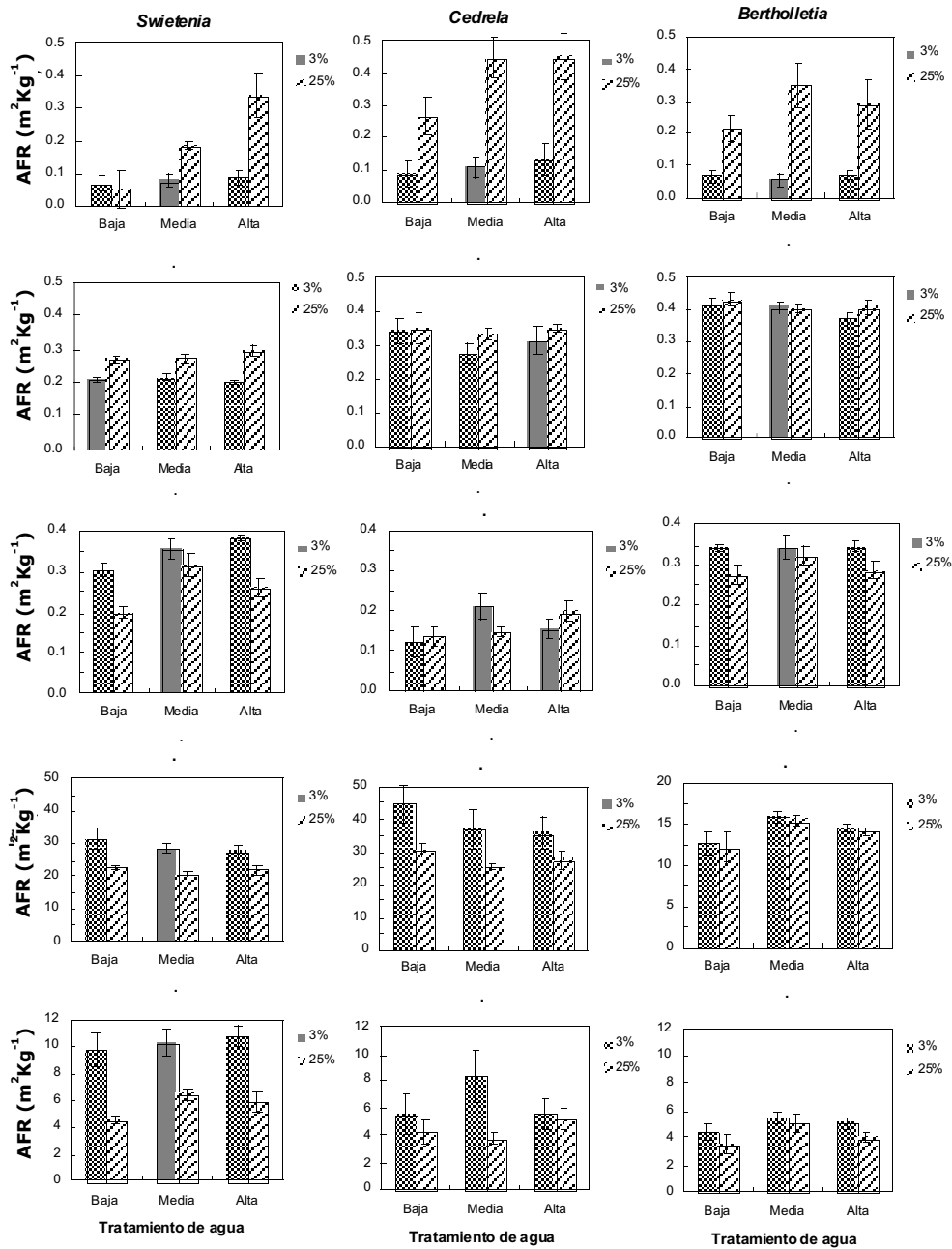
*Swietenia* y *Cedrela* tuvieron un Área Foliar Específica (AFE) elevada a 3% de luz (Fig. 1 D). Todas las especies tuvieron una Área Foliar Relativa (AFR) elevada a 3% de luz (Fig. 1 E), debido a una alta PPH, AFE, o una combinación de las dos (Tabla 2). Para *Bertholletia* el AFE, y por lo tanto también el AFR, aumentó con la disponibilidad de agua (Fig. 1 D,E).

### Discusión

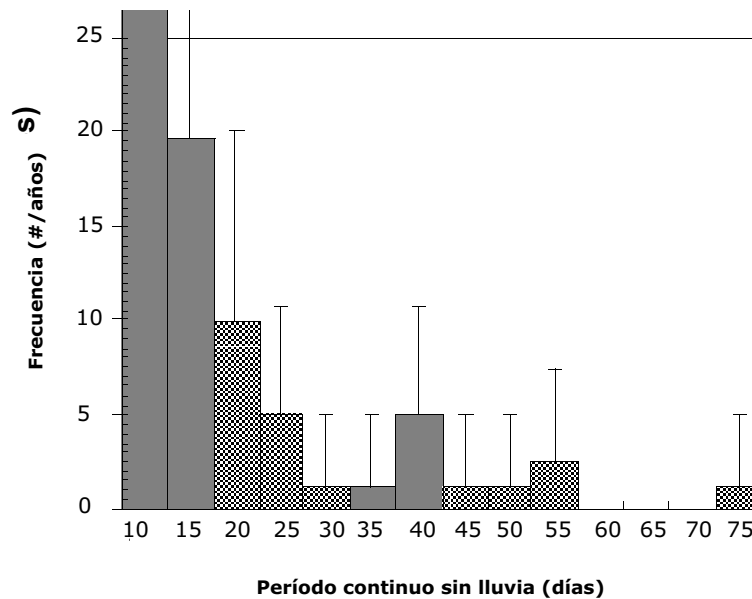
#### Crecimiento

Los plantines de las tres especies a 25% de luz tuvieron un crecimiento en diámetro de dos a cuatro veces mayor en comparación con plantines a 3% de luz (Fig. 1 A). En otros estudios realizados con las mismas especies también se encontró que el crecimiento era mejor en condiciones de 25-50% de luz (Poorter 1999, Zuidema et al. 1999, Peña-Claros et al., en prensa). Estos resultados indican que estas especies tienen un mejor crecimiento en claros que en el sotobosque. En el caso de uso de los plantines para el enriquecimiento de bosques es recomendable plantarlos en claros grandes o en áreas abiertas (cf. Kainer et al. 1998).

El agua tuvo solamente un efecto en el crecimiento de *Swietenia*, y especialmente en niveles de luz más altos, donde la transpiración es más alta. Por lo tanto, de las tres especies evaluadas, *Swietenia* es la especie más susceptible a la sequía. En otros experimentos realizados en condiciones controladas con árboles tropicales se encontró que los plantines mostraron una respuesta limitada (una especie) o ninguna respuesta (siete especies) en su crecimiento en biomasa o altura cuando son sometidos a diferentes frecuencias de riego (Okali & Doodoo 1973, Burslem 1996, Burslem et al. 1996). Solamente después de una sequía prolongada se encuentran respuestas marcadas en el crecimiento y la supervivencia de plantines (Fort et al. 1997, Veenendaal & Swaine 1998). Las sequías prolongadas son bastante comunes en el norte de la Amazonía Boliviana. En el periodo 1990-1998, sequías con una duración de más de 20 días ocurrieron con una frecuencia de 17 veces en diez años (Fig. 2). Un ejemplo de una sequía prolongada fue el año del Niño de 1998. Durante este año, plantines de *Bertholletia* que crecían en el sotobosque, tuvieron un crecimiento reducido, y una



**Fig.1:** Crecimiento y morfología de *Swietenia*, *Cedrela*, y *Bertholletia* en diferentes condiciones de luz (gris oscuro: 3% luz, gris claro: 25% luz) y agua (baja, media, alta). Los variables son, respectivamente, crecimiento relativo en diámetro (CRD), proporción de peso en raíces (PPR), proporción de peso en hojas (PPH), área foliar específica (AFE) y área foliar relativa (AFR). Las barras indican un error típico. Nótese que el eje para el AFE de *Bertholletia* tiene una escala diferente que las otras especies.



**Fig. 2. Distribución de frecuencia de periodos con sequía en Riberalta (1990-1998). Se muestra el promedio y la desviación típica. Los números se refieren al límite superior de la clase. Periodos con una sequía de 5-10 días ocurren con una frecuencia de 63 veces en 10 años la barra está fuera del eje). Fuente: AASANA Riberalta**

mortalidad elevada, en comparación con años con una precipitación regular (Zuidema 2000).

#### Morfología

Las plantas no solamente responden en su crecimiento, sino también en su morfología, a las diferentes condiciones de luz o agua. El comportamiento de las plantas y la inversión que realizan en sus diferentes partes refleja las condiciones medio ambientales. Normalmente, la planta va a invertir más biomasa en el órgano de la planta que sea responsable de captar el recurso que está limitando su crecimiento (Poorter & Nagel 2000).

En condiciones con alta radiación y escasez de agua, uno espera que las plantas inviertan más biomasa en sus raíces, para captar agua y compensar de esta manera su alta

transpiración. Sin embargo, *Swietenia* fue la única especie que invirtió una mayor proporción de su biomasa en raíces en alta luz, mientras que agua no tuvo ningún efecto en la PPR. Aunque en general se encuentra que la disponibilidad de agua tiene un efecto en la PPR (p.e. Kolb et al. 1990, Burslem et al. 1996, Poorter & Nagel 2000), hay también excepciones (Wang et al. 1998).

En condiciones de poca luz, uno puede esperar que las plantas inviertan más biomasa en sus hojas para captar una mayor cantidad de luz (cf. Osunkoya et al. 1994, Poorter 1999, Zuidema et al. 1999). En este estudio, dos especies: (*Swietenia* y *Bertholletia*) tuvieron una PPH más alta a 3% de luz como se esperaba. Asimismo, para las plantas que crecen en condiciones con una escasez de agua sería mejor tener una PPH reducida para disminuir la

perdida del agua por transpiración. *Swietenia* fue la única especie que mostró esta respuesta; las plantas que recibieron poca agua tuvieron una PPH baja (cf. Burslem et al. 1996).

Aparte de la inversión de biomasa en hojas, la morfología de las hojas es un factor importante en la intercepción de luz. Dos especies: (*Swietenia* y *Cedrela*) tuvieron un Área Foliar Específica elevada en la sombra, captando así con la misma biomasa foliar una mayor cantidad de luz. *Bertholletia* tuvo una AFE baja en el tratamiento con poca agua (cf. Burslem et al. 1996). Una reducción en el AFE resulta en una tasa de fotosíntesis más elevada por unidad de área, y por lo tanto, en un uso de agua más eficiente en condiciones de sequía (Van den Boogaard et al. 1995).

Como en el caso de PPH, sería mejor para las plantas que crecen en bajas condiciones de luz, tener un Área Foliar Relativa alta, para captar una mayor cantidad de luz. Todas las especies tuvieron una AFR elevada a 3% de luz. En condiciones secas, sería mejor tener menos AFR para reducir la transpiración, como en el caso de *Bertholletia*.

El efecto de la luz versus el efecto del agua

El tratamiento con luz tuvo un efecto marcado en el crecimiento y la morfología de las plantas, mientras que el tratamiento con agua tuvo solamente un efecto limitado. En otros estudios también se encontró que la luz tuvo un efecto más marcado que el agua en la distribución de biomasa sobre los diferentes órganos de las plantas (Poorter & Nagel 2000). Esto no quiere decir que el balance hídrico de la planta no es un factor importante para el comportamiento de la planta. Una alta radiación implica una alta transpiración de las plantas, y por lo tanto, las plantas a 25% de luz respondieron con un AFR, AFE, y PPH reducido salvo en *Cedrela* y *Bertholletia* y un PPR aumentado en *Swietenia*.

El efecto limitado del agua encontrado en este estudio puede tener varias causas: 1) La

diferencia entre los diferentes tratamientos de agua posiblemente no fue lo suficientemente grande como para afectar el comportamiento de las plantas; la cantidad de agua y la frecuencia de riego fue suficiente para que las plantas pudieran crecer sin cambiar su morfología, 2) el agua puede haber tenido un mayor efecto en la fisiología de las plantas, pero no tanto en su morfología. Por ejemplo, por medio del cierre de los estomas las plantas pueden controlar su transpiración (Fort et al. 1997), su necesidad de reducir su área foliar o aumentar su sistema radicular. Asimismo, por medio de un bajo potencial hídrico, la planta puede absorber agua de un suelo seco (Veenendaal et al. 1996). 3) Alternativamente, las tres especies heliófitas estudiadas pueden estar bien adaptadas a la sequía, la cual es típica para hábitat con amplia radiación y poca vegetación, que es donde se encuentra la regeneración de estas especies.

### Agradecimientos

Queremos agradecer a la Universidad Técnica del Beni, Riberalta, por el uso del vivero, y al personal del Programa Manejo de Bosques de la Amazonía Boliviana (PROMAB) por el apoyo brindado durante este estudio. Especialmente queremos mencionar la ayuda indispensable de Miguel Cuadiay en el vivero. Agradecemos a Marielos Peña-Claros por sus comentarios en una versión borrador de este manuscrito. Este estudio pudo ser realizado gracias al apoyo financiero de La Embajada Real de los Países Bajos (proyecto No. BO 009701).

### Referencias

Burslem, D.R.F.P. 1996. Differential responses to nutrients, shade and drought among tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. P. 211-244 en M.D. Swaine (ed). The ecology of tropical forest tree



- seedlings. Man and the Biosphere Series 18. UNESCO, Paris.
- Burslem, D.F.R.P., P.J. Grubb & I.M. Turner. 1996. Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. *Biotropica* 28:636-648.
- Chazdon, R.L. & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Coomes D.A. & P.J. Grubb. 1998. A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* 12: 426-435
- Fort, C., M.L. Fauveau, F. Muller, P. Label, A. Granier & E. Dreyer. 1997. Stomatal conductance, growth and root signalling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physiology* 17: 281-289.
- Gerhardt, K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forests in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4: 95-102.
- Gullison, R.E. & S.P. Hubbell. 1992. Regeneración natural de la mara (*Swietenia macrophylla*) en el Bosque Chimanes, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 19: 43-56.
- Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. Edward Arnold, London.
- Kainer, K.A., M.L. Duryea, N. Costa de Macêdo & K. Williams. 1998. Brazil nut seedling establishment and autoecology in extractive reserves of Acre, Brazil. *Ecological Applications* 8: 397-410.
- Kolb, T.E., K.C. Steiner, L.H. McCormick & T.W. Bowersocks. 1990. Growth responses of northern red-oak and yellow-poplar seedlings to light, soil moisture and nutrients in relation to ecological strategy. *Forest Ecology and Management* 38: 65-78.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. GTZ, Eschborn. 335 p.
- Myers, G.P., A.C. Newton & O. Melgarejo. 2000. The influence of canopy gap size on natural regeneration of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 127: 119-128.
- Norusis, J.M. 1993. SPSS for windows: Advanced statistics, Release 6.0. SPSS Inc., Chicago.
- Okali, D.U.U. & G. Dodoo. 1973. Seedling growth and transpiration of two west african mahogany species in relation to water stress and rooting medium. *Journal of Ecology* 61:421-438.
- Osunkoya, O.O., J.E. Ash, M.S. Hopkins & A.W. Graham. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade tolerance of rain forest tree species in Northern Queensland. *Journal of Ecology* 82: 149-163.
- Peña-Claros, M., R.G.A. Boot & G. Dorado-Lora. 2001. Enrichment planting of *Bertholletia excelsa* in secondary forest in the Bolivian Amazon; effect of line width on survival, growth, and architecture. *Journal of Forest Ecology and Management*: en prensa.
- 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, L. 1999. Growth responses of fifteen rain forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological

- and physiological traits. *Functional Ecology* 13:396-410.
- Poorter, H. & O. Nagel. 2000. The role of For. Ecol. & Management biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607.
- Poorter, L. & Y. Hayashida-Oliver. 2000. Effects of seasonal drought on gap and understory seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: en prensa.
- Van den Boogaard, R., S. Kostadinova, E.J. Veneklaas & H. Lambers. 1995. Association of water use efficiency and nitrogen use efficiency with photosynthetic characteristics of two wheat cultivars. *Journal of experimental Botany* 46: 1429-1438.
- Veenendaal, E.M. & M.D. Swaine. 1998. Limits to tree species distributions in lowland tropical rainforest. P. 163-191 en D.M. Newbery, H.H.T. Prins & N. Brown (eds.). *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell Science, Oxford.
- Veenendaal, E.M., M.D. Swaine, V.K. Agyeman, D. Blay, I.K. Abebrese & C.E. Mullins. 1996. Differences in plant and soil-water relations in and around a forest gap in West-Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology* 84:83-90.
- Wang, J.R., C.D.B. Hawkins & T. Letchford. 1998. Relative growth rate and biomass allocation of paper birch (*Betula papyrifera*) populations under different soil moisture and nutrient regimes. *Canadian Journal of Forestry Research* 28: 44-55.
- Zuidema, P.A. 2000. Demography and exploitation of tree species used for non-timber forest products in the Bolivian Amazon. PhD thesis, Utrecht University, PROMAB Series 2. PROMAB, Riberalta.
- Zuidema, P.A., W. Dijkman & J. van Rijnsoort. 1999. Crecimiento de plantines de *Bertholletia excelsa* H.B.K. en función de su tamaño y la disponibilidad de luz. *Ecología en Bolivia* 33:23-35

Artículo recibido en: Septiembre de 2000.

Manejado por: Alejandra Roldán

Aceptado en: Enero, 2001