

Nueces de Masica (*Brosimum alicastrum*) como alimento humano – el potencial de producción de un bosque tropical húmedo en Honduras

Christine Woda* y Marcio Martinez**

*GIZ/GFA – PRORENA (Programa de Fomento al Manejo Sostenible de Recursos Naturales y Desarrollo Económico Local). Col. Palmira, Ave. Rep. de Panamá, Casa #2043, Tegucigalpa, Honduras. cwoda@web.de

** ICF, Regional Biosfera Rio Plátano, Oficina local de Marañones, Olancho.

Resumen

Recientemente se ha re-descubierto el uso de las semillas del árbol llamado Masica (*Brosimum alicastrum*) como alimento para el ser humano, que fue uno de los alimentos principales en la dieta de la cultura Maya. En el área de estudio, un bosque húmedo tropical de 45 ha en el este de Honduras, la abundancia de árboles productivos (hembras con un DAP > 30 cm) alcanza 3.1 N/ha. La producción cosechable de semillas recolectadas del suelo varía drásticamente cada año entre 22 y 146 lbs por árbol (peso seco). La variación en la producción anual de semillas puede ser una estrategia de sobrevivencia del árbol, ya que las semillas son muy demandadas y consumidas por la fauna silvestre. En años de baja producción, la población de los depredadores de las semillas podría reducirse por falta de oferta de alimentos. Con eso aumentarían en un año siguiente de alta producción las oportunidades de sobrevivencia de las semillas. El estudio documenta la existencia de diez mamíferos de mayor tamaño registrados con cámaras trampas en el bosque de estudio, entre ellos la guatauza (*Dasyprocta punctata*) como consumidor de semillas más importante. La tasa de depredación de las semillas varía entre 30 a 100 % según año de alta o baja producción. Un análisis de los beneficios ambientales y económicos de la producción de semillas de *B. alicastrum* en comparación con el sistema tradicional de producción de alimentos en el área de estudio - frijoles y maíz en suelos de vocación forestal - demuestra su alto potencial como alternativa para la producción de alimentos bajo estas condiciones en un sistema que permite la conservación de los bosques nativos.

Introducción: Retorno al bosque en la producción de alimentos

Los efectos del cambio climático hacen evidente la necesidad de conservar los bosques para que cumplan con sus funciones regulatorias. Sin embargo, la agricultura migratoria que conlleva la destrucción de los bosques sigue siendo el sistema de producción principal de alimentos en los países tropicales. Los productores sufren al mismo tiempo pérdidas de sus cultivos por los efectos del cambio climático y corren el riesgo de no poder alimentar a sus familias. Para salir

de esta mala práctica, mujeres en Centroamérica han tomado la iniciativa de rescatar la practica ancestral de los Mayas de consumir las nueces del árbol Masica (*Brosimum alicastrum*, Swartz), *Moraceae*, también conocido bajo los nombres Ojoche, Ojushte, Ramon o Nuez Maya (Peters, 1983). Las semillas son recolectadas del suelo en bosques nativos. Luego se las despulpa y se consume cocidas (sabor similar a papas), o secadas y tostadas con un sabor achocolato en productos de pastelería, salsas o bebidas. Las semillas poseen de un valor nutricional de 345 kcal/100 g, son libre de grasas, pero rico en fibras dietéticas (9 g/100 g), carbohidratos (maltosa), potasio (1100 mg/100 g), calcio (140 mg/100 g), y en el aminoácido esencial triptófano (1.1 g/100 g) (Silliker, 2007), que es escaso en la típica dieta tropical y requerido por el organismo humano para producir melatonina y serotonina.

No obstante de las bondades ambientales de combinar la producción de un alimento con la conservación de los bosques, se debe considerar que *B. alicastrum* es un árbol de un crecimiento lento. Los bosques nativos muy diversos y contrastan con monocultivos anuales e intensivos, lo que deja cuestionar la rentabilidad. Otro aspecto a considerar es la importancia de las semillas de *B. alicastrum* para la fauna silvestre de los bosques neo-tropicales, donde el árbol es reconocido como una especie clave por formar la base de la pirámide alimenticia (Sanchez-Cordero, 1998; Estrada et al., 2001; Cortez & Pérez, 2010). Ello destaca la importancia de su conservación, pero también hace necesario de conocer mejor los impactos de la recolección de las semillas sobre la fauna silvestre.

Metodología y sitio de estudio

El área de estudio es un bosque tropical húmedo en el noreste de Honduras, Municipio de Iriona, Depto. de Colón. El bosque está ubicado cerca de la comunidad de El Guayabo en la zona de amortiguamiento del área protegida por la UNESCO “Reserva del Hombre y Biosfera del Rio Plátano”. El bosque es de tenencia nacional, pero bajo un contrato de manejo forestal por la Cooperativa COMGABIL, que se dedica a la recolección y el procesamiento de las semillas de Nuez Maya. El levantamiento de los datos fue realizado con las mujeres productoras y técnicos del Instituto de Conservación Forestal, Áreas Protegidas y Vida Silvestre (ICF). En los años de 2011 y 2012 se realizaron:

- ✓ un Inventario forestal de árboles de *B. alicastrum* en un área de 45 ha. Se realizaron transectos de 20 m de ancho con largos variables, con una distancia de 70 m una a la otra, cubriendo así un área de 10 ha (23 % del área total). Parámetros levantados: georeferenciación de *B. alicastrum* con una altura > 1.3 m, su diámetro a la altura de pecho (cm) y su sexo;
- ✓ registros de los volúmenes de semillas de *B. alicastrum* por árbol recolectadas del suelo en las cosechas de los años 2011, 2012 y 2013;
- ✓ instalación de siete cámaras trampa cerca de árboles de *B. alicastrum* para documentar la vida silvestre existente durante un total de 177 noches;
- ✓ experimentos para estimar el consumo de semillas de *B. alicastrum* en el suelo por la fauna silvestre. Se colocaron un total de 390 semillas con pulpa

en el suelo durante los meses de cosecha entre junio a julio del 2012 en 13 sitios (30 semillas por sitio), y en el 2013 se preparó un sitio de repetición.

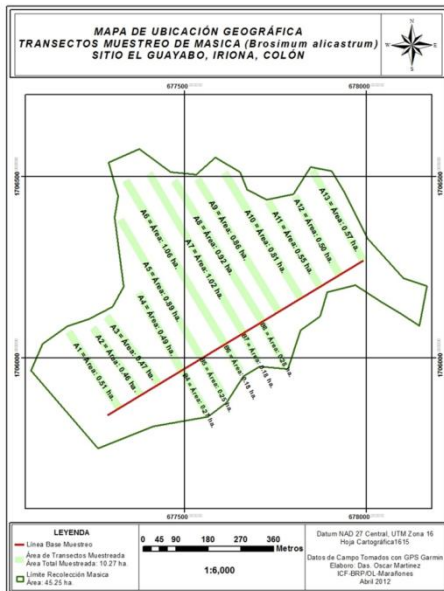


Fig. 1: Diseño del inventario forestal.

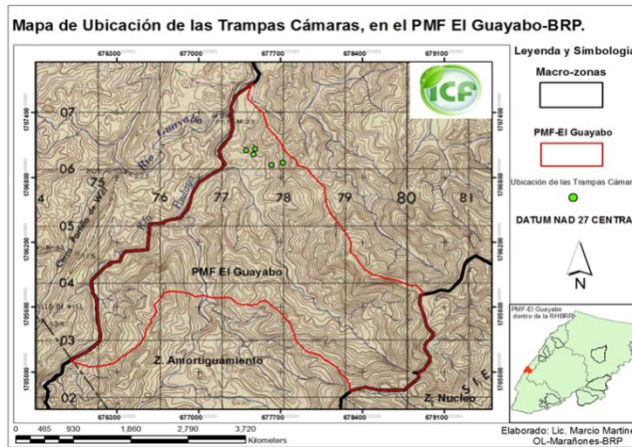


Fig. 2: Ubicación de las cámaras trampa instaladas.

Resultados

a) Productividad de semillas por árbol y del bosque

La producción de semillas por *B. alicastrum* varía cada año. En el área de estudio, el año del 2011 fue de alta producción (157 lbs semillas secas por árbol recolectadas aptas para el consumo humano), seguido por el año 2012 de bajo producción (22 lbs/árbol) y nuevamente de un año de alta producción (135 lbs/árbol). No se observa una relación entre el diámetro del árbol y el volumen de producción (Fig. 3).

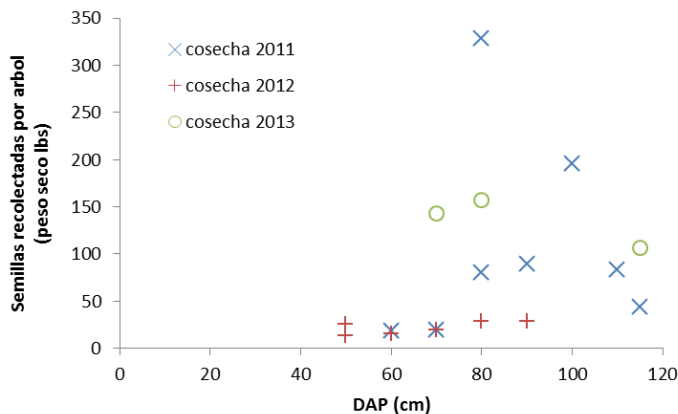


Fig. 3: Volúmenes de producción de semillas de *B. alicastrum* por árbol aptos para el consumo humano (indicación del diámetro del árbol productor), recolectadas del suelo en los años 2011, 2012 y 2013.

En el bosque de estudio, *B. alicastrum* alcanza una abundancia de 6.4 árboles/ha con un diámetro de pecho (DAP) >10 cm. No obstante, la especie es dioica, y solo los individuos hembras producen semillas. La relación encontrada entre arboles machos y hembras en el área de estudio es de 1:6 (86 % hembras). De los arboles hembras, se puede considerar los individuos con un DAP > 30 cm como productivos, que resulta en una abundancia de árboles productivos en semillas de 3.1 N/ha (Fig. 4). Mismo que la abundancia absoluta de *B. alicastrum* en el bosque de estudio es baja, es una de la seis especies más frecuentes del bosque, en el cual fueron identificados 71 especies arbóreas en total.

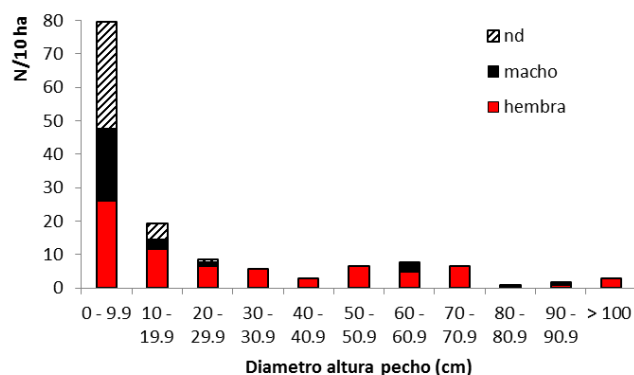


Fig. 4: Distribución de las clases diamétricas de *B. alicastrum* y su sexo en el bosque de estudio. Nd: no determinado.

La abundancia de 3.1 árboles productivos/ha equivale a 140 árboles productivos en el área total del bosque de 45 ha. Considerando la variación anual, resulta en una producción de semillas cosechables y aptos para el consumo humano entre 31 a 204 qq por año (peso seco) en esta área (Tab. 1). A esto se suma aproximadamente un 50 % más de semillas que no reúnen las características de calidad requeridas, y que no se recolectan sino que son dejados en el bosque.

Tab. 1: Volumen de producción de semillas de *B. alicastrum* (peso seco) apto para el consumo humano y recolectado del suelo del bosque nativo en el área de estudio.

	Año de alta producción (promedio de 2011 y 2013)	Año de baja producción (2012)
Producción promedia por arbol de semillas	146 lbs	22 lbs
Producción del bosque de estudio por hectarea (3.1 arboles/ha)	453 lbs	68 lbs
Producción del bosque de estudio total bajo manejo (45 ha, con 140 arboles productivos)	204 qq	31 qq

b) Importancia para la fauna silvestre

Las cámaras trampas registraron diez especies de mamíferos en el bosque de estudio. De estas, siete son probablemente consumidores de las semillas, pulpa y

hojas de *B. alicastrum*, y tres sus depredadores (Tab. 2). Las tomas más frecuentes son de *Dasyprocta punctata*, que se puede considerar como el consumidor principal de las semillas en el área de estudio. Las productoras confirman además el consumo de semillas en las copas de los árboles por murciélagos, monos y aves (loras, guaras y oropendulas).

Tab. 2: Especies registrados por las cámaras trampa entre marzo y septiembre 2012.

Especie	Cantidad de tomas (año 2012)			Total	Partes consumidas de <i>B. alicastrum</i>
	Periodo de cosecha pre-cosecha*	principal**	pos-cosecha***		
Herbívoros					
<i>Dasyprocta punctata</i> (Guatuza)	26	15	43	84	semillas
<i>Caniculus paca</i> (Tepezcuintle)	2	0	0	2	semillas
<i>Odocoileus virginianus</i> (Venado cola blanca)	0	0	1	1	semillas y hojas
Frutívoros y consumidores de insectos					
<i>Nasua narica</i> (Pizote)	0	1	0	1	pulpa
<i>Dasybus novemcinctus</i> (Cusuco)	2	0	1	3	pulpa
Omnívoros					
<i>Didelphis marsupialis</i> (Guazalo)	2	0	0	2	pulpa, semillas?
<i>Tayassu tajacu</i> (Quequeo)	0	2	0	2	semillas
Carnívoros					
<i>Eira barbara</i> (Cadejo)	0	1	0	1	depredador
<i>Leopardus pardalis</i> (Ocelote)	8	0	1	9	depredador
<i>Puma concolor</i> (Puma)	0	1	0	1	depredador
Total	40	20	46	106	

*del 27/03 al 16/05, **del 17/05 al 13/07, ***del 13/07 al 23/09.

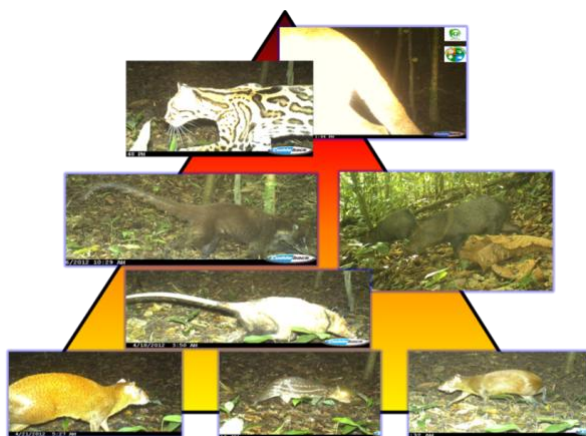


Fig. 5: Ejemplos de las fotografías tomadas con las cámaras trampa.

El experimento del consumo de las semillas demuestra una alta demanda por la vida silvestre. En el año de baja producción, diez días después de la colocación de 390 semillas con pulpa en un total de 13 sitios, más de un 75 % de las semillas han desaparecido. Un 5 % de las semillas restantes demostraron mordidas y daños ocasionados por animales (Fig. 6). 25 días después del inicio del experimento, se encontraron solo un 10 % de las semillas, y dentro de dos meses, todas las semillas han desaparecidos, probablemente producto del consumo silvestre. En la interpretación de este resultado se debe considerar que el experimento fue realizado en un año de baja producción de semillas, en el cual la presión de consumo por los animales se puede asumir como mayor. Así, en el año siguiente de alta producción, la presión hacia las semillas fue menor (Fig. 7). Después de más de dos meses se encontraron todavía un 70% de las semillas colocadas. Lastimosamente, los datos del 2013 representan solo un sitio, y no son completamente comparativos con los del año anterior.

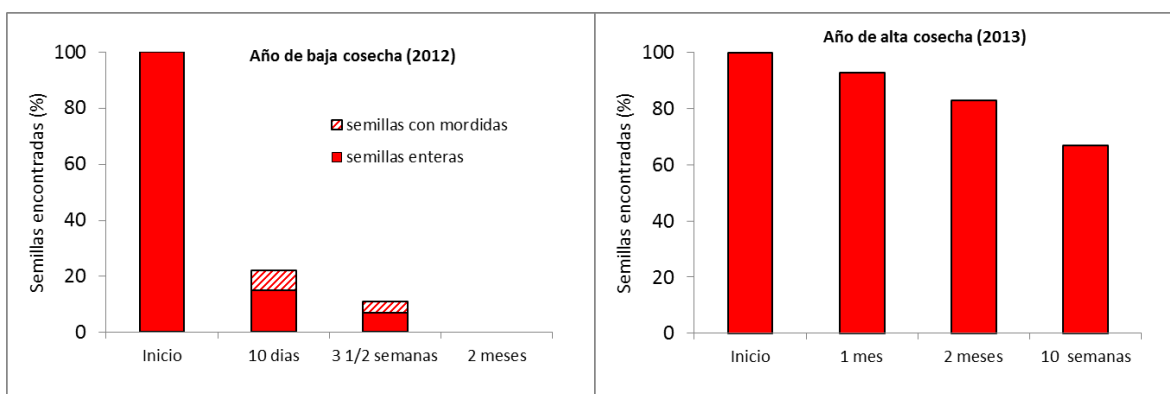


Fig. 6 y 7: Consumo de semillas con pulpa de *B. alicastrum* por animales silvestres en un año de baja y de alta cosecha. Se colocaron en varios sitios del bosque 30 semillas por lugar durante el periodo de cosecha principal y luego se regresó en distintos lapsos para cuantificar la cantidad de semillas restantes. Año 2012: 13 sitios, año 2013: 1 sitio.

c) Producción de Nuez Maya en un bosque versus un sistema tradicional

bajo las condiciones presentes en el área de estudio, el costo de oportunidad de uso del suelo de la producción de semillas de *B. alicastrum* en el bosque nativo es la producción de frijoles y maíz en laderas de fuerte inclinación en áreas recién descombradas. Sin el uso de fertilizantes, la producción anual es de 16 qq/ha de frijoles y de 35 qq/ha de maíz. No obstante, la fertilidad del suelo se disminuye rápidamente bajo el uso agrícola, y se puede cultivar frijoles solo durante dos, y el maíz durante tres años seguidos. Luego, se deja la tierra en barbecho para cinco años. Por lo tanto, se debe proyectar la producción a un periodo de 10 años, que equivale a un total de 32 qq de frijoles y 105 qq de maíz (igual a 3.2 qq/año de frijoles y 10.5 qq/año de maíz). La producción de semillas de *B. alicastrum* en el bosque nativo es continuo dentro de sus variaciones naturales. Con 3.1 árboles productivos/ha, el bosque produce en promedio 2.6 qq/ha de semillas cada año (Tab. 3).

Con ello, el volumen de producción de frijoles y maíz es claramente mayor. Sin embargo, los ingresos que se genera con la comercialización de semillas de *B. alicastrum* son más altos, debido a los mejores precios para las nueces. Esta comparación aun no considera los costos de inversión que requiere el cultivo de los frijoles y maíz, que son altos, considerandos las actividades de descombrar el bosque, la preparación del área, la siembra, y el control de “maleza”. Al cambio, los costos de inversión para la recolección de semillas de *B. alicastrum* son bajos, como esto se realiza en un bosque nativo ya establecido (no obstante, a mediano plazo se debe realizar también trabajos forestales para fomentar la regeneración). Cuando se compara la prestación de servicios ecológicos de los dos sistemas de producción, gana claramente el sistema de producción de *B. alicastrum*. Al mismo tiempo de producir un alimento para el ser humano, el bosque nativo contribuye al secuestro de carbono, la formación de hábitat para la biodiversidad de flora y fauna, y a la conservación de la fertilidad del suelo. Además, *B. alicastrum* como un árbol de bosque alto cuenta con una alta resistencia de enfrentarse a los efectos del cambio climático y reduce así el riesgo de producción para el productor.

Tab. 3: Comparación de la producción de *B. alicastrum* con el uso agrícola tradicional bajo las condiciones reales del sitio de estudio.

	Producción de semillas de <i>B. alicastrum</i>	Producción agrícola: 2 años frijoles, 3 años maíz
Producción promedia anual durante 10 años	2.6 qq	3.2 qq frijoles y 10.5 qq maíz
Precio actual a nivel local	5,000 Lps/qq	400 Lps/qq de frijoles, 500 Lps/qq de maíz
Ingreso anual/ha	13,00 Lps (650 US \$)	1,280 Lps frijoles + 5,250 Lps maíz (326 US \$)
Nivel de inversión	bajo	alto
Secuestro de carbono	conservado	destruido
Biodiversidad	conservado	destruido
Fuente de alimentos para la fauna silvestre	conservado	destruido
Fertilidad de suelo	conservado	destruido
Resistencia a cambios climáticos	alto	bajo
Impacto al clima	positivo	negativo

Discusión y conclusiones

El estudio documenta la alta tasa de consumo de las semillas de *B. alicastrum* por la vida silvestre y por ende la importancia de la especie como proveedor de alimentos para los animales silvestres, lo que también es reportado para bosques de *B. alicastrum* en México (Sanchez-Cordero, 1998; Estrada et al., 2001; Cortez & Pérez, 2010). Con ello se puede esperar impactos negativos de la recolección de las semillas de *B. alicastrum* en bosques nativos. Sin embargo, se debe

considerar de que *B. alicastrum* es una especie “mast” (termino del inglés/alemán) que significa que la producción de semillas varía drásticamente de un año al otro. Este fenómeno es conocido también para otros árboles con semillas comestibles, como de *Fagus silvatica* y *Quercus spec.* (*Fagácea*). El fenómeno de las variaciones cíclicas en la producción de semillas por árboles, que ocurren sin contar con un ritmo bien definido, pero en toda la población al mismo tiempo, aún no está bien estudiado y han generado una multitud de teorías (Kelly, 1994). Inicialmente se ha buscado la respuesta en el enorme consumo de energía para el árbol que implica la producción de semillas, lo que se refleja en una disminución del crecimiento anual de la madera en años de “mast” (estudio sobre *Fagus silvatica*, von Jazewitsch, 1953). Más reciente, se ha tratado de explicar el fenómeno con la influencia de factores climáticos (Schauber et al., 2002; Smaill et al., 2011) o con las condiciones de viento, que pueden interferir en la polinización (Kelly, 1994). Otros autores ven en la producción cíclica de semillas una estrategia de sobrevivencia de la especie arbórea. Después de un año de baja producción de semillas de *F. silvatica* y *Quercus spec.* en bosques en Alemania se ha observado una disminución en la población de animales que se alimentan de las semillas. Esto fue reportado para roedores (Schnurr et al. 2002; Kühn et al. 2011.), pero también para mamíferos más grandes como los jabalís (*Sus scrofa*), que por su lado se alimentan de las semillas y de los roedores (Feichtner, 1998). Si a un año de baja producción de semillas sigue un año de alta producción, se aumentan las oportunidades para las semillas de sobrevivir, ya que los depredadores han sido reducidos.

En este sentido, el fenómeno de la productividad cíclica de las semillas de *B. alicastrum* es un argumento en favor para la recolección de las semillas por el ser humano. En años de baja producción, la recolección no debería afectar la especie, como la presión por los animales es tan alta que la tasa de sobrevivencia de semillas debe ser mínima, sin o con la interacción humana. En cambio, en años de alta producción, la oferta de semillas es tan alta, que las productoras difícilmente puedan recolectar a tal grado que ponga en riesgo la sostenibilidad de la especie (sobre todo por la limitada infraestructura existente de procesamiento).

La competencia con los animales silvestres está dado en el caso de la recolección. No obstante, la recolección solo interfiere en la oferta de semillas en el suelo, mientras muchos animales (monos, aves, murciélagos) las consumen en las copas de los árboles. Pero también para los animales que viven en el suelo, el impacto puede ser clasificado como moderado. Una cierta cantidad de semillas queda en el bosque por no cumplir con el estándar de calidad, o por estar distribuido muy dispersa que no hace rentable su recolección. También, se recolecta las semillas solo durante las semanas más fuertes de la producción, y no de los árboles que empiezan a producir antes y hasta después. En el periodo de recolección, las productoras tampoco recolectan semillas todos los días. Así, los animales tienen las semillas recién caídas en las noches y durante los días de no-recolección disponible para su consumo. Otro aspecto es que *B. alicastrum* fructifica en el área de estudio solo una vez al año, por lo tanto los animales deben contar también con otras fuentes de alimentos.

La comparación de la recolección de semillas de *B. alicastrum* con un sistema tradicional de producción de frijoles y maíz demuestra su potencial como una

alternativa para la producción de alimentos, especialmente en áreas tropicales montañosas, donde los suelos son extremadamente frágiles y no aptos para el uso agrícola. El bosque de estudio tiene una abundancia de *B. alicastrum* muy baja con solo tres árboles productivos por hectárea. Mismo así resaltaron las ventajas de producir *B. alicastrum* en un bosque nativo, considerando los beneficios económicos (mayores ingresos por altos precios y poca inversión laboral requerida), además de ofrecer una producción permanente (el suelo no se agota) y de prestar servicios ecosistémicos que ayudan de mantener el clima balanceado y preservar la biodiversidad. De *B. alicastrum* se reporta además una alta resistencia de enfrentarse a los cambios climáticos (Díaz et al., 2011), lo que favorece a productores que dependen con sus demás ingresos de cultivos anuales que son generalmente muy vulnerables a los efectos del cambio climático. En áreas más secas en Honduras, Centroamérica y México, donde *B. alicastrum* está en su ambiente óptimo ecológico y donde forma bosques casi puros (Lopez et al., 2003) se puede esperar aún una rentabilidad mayor. En México ya fue reconocido el potencial del árbol como fuente de alimentos para el ganado a través del uso de forraje (Jiménez-Ferrer et al., 2008) y se realiza plantaciones a gran escala.

La historia del ser humano es basada en alimentos del bosque. En Europa y América del norte, se alimentaba de las semillas de *Quercus*, *Fagus* y *Corylus*, en los neo-tropicos de *Bertholettia* (Zuidema et al., 2002) y en el Himalaya de *Myrica* (Bhatt, 2000). Las semillas de árboles perdieron su importancia para el ser humano con la primera “revolución agraria” en el tiempo del Neolítico. Hoy, 10,000 años después, estamos empezando de entender la importancia de los bosques para conservar el clima y la biodiversidad, y para mantener las condiciones para la futura producción de alimentos para nosotros y los demás seres vivos. Ya ha llegado el tiempo para una nueva “revolución agraria”, con la cual se debe devolver a los bosques su rol clave en la producción de alimentos, sea en forma de sistemas agroforestales o en forma de bosques puros. El alto potencial de *B. alicastrum* para la producción de alimentos para el ser humano (y para animales) puede terminar en su área de distribución natural con el dilema de la producción tradicional de alimentos que contrae la destrucción del bosque, a través de la inclusión del elemento forestal en la producción de la alimentos.

Agradecimientos

Sinceros agradecimientos a las mujeres productoras y sus esposos de la Cooperativa COMGABIL Ada Martinez, Angelica Ordoñez, Daisy Avila, Dilcia Álvarez y Dulce Escalante, y a los técnicos de la oficina local del ICF Marañones, Regional Biosfera Rio Plátano, Alba Ocampo, Anibal Guzman y Oscar Martinez por su apoyo en el levantamiento de la información.

Literatura consultada

- Bhatt ID et al 2000: The Availability, Fruit Yield, and Harvest of *Myrica esculenta* in Kumaun (West Himalaya), India. Mountain Research and Development 20(2): 146-153.
- Cortez SP & Pérez EM 2010: El Tapir *Tapirus bairdii* en la región sureste del área de protección flora y fauna Bala'an Ka'ax, Quintana Roo, México. Therya 1(2): 137-144.

- Diaz G et al 2011: Assessing current and potential patterns in 16 forest species driven by climate change scenarios in Mexico. *Atmosfera* 24 (1): 31-52.
- Estrada A et al 2001: Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 17: 627-646.
- Feichtner B 1998: Ursachen der Streckenschwankungen beim Schwarzwild im Saarland. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 44 (3): 140-150.
- Ford A 2008: Dominant Plants of the Maya Forest and Gardens of El Pilar: Implications for Paleoenvironmental Reconstructions. *J. of Ethnobiology* 28(2): 179-199.
- Kelly D 1994: The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(12): 465-470
- Kühn K Reil D Imholt C Mattes H Jacob J 2011: Zusammenhang zwischen Mikrohabitatstrukturen, Nahrungsverfügbarkeit und Abundanz von Waldnagern. *Julius-Kühn-Archiv* (430): 62.
- Brosimum alicastrum* en la Costa del Pacífico Mexicano. *Madera y Bosques* 9(1): 27-53
- Jiménez-Ferrer et al 2008: Ganadería y conocimiento local de árboles y arbustos forrajeros de la selva Lancandona, Chiapas, México. *Zootecnia Trop.*, 26(3): 333-337.
- von Jazewitsch W 1953: Jahrringchronologie der Spessart-Buchen. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 72(7): 234-247.
- Peters Ch 1983: Observations on Maya Subsistence and the Ecology of a Tropical Tree. *Society for American Archaeology* 48(3): 610-615.
- Sanchez-Cordero V 1998: Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *J. of Tropical Ecology* 14:139-151
- Schauber E Kelly D Turchin P Simon C Lee W Allen R Brockie R 2002: Masting by eighteen New Zealand plant species: the role of temperature as a synchronizing cue. *Ecology*, 83(5): 1214-1225.
- Schnurr J Ostfeld R Canham C 2002: Direct and indirect effects of masting on rodent populations and tree seed survival. *Oikos* 96(3): 402-410.
- Silliker 2007: Laboratory Analysis, Silliker Food safety and Quality Solutions, Illinois.
- Smaill S Clinton P Allen R Davis M 2011: Climate cues and resources interact to determine seed production by a masting species. *Journal of Ecology*, 99(3), 870-877.
- Zuidema PA et al 2002: Demography of the Brazil Nut Tree (*Bertholettia excelsa*) in the Bolivian Amazon: Impact of Seed Extraction on Recruitment and Population Dynamics. *J. of Tropical Ecology* 18:1-31.