

SUCESIÓN DE GRUPOS ECOLÓGICOS DE ÁRBOLES EN UNA SELVA MEDIANA SUBPERENNIFOLIA SECUNDARIA

A. Collantes Chávez-Costa¹; D. Granados-Sánchez²; G. López-Ríos²

¹Universidad de Quintana Roo, Unidad Cozumel. Ave. Andrés Quintana Roo s/n
C.P. 77600 Cozumel Q.Roo.

²Universidad Autónoma Chapingo, Carretera México-Texcoco km 38.5
Chapingo, Edo. de México. C.P. 56230

RESUMEN

Se describe el desarrollo de un modelo de simulación preliminar creado para explicar la dinámica y composición relativa de grupos ecológicos de árboles de una Selva Mediana Subperennifolia y, para evaluar su respuesta ante distintas intensidades de manejo. El modelo generado es un modelo de compartimentos basado en ecuaciones lógicas y de diferencia. Se corrió en intervalos de tiempo de tres meses durante 360 años. Se consideró tres años de incorporación de tres grupos ecológicos representados por, *Cecropia peltata* (prototipo 1), *Swietenia macrophylla* (prototipo 2) y *Manilkara zapota* (prototipo 3). Cada grupo fue representado por una variable de estado que caracterizó al número de individuos presentes por unidad de tiempo. La incorporación y la mortalidad estuvieron determinadas por la densidad. Ésta influyó en la competencia y el comportamiento descrito en la literatura para cada grupo ecológico. La densidad estuvo sujeta al crecimiento en diámetro inferido en el modelo por medio del análisis de regresión.

Las simulaciones indicaron diferencias en la estructura y composición de la selva manejada y no manejada. El manejo destinado a favorecer a los prototipos 1 y 2 mostró compatibilidad, pero se caracterizó por la ausencia del prototipo 3. El orientado a beneficiar a los prototipos 2 y 3 mostró en algunas de sus etapas intermedias mayor similitud estructural con las selvas poco perturbadas. La búsqueda de incorporación sostenida y de mayores tasas de supervivencia para el prototipo 2 promovió nuevamente las diferencias, que fueron desfavorables para el prototipo 3.

PALABRAS CLAVE: Grupos ecológicos, dinámica sucesional, estrategias de manejo, *Cecropia peltata*, *Swietenia macrophylla*, *Manilkara zapota*.

SUCCESSION OF ECOLOGICAL GROUPS OF TREES IN A MEDIUM SECONDARY SUB-PERENNIFOLIA TROPICAL FOREST

SUMMARY

A preliminary simulation model created to explain the dynamics and relative composition of ecological tree groups is described. The simulations indicated differences in structure and composition between a managed and a non-managed forest. Management aimed to favor prototypes 1 and 2 were coherent, but was unfavorable for Prototype 3, which was absent. In some intermediate stages management of prototype 2 and 3 showed greater structural similarity to tropical forests with little perturbation. The search for sustained incorporation and higher rates of survival of prototype 2 again promoted the differences that were unfavorable for prototype 3.

KEY WORDS: Ecological group, succession dynamics, management strategies, *Cecropia peltata*, *Swietenia macrophylla*, *Manilkara zapota*.

INTRODUCCIÓN

Los primeros estudios realizados en la selva bajo el enfoque de la teoría de claros fueron realizados por Hartshorn (1978), Oldeman (1978) y Whitmore (1978). Investigadores como Martínez-Ramos (1985a,b), Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1985), Hartshorn (1989), Swaine (1989), Oldeman

(1987) y Whitmore (1990) postularon que la formación de claros en las selvas, sin importar el origen de estos, promueven la disponibilidad de recursos. Esto estimula la repoblación y fomenta el establecimiento de una gran diversidad de especies. Oldeman (1983a,b) reconoció en la selva subsistemas delimitados temporal y espacialmente por los claros. Estos subsistemas, a los que denominó eco-

unidades, tienen como unidad fundamental a los árboles, debido a que su muerte o eliminación del dosel determina la formación y la dinámica de la *eco-unidad*. Funcionalmente las *eco-unidades* no son consideradas como organismos, sin embargo, comparten muchas características propias de los sistemas vivos. Entre éstas, Oldeman (1987) señala como una de las cinco más importantes, la capacidad de reproducirse. En ella resalta la existencia de un programa de crecimiento bien definido que se combina con elementos aleatorios que determinan la apertura de claros y la composición de especies. De esta manera, Oldeman (1989) señala que la reacción de la selva como sistema no es aleatoria, sino que responde a un programa de desarrollo determinado, dependiente de la apertura del claro y del tamaño de éste.

El proceso de repoblación de la selva luego de la apertura de un claro, está caracterizado por un periodo de sucesión de especies que concluye con el establecimiento de la vegetación primaria. La formación y caracterización de grupos ecológicos de árboles es un procedimiento al cual han recurrido los investigadores para poder comprender, describir y explicar este proceso.

Whitmore (1975), Vázquez-Yanes y Guevara (1985), Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985), Oldeman (1987) y Lamprecht (1990) reconocen la existencia de por lo menos tres grandes grupos de acuerdo con su aparición en el proceso de regeneración: (1) árboles pioneros, (2) árboles pioneros tardíos y (3) árboles sucesores. Neil (1981) y Lamprecht (1990) recurren a clasificaciones relacionadas con los requerimientos de luz de las distintas especies que intervienen en la sucesión. De esta manera citan tres grandes grupos: (1) heliófitas (demandantes de luz), (2) esciófitas (tolerantes a la sombra) y (3) hemisciófitas (tolerantes facultativas). Autores como Brown (1995) y Thompson (1998) también concuerdan con esta clasificación, de acuerdo con los experimentos que realizaron en Malaysia y la isla de Maracá respectivamente. Sin embargo, sus observaciones contradicen el hecho de que existan especies especializadas para distintos tamaños de claros.

Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) y, Lamprecht (1990) reconocen por lo menos cuatro fases generales dentro de la dinámica sucesional de la selva: (1) Fase de regeneración, que inicia con la apertura de un claro y donde pueden estar incluidos elementos arbóreos juveniles esciófitos y/o hemisciófitos (regeneración en etapa de espera), o especies heliófitas (regeneración pionera); (2) fase de surgimiento o de estructuración, compuesta por una combinación de las especies existentes dentro de la regeneración en desarrollo (predominantemente heliófitas y hemisciófitas, o hemisciófitas y esciófitas, dependiendo del tamaño y estructura inicial del claro); (3) fase de madurez u óptima, donde las especies sobresalientes codominan o dominan los estratos superiores (donde

participan especies heliófitas, esciófitas y hemisciófitas dependiendo de la estructura inicial del claro y de la edad de la regeneración). La fase de madurez es relativamente estacionaria; y (4) fase de degradación, donde se desintegra la estructura vertical alcanzada (formación de claros que darán inicio nuevamente a la fase de regeneración).

Riswan y Abdulhadi (1992) y, Schmitt (1992) sugieren que tanto la estructura y composición florística de las selvas, como los patrones generales de su dinámica sucesional, se pueden ver severamente alterados con la intensidad y persistencia de los disturbios que les dieron origen.

Batista y Maguire (1998) determinan que el ciclo de vida, la densidad y la competencia son factores importantes en el reclutamiento de especies y proceso de mortalidad.

En la actualidad todos estos y otros conocimientos ecológicos y ecofisiológicos son aplicados para la implantación de planes de manejo orientados al aprovechamiento diversificado de especies forestales. A pesar de esto, no se tiene la certeza de cuál será el resultado de estas labores de manejo. A la luz de la teoría de claros las actividades forestales vigentes parecen ser las correctas. Sin embargo, es necesario lograr un mejor entendimiento de los procesos ecofisiológicos de la dinámica de las selvas para comprender los impactos futuros de las actividades de manejo.

En México, pocos esfuerzos se han centrado en el desarrollo de modelos de simulación que integren la información teórica y empírica de la Selva Mediana Subperennifolia. Estos son necesarios para analizar el comportamiento de la dinámica y la estructura de la selva ante las distintas intensidades y tipos de manejo, de forma previa a su ejecución. De esta manera se podrían realizar los aprovechamientos con mayor certeza en nuestra ya escasa y perturbada selva real.

El presente trabajo describe el desarrollo de un modelo de simulación preliminar denominado DIGRECASS. Fue desarrollado para explicar la dinámica y composición relativa de grupos ecológicos de árboles de una Selva Mediana Subperennifolia y, para evaluar su respuesta ante distintas intensidades y tipos de manejo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Revisión del modelo

Se generó un modelo de compartimentos basado en ecuaciones de diferencia y ecuaciones lógicas, con un intervalo de iteración de tres meses, dentro de un rango de simulación de 360 años. Dicho modelo fue creado en el programa STELLA Research 5.1.1 para computadoras personales (High Performance System, 1998). La población de cada grupo ecológico (prototipo) fue simbolizada por

una variable de estado ($N_{i,j,t}$) (Figura 1) que representó el número de individuos dentro una misma clase de edad. El número de individuos almacenados en este compartimento es el resultado del proceso de supervivencia y mortalidad denotado por:

$$N_{i,j,t} = N_{i,j,t-1} + (INC_{i,j,t} - M_{i,j,t})\Delta t \quad (1)$$

Donde $N_{i,j,t}$ es el número de individuos del prototipo j en la eco-unidad i en el tiempo t , $INC_{i,j,t}$ es el número de árboles incorporados en el tiempo t y $M_{i,j,t}$ representa la mortalidad de prototipo j en la eco-unidad i en el intervalo de tiempo $t-1$ a t

Descripción del modelo

La incorporación de individuos de cada prototipo estuvo determinada por la ausencia del factor $sINC_{i,j,t}$. Cuando hubo incorporación, en ella se consideraron los individuos que pudieron establecerse de acuerdo con el espacio disponible $SU_{i,j}$ (ha) y el número de árboles de inicio establecido por la constante $PRT_{i,j,t}$ (Núm. árboles-ha⁻¹). El inicio de la incorporación disparó el crecimiento (cm) de cada prototipo de acuerdo a su curva de crecimiento obtenida por el análisis de regresión (Figuras 2, 3 y 4). Se asumió el hecho de que a mayor diámetro mayor altura.

La supresión de los prototipos se definió para los individuos en incorporación ($sINC_{i,j,t}$) y para los individuos establecidos ($sEST_{i,j,t}$), según una serie de relaciones lógicas determinadas por su tolerancia a la sombra (Cuadros 1 y 2). Se definió como la presencia o ausencia del factor de supresión.

La mortalidad ($M_{i,j,t}$) se representó con la transferencia de material a un sumidero. Representa la pérdida de organismos del prototipo j de la eco-unidad i en el tiempo t . La variable $M_{i,j,t}$ es dependiente del número de individuos $N_{i,j,t}$ del factor de supresión $S_{i,j,t}$ del número de árboles tolerables ($TO_{i,j,t}$), de la presencia o ausencia de aclareo ($AC_{i,j,t}$) y de la edad máxima que pudo alcanzar el prototipo j .

La mortalidad se encuentra definida por la siguiente ecuación lógica general:

$$M_{i,j,t} = \text{if } (sEST_{i,j,t} = 1 \text{ or } t_{i,j,t} = e_{m\acute{a}x}) \text{ then } N_{i,j,t} \text{ else } \left(\text{if not } (AC_{i,j,t} = 0) \text{ then } (AC_{i,j,t} \times N_{i,j,t}) \text{ else } (N_{i,j,t} - TO_{i,j,t}) \right) \quad (2)$$

Donde $e_{m\acute{a}x}$ representa la edad máxima que puede alcanzar el prototipo i . Es importante señalar que, en el presente modelo, se asumió la ausencia de depredación,

parasitismo, enfermedad y eventos distintos a la competencia que pudieron afectar la supervivencia (Collantes, 2000).

Evaluación del modelo

La evaluación del modelo consistió en la realización de una serie de simulaciones destinadas a valorar el comportamiento general del modelo. Esto se logró mediante la variación de las condiciones de competencia ocasionada por la modificación en las densidades de los distintos prototipos (Cuadro 3). Durante esta etapa se evaluó la dinámica de incorporación, la supervivencia y mortalidad, la dinámica de crecimiento y sucesión y el sistema bajo manejo (Collantes, 2000).

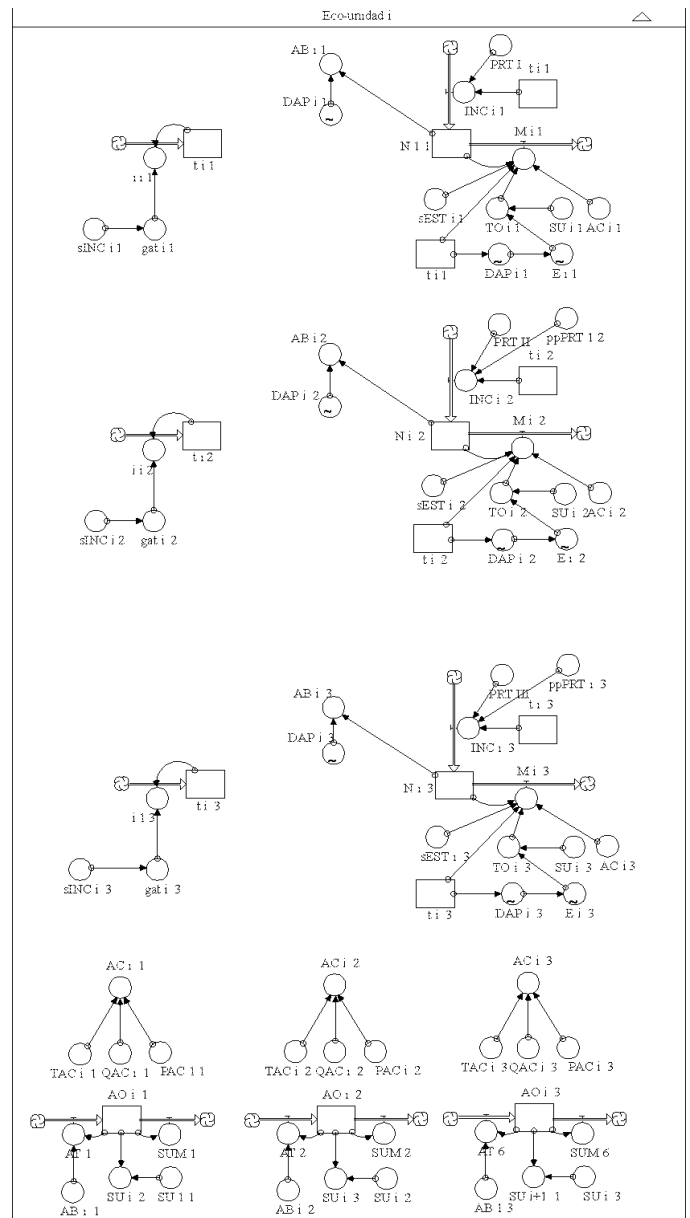


Figura 1. Estructura básica del modelo de simulación de la dinámica de grupos ecológicos de árboles de una selva mediana subperennifolia (DIGRECASS) (Collantes, 2000).

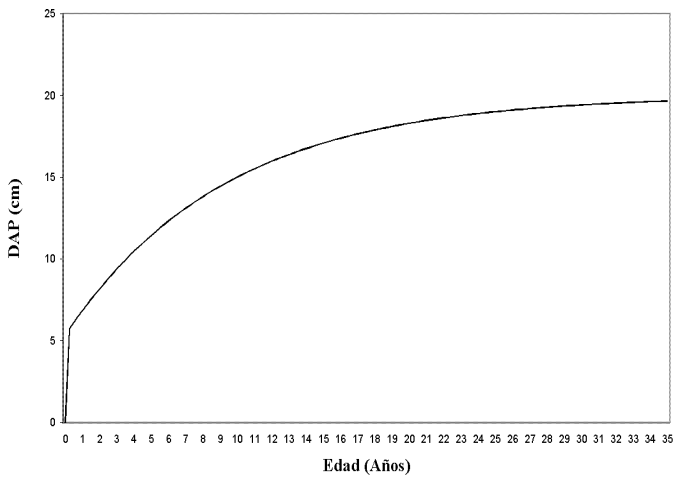


Figura 2. Tendencia del incremento anual del DAP (cm) de *Cecropia peltata*.

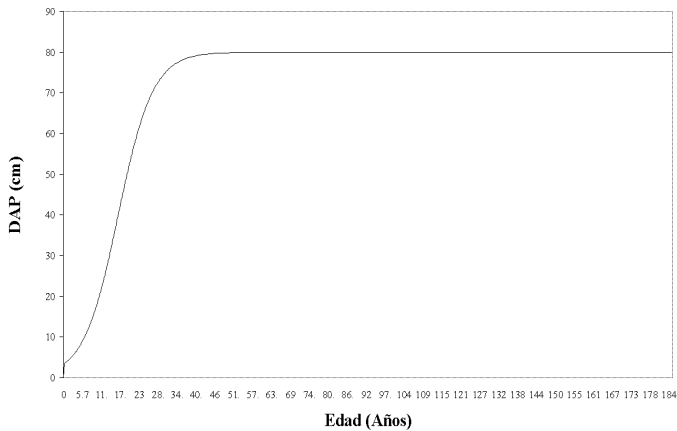


Figura 3. Tendencia del incremento anual del DAP (cm) de *Swietenia macrophylla*.

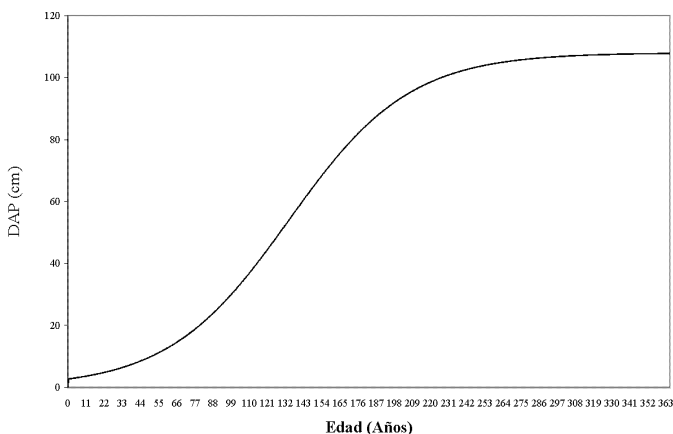


Figura 4. Tendencia del incremento anual del DAP (cm) de *Manilkara zapota*.

CUADRO 1. Reglas básicas aplicadas en la supresión de la incorporación de *Cecropia peltata*, *Swietenia macrophylla* y *Manilkara zapota*.

Prototipo	Condición para la supresión
<i>Cecropia peltata</i>	Existencia de prototipos en estrato superior con dosel cerrado
<i>Swietenia macrophylla</i>	Ninguna
<i>Manilkara zapota</i>	Existencia de prototipos en estrato superior con dosel abierto
	Ausencia total de estratos superiores

CUADRO 2. Reglas básicas aplicadas en la supresión de *Cecropia peltata*, *Swietenia macrophylla* y *Manilkara zapota*.

Prototipo	Condición para la supresión
<i>Cecropia peltata</i>	Existencia de prototipos en estrato superior con dosel cerrado
<i>Swietenia macrophylla</i>	Existencia de prototipos en estrato superior con dosel cerrado por más de diez años
<i>Manilkara zapota</i>	Existencia de prototipos en estrato superior con dosel abierto antes de los diez años
	Ausencia total de estratos superiores antes de los diez años

CUADRO 3. Número de árboles tolerables por m² de acuerdo con el DAP.

DAP (cm)	Número de árboles tolerables por m ²
2.25	2.25
7.25	0.56
12.25	0.25
17.25	0.14
22.25	0.09
27.25	0.06
32.25	0.04
37.25	0.03

Fuente: Modificado de Demadze, 1988

RESULTADOS

Evaluación del modelo

Evaluación de la dinámica de incorporación

Los resultados de las simulaciones indican que, bajo condiciones de dosel cerrado, el prototipo 1 es incapaz de establecerse en alguna de las eco-unidades. Esto concuerda con las observaciones de Lamprecht (1990) con relación a los altos requerimientos de luz para el establecimiento de especies heliófitas. La gran capacidad de incorporación mostrada por los individuos del prototipo 1 bajo condiciones de dosel abierto tiene concordancia con

las condiciones favorables de luz referidas por Vázquez-Yanes (1980a,b) y Martínez-Ramos (1985a). A su vez, éstas se relacionan con las características fotoblásticas presentes en las semillas de las especies heliófitas (Vázquez-Yanes y Smith, 1982; y Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985).

Las simulaciones demuestran que el prototipo 3, durante los tres años de incorporación, tuvo gran capacidad de establecimiento bajo condiciones de dosel cerrado, mientras que esta capacidad es nula en condiciones de apertura del dosel. Este comportamiento se ajusta a las características descritas por Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) y Lamprech (1990) para las especies esciófitas. Ambos autores señalan la necesidad de sombra en las etapas tempranas de su crecimiento. La sensibilidad del modelo ante condiciones que limitan la incorporación quedó establecida en la primera simulación del primer grupo. Los resultados indican que con una densidad de 10,000 ind·ha del prototipo 1, el establecimiento de individuos del prototipo 3 se retrasó hasta el segundo trimestre de establecido el primero (Figura 5). Esto se debió a que, luego del establecimiento de los árboles pioneros, se generaron las condiciones necesarias para el establecimiento de las plantas características de etapas serales tardías (prototipo 3) (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985; y Vázquez-Yanes y Guevara, 1985).

El establecimiento de individuos del prototipo 2 no se vio afectado por la densidad de los prototipos 1 y 3. Este comportamiento fue el esperado, pues las especies que conformaron este grupo son hemisciófitas. Este tipo, de acuerdo con las características establecidas por Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985), Vázquez-Yanes y Guevara (1985), Oldeman (1987), Lamprech (1990) y Pennington y Sarukhán (1998), responde con un crecimiento agresivo a dosel abierto, o con cierta tolerancia a la sombra en sus primeros años de vida.

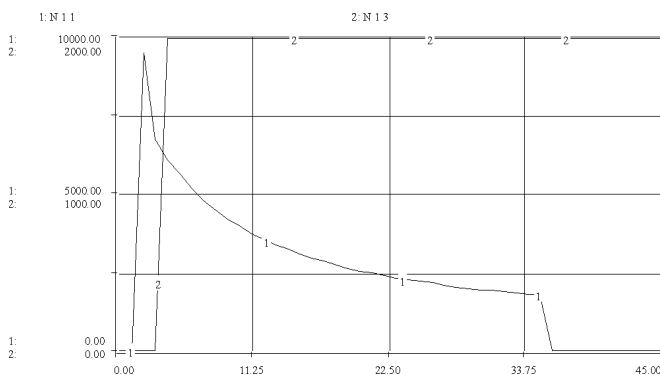


Figura 5. Establecimiento de individuos del prototipo 3 bajo el dosel protector.

Evaluación de la supervivencia y mortalidad

Los resultados de la primera y segunda simulación de esta etapa concordaron con las observaciones realizadas por Tejeda (1966), Lamprech (1990) y Pennington y Sarukhán (1998), en cuanto a la edad máxima de vida estimada para los tipos 1, 2 y 3.

La tercera simulación puso en evidencia sensibilidad del modelo para representar la mortalidad ante condiciones de competencia por luz en el dosel. Bajo las condiciones de densidad establecidas en esta simulación, el prototipo 1 establecido en la eco-unidad 1 no logró alcanzar su edad máxima de vida, ya que el prototipo 2 de la misma eco-unidad ganó el dosel a los ocho años nueve meses, por lo que se produjo la muerte de la población del prototipo 1. Un comportamiento similar se observó a los 173 años con tres meses, cuando se produce la muerte del prototipo 2 debido a que fue superado en altura (sombreado) por el prototipo 3. Estos comportamientos se ajustaron a las observaciones teóricas establecidas por Vázquez-Yanes y Guevara (1985).

Durante el desarrollo de estas simulaciones también se reconoció la sensibilidad del modelo para evaluar el efecto adverso de la permanencia prolongada (más de 10 años) del prototipo 2 bajo el dosel. Con las condiciones de densidad citadas para la tercera simulación, los prototipos 2 que crecieron en las eco-unidades 2 y 3 perdieron el total de sus poblaciones a los 10 años con tres meses de establecidos (equivalente a los 11 años con tres meses y 12 años con tres meses de generado el claro). Al variar la densidad del prototipo 1 de 10,000 ind·ha⁻¹ a 1,500 ind·ha⁻¹ y disminuir la densidad del tipo 2 hasta 500 ind·ha⁻¹ (cuarta simulación), se pudo observar que las poblaciones del prototipo 2 de las eco-unidades 2 y 3 son capaces de permanecer con vida hasta los 14 años nueve meses de edad (13 años nueve meses y 12 años nueve meses de generado el claro). Este temperamento es descrito por Lamprech (1990) para los prototipos 2. En él se establece que las especies hemisciófitas toleran la sombra sólo durante los primeros años de vida, luego de los cuales, se tornan demandantes de luz. También se observó que la dinámica general de la mortalidad se ajusta a lo observado por autores como Uhl y Murphy (1981), Ng (1983), Córdova (1985), Del Amo (1985), Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985), Oldeman (1987), Hubbell y Foster (1987) y Putz y Milton (1990). En dichas observaciones se establece que la mayor proporción de individuos muertos entran en las primeras categorías de vida.

A pesar de que autores como Piñero y Sarukán (1982) y Núñez-Farfán y Dirzo (1985) atribuyen este comportamiento a factores de depredación, lesiones físicas y herbivoría, en el caso del presente modelo comprobamos el mismo comportamiento únicamente bajo condiciones de competencia interespecífica por espacio y luz (factores

denso dependientes cuyo comportamiento también fue revisado por Liu y Ashton, 1995).

Se pudo reconocer el efecto de estabilidad aparente, determinado por la presencia de árboles de gran talla (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985). Esta estabilidad aparente y transitoria es ocasionada por la menor tasa de crecimiento y de mortalidad presente en los individuos de avanzadas categorías de edad.

Evaluación de la dinámica de crecimiento y sucesión

A partir de los resultados obtenidos de la simulación correspondiente a esta etapa y a las etapas anteriores, se pudo observar en el modelo una velocidad de crecimiento constante. Dicho crecimiento fue el esperado desde que se asumió la ocurrencia frecuente de pequeñas aperturas en el dosel que permitieron correr el mecanismo de crecimiento. Como consecuencia de lo anterior el modelo no permitió evaluar la dinámica sucesional a la luz de la teoría de la suspensión del crecimiento (Richards, citado por Miranda, 1978). A la vez esto restó sensibilidad en el modelo bajo condiciones de dosel cerrado y ocasionó una regeneración acelerada. No obstante, la dinámica de crecimiento y regeneración de los prototipos se ajustó a los modelos conceptuales propuestos por Gómez-pompa y Vázquez-Yanes (1985), Lamprecht (1990) y Finegan (1992) (Figura 6).

De los resultados obtenidos en la simulación se pudo observar que, de manera general, el modelo tendió a poseer un gran número de individuos en las etapas juveniles, lo cuál concuerda con las observaciones realizadas por Swaine (1989) y Felfili (1997). Estos individuos pertenecieron a los tipos 1 y 2 en condiciones de baja densidad y/o en los primeros meses de la regeneración. Bajo el dosel y, en condición de alta densidad, estuvieron formados por los tipos 2 y 3 y constituyeron la regeneración de avanzada (Martínez-Ramos, 1995). Los prototipos 2 que se encontraron en esta regeneración fueron reemplazados en ciclos de 10 años después de su establecimiento, lo que indica el gran dinamismo de este tipo dentro de la regeneración. En el modelo, el comportamiento de esta dinámica bajo el dosel impidió que los árboles del tipo 2 alcanzaran diámetros mayores a los 17.85 cm. A su vez, esto reflejó un posible estancamiento de la altura equivalente. Dicha situación generó a largo plazo un rezago en el crecimiento del grupo de las hemisciófitas frente al de las esciófitas establecidas en años anteriores. Los elementos del prototipo 3 (esciófitas), debido a su alta tolerancia en condiciones de dosel cerrado, permanecieron presentes a lo largo de la simulación. De acuerdo con esta propensión, una vez que la primera generación alcance el dosel, será sucedida por la siguiente generación de prototipos 3. Así se formarán estratos consecutivos de elementos del grupo de las esciófitas. Siguiendo esta dinámica, para que el prototipo 2 alcance nuevamente el

dosel necesitará claros que ocasionen la eliminación de los estratos superiores al tipo 3. Esta observación apoya la teoría de claros revisada por autores como Hartshorn (1978), Oldeman (1978) y Witmore (1978).

Otro de los procesos reconocidos en el modelo fue el de cicatrización (Gómez-pompa y Vázquez-Yanes, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985; Oldeman, 1987; Brokaw, 1990; y Finegan, 1992). En condiciones de baja densidad, como la establecida para la cuarta simulación del capítulo anterior, las especies pioneras (prototipo 1) y las hemisciófitas (prototipo 2) mostraron un gran dinamismo encaminado a cerrar el claro (Figura 7).

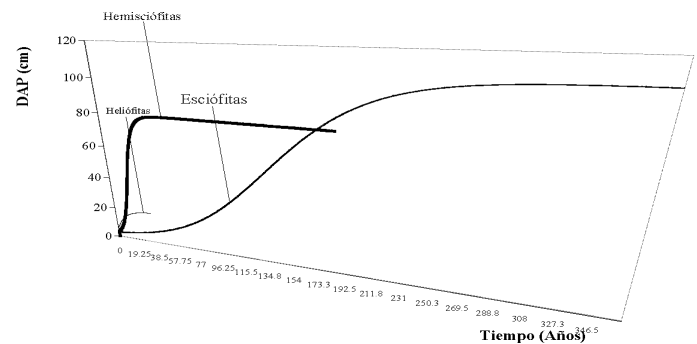


Figura 6. Modelo conceptual de la dinámica general de crecimiento y regeneración.

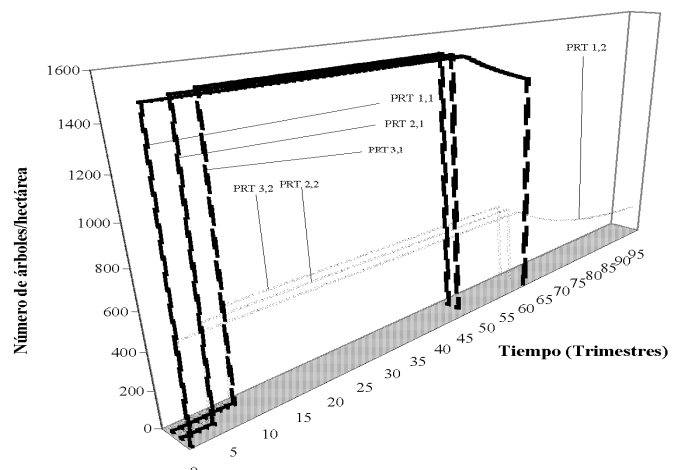


Figura 7. Incorporación de individuos del prototipo 1 de la eco-unidad 2 y 3 encaminada a cerrar el claro (cicatrización).

Análisis del sistema sin manejo y bajo manejo

Los resultados de la simulación resaltaron la importancia de la densidad como factor predominante en la regulación de la dinámica sucesional. La presencia o ausencia de los distintos prototipos estuvo relacionada con sus niveles de tolerancia a la sombra. Bajo condiciones de ausencia de manejo, en el modelo se reconoció la falta de individuos del prototipo 1 en las etapas maduras de la selva. Así mismo se reconoció el absentismo de individuos del prototipo 2 mayores de 18.51 cm de DAP, luego de que la

primera generación de tipo 2 alcanzara el dosel. Esta situación parece indicar que en una selva no perturbada se presenta una distribución no balanceada de clases diamétricas de individuos del tipo 2. La regeneración de avanzada se vio conformada por generaciones de elementos del prototipo 2 no mayores de 10 años de edad, así como generaciones de especies esciófitas (tipo 3) de todas las edades.

Las esciófitas, por su persistencia en la sombra, tienen una mayor probabilidad de alcanzar el dosel cuando las especies de crecimiento agresivo ya no estén presentes.

El manejo multi-objetivo de la selva en sus primeras etapas de regeneración mostró incompatibilidad entre los tres prototipos. Las simulaciones realizadas mostraron la posibilidad de crear un manejo encaminado a lograr una distribución balanceada de clases diamétricas de especies heliófitas y hemisciófitas (Figura 8). Dicho manejo no permitió la regeneración de individuos de especies esciófitas (prototipo 3). En ocasiones se logró observar la incorporación de tolerantes a la sombra, sin embargo, estos individuos no prosperaron por la frecuente apertura de claros (Figura 8). Esta situación se explicó por las similitudes y diferencias entre los temperamentos presentados por los distintos grupos ecológicos de árboles, así como por sus relaciones de denso-dependencia. Los individuos del prototipo 1 requieren de claros en el dosel para poder incorporarse. De la misma forma los individuos del prototipo 2 los requieren para incrementar su esperanza de vida. Por el contrario las especies esciófitas los deben evitar durante sus primeros años para aumentar la esperanza de vida en esta etapa. Estas diferencias determinan la sensibilidad y vulnerabilidad del proceso de sucesión ante la intensidad y frecuencia de las perturbaciones. El manejo (liberación) encaminado a promover el crecimiento y supervivencia de los individuos del prototipo 2 implicó un gran esfuerzo cuando se aplicó a la selva en sus primeras etapas de regeneración (Figuras 9 y 10). El agresivo crecimiento del prototipo 1 (heliófitas) provocó recurrentemente el cierre del estrato superior (cicatrización), lo que hizo que las primeras labores de liberación fueran un fracaso.

Así, con un decremento en la densidad o un aumento en el tamaño de los claros, los individuos del prototipo 2 son sometidos a la fuerte competencia generada por las especies heliófitas (prototipo 1).

En el modelo se prevé que para lograr una liberación exitosa del prototipo 2, ésta debe realizarse cuando él alcance un diámetro mínimo de 5.92 cm (tres años seis meses de edad) (Figura 10).

Estas dos últimas experiencias dieron una clara idea del gran dinamismo en la sucesión y procesos de regeneración de la selva ante condiciones de perturbación constante.

A partir de las observaciones realizadas, es evidente la diferencia en composición y estructura relativa de los tres prototipos de una selva mediana secundaria madura no perturbada y aquella que es manejada (o sufre algún tipo de perturbación).

Estas dos últimas experiencias dieron una clara idea del gran dinamismo en la sucesión y procesos de regeneración de la selva ante condiciones de perturbación constante.

A partir de las observaciones realizadas, es evidente la diferencia en composición y estructura relativa de los tres prototipos de una selva mediana secundaria madura no perturbada y aquella que es manejada (o sufre algún tipo de perturbación).

Las selvas secundarias donde se manejaron los prototipos 2 y 3 pueden mostrar en alguna de sus etapas intermedias mayor similitud estructural con las selvas no perturbadas. Sin embargo, la búsqueda de incorporación sostenida y de mayores tasas de supervivencia para los individuos del prototipo 2 promovió que la selva regresara en menor tiempo a sus etapas sucesionales iniciales (hecho desfavorable para las especies esciófitas). De esta manera nuevamente se promovió la diferenciación entre los estados no perturbados y perturbados.

En las simulaciones, durante el desarrollo de todo el proceso sucesional, las densidades de los distintos prototipos jugaron un papel determinante en la estructuración de la selva. Gracias a este efecto y, debido a que la selva presentó varias etapas de aparente equilibrio en las densidades de algún prototipo, se pudo explicar el fenómeno de estabilidad aparente, el cuál sólo es una etapa temporal del ciclo sucesional.

El atributo reconocido en todas las simulaciones realizadas fue la posibilidad de representar la sucesión de manera vertical por medio de la simulación e interpretación de procesos ocurridos en la escala horizontal. Esto permitió evaluar acertadamente los procesos denso-dependiente que rigen la dinámica de la selva.

No obstante la bondad del modelo para predecir la dinámica sucesional de grupos ecológicos de árboles tropicales, no pudo ajustar el número de individuos reportados en los diferentes inventarios revisados. Esta situación se atribuye (1) a la carencia de datos fidedignos para ajustar las curvas de crecimiento de los prototipos seleccionados; (2) a la carencia de datos que muestren las respuestas del crecimiento de los prototipos esciófitos y hemisciófitos seleccionados ante las condiciones de luz y sombra; y, (3) a la carencia de datos de competencia de árboles bajo condiciones normales.

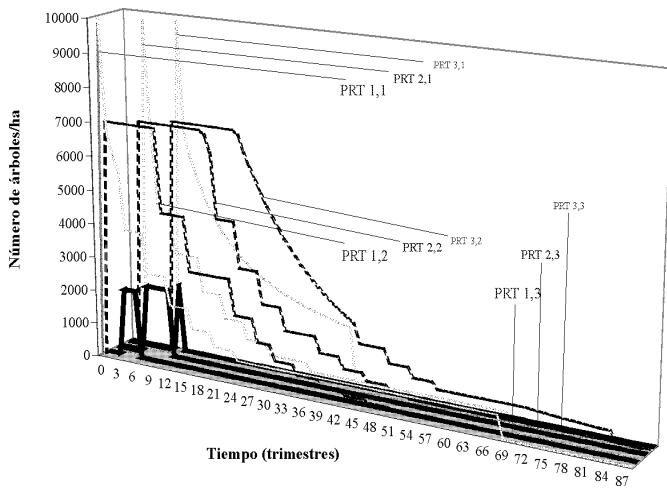


Figura 8. Dinámica de la sucesión bajo un manejo con disturbio intensivo. Se observa la reacción favorable de los prototipos 1 y 2. El tipo 3 eventualmente logra establecerse pero no prospera.

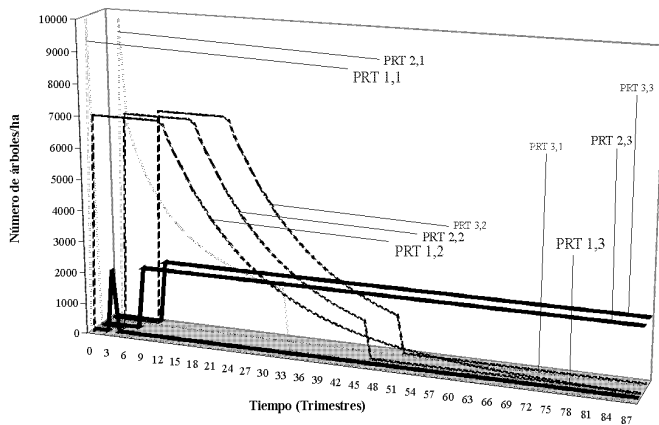


Figura 9. Respuesta en número de los prototipos 1 al aclareo temprano.

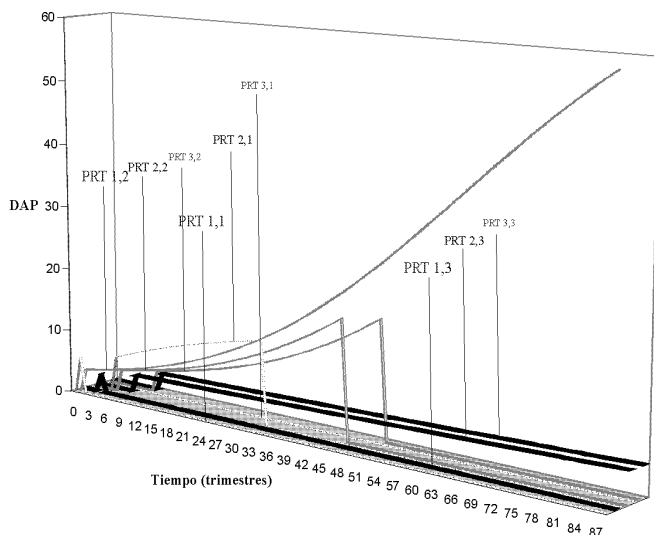


Figura 10. Respuesta en DAP de los prototipos 1 al aclareo temprano.

Sucesión de grupos...

CONCLUSIONES

La incorporación de especies esciófitas está relacionada directamente con la densidad de las especies pioneras, pioneras tardías o por la densidad conjunta de estos dos últimos grupos.

La supervivencia de las especies heliófitas depende directamente de la densidad de las especies hemisciófitas y del tiempo que tardan éstas en alcanzar el estrato superior.

La supervivencia de las especies hemisciófitas se encuentra indirectamente relacionada con el tiempo de persistencia del dosel cerrado por parte de las especies heliófitas, esciófitas e incluso hemisciófitas de estratos superiores.

La(s) especie(s) más abundante(s) dentro de cada grupo ecológico determinan la dinámica general del proceso de sucesión. El ciclo de vida de éstas determina la duración de dicho proceso. La velocidad y magnitud de crecimiento (particular de cada individuo) y su densidad en la selva determinan el camino de la sucesión.

La densidad de la selva determina los procesos de competencia horizontal (espacio) y vertical (luz), por lo que su uso en la simulación de este sistema complejo en particular permite simplificar las variables que participan en la dinámica sucesional de la selva.

La dinámica sucesional de grupos ecológicos de árboles tropicales es un proceso predecible bajo el análisis de sistemas.

El conocimiento de los requerimientos de luz y espacio de los individuos que conforman la selva hace posible establecer las relaciones que determinan de manera general el desarrollo de los grupos ecológicos de los que forman parte.

El análisis de la sucesión de los grupos ecológicos de árboles permite esbozar la dinámica sucesional de la selva de manera simplificada, ante la complejidad que la selva presenta. El uso de grupos ecológicos más pequeños permite reconocer de manera detallada los comportamientos más finos que lo grotesco de la generalidad no permite.

La regeneración de avanzada de los acahuales mayores de 10 años de edad está formada en sus estratos superiores por especies tolerantes a la sombra. Los estratos inferiores se encuentran formados por asociaciones de especies hemisciófitas y esciófitas.

El estrato arbóreo de las selvas mayores de 200 años que no presentan grandes perturbaciones está compuesto

por especies tolerantes a la sombra. En los estratos arbustivos y herbáceos podemos encontrar de manera efímera especies pioneras tardías.

Bajo ciclos de corta relativamente breves y bajo actividades silvícolas que favorecen el crecimiento y supervivencia de las especies pioneras y pioneras tardías, se afecta el desarrollo y la composición de la regeneración de las especies tolerantes a la sombra (Caso aplicable a la apertura de bacadillas).

La reducción parcial de la densidad de las selvas mayores de 25 años (acahuales) favorece la regeneración de avanzada formada principalmente por especies tolerantes a la sombra (Caso aplicable a los sitios de arrastre y de extracción).

La pérdida de estructuras, como las estimadas por el presente modelo, hace pensar en la degeneración de los servicios que en estas estructuras radicaban.

LITERATURA CITADA

- BROKAW, N. V. L. 1990. Caída de árboles frecuencia, cronología y consecuencias. *In: Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo.* Leigh, E. G., A. Stanley R. y D. M. Windsor (eds.). Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá. Pp: 157-162.
- BROWN, N. 1996. A gradient of seedling growth from the centre of a tropical rain forest canopy gap. *Forest ecology and management.* 82: 239-244.
- COLLANTES, A. 2000. Dinámica sucesional de grupos ecológicos de árboles en una selva mediana subperennifolia. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Chapingo. 110 pp.
- CÓRDOVA C., B. 1985. Demografía de árboles tropicales. *In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo R. (eds.). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales y Editorial Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México D.F. Pp. 103-128.
- DEL AMO R., S. 1985. Algunos efectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. *In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo R. (eds.). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales y Editorial Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México D.F. Pp. 93-102.
- FELFI, J. M. 1997. Dynamics of the natural regeneration in the Gama gallery forest in central Brazil. *Forest Ecology and Management.* 91:235-245.
- GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C. 1985. Estudio sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. *In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo R. (eds.). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales y Editorial Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México D.F. Pp. 1-25.
- HARTSHORN, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. *In: Tropical trees as living systems.* Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (eds.). Cambridge Univ. Pres. Cambridge. Pp. 617-638.
- HARTSHORN, G. S. 1989. Gap-Pahase dynamics and tropical tree species richness. *In: Tropical forest.* Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (eds.). Academic Press Limited. Cambridge. pp. 65-73.
- HIGH PERFORMANCE SYSTEMS INCORPORATED. 1998. STELLA Research 5.1.1. Hanover, NH.
- HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. 1987. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. *In: Colonization, succession and stability.* J. A. Gray, M. J. Grawley y P. J. Edwards (eds.). The 25th Symposium of the British Ecological Society. London. pp. 395-412.
- LAMPRECHT, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit. Rossdorf. 335 p
- LIU, J.; ASTHON, P. 1995. Individual-based simulation models for forest succession and management. *Forest Ecology and Management.* 73: 157-175.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1985a. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo R. (eds.). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales y Editorial Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México D.F. pp. 241-254.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1985b. Dinámica de renovación natural de las selvas. *In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo R. (eds.). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales y Editorial Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México D.F. pp. 191-235.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1995. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas. *In: Conocimiento y manejo de las selvas de la península de Yucatán.* Delfin G., H., V. Parra T. y C. Echazarreta G. (eds.). Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida. pp. 27-79.
- MIRANDA, F. 1978. Vegetación de la Península de Yucatán. Colegio de Postgraduados-SARH. 271 p.
- NG, F. S. P. 1983. Ecological principles of tropical lowlands rain forest conservation. *In: Tropical rain forest: ecology and management.* Sutton, S. L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds.). Special publication Number 2 of the British Ecological Society. Blackwell Sci. Publ. Oxford. 448 p.
- NÚÑEZ-FARFÁN, J.; DIRZO, R. 1985. Herbivoría y sucesión en una selva perennifolia. *In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.* Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo R. (eds.). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales y Editorial Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México D.F. pp. 313-331.
- OLDEMAN, R. A. A. 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *In: Tropical trees as living systems.* Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (eds.). Cambridge Univ. Pres. Cambridge. pp. 535-560.
- OLDEMAN R., A. A. 1983a. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. *In: Tropical rain forest: ecology and management.* Sutton, S. L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds.). Special publication Number 2 of the British Ecological Society. Blackwell Sci. Publ. Oxford. 448 p.
- OLDEMAN R., A. A. 1983b. The design of ecologically sound agroforest. *In: Plant research and agroforestry.* Hulex P. (ed.). Nairobi, ICRAF. Capitulo 14.
- OLDEMAN, R. A. A. 1987. Forest ecology for silvicultural design. Department of silviculture & Forest Ecology. Wageningen University. 640 p.

- OLDEMAN R., A. A. 1989. Dynamics in tropical rain forests. *In: Tropical forest*. Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (eds.). Academic Press Limited. Cambridge. pp. 3-21.
- PIÑERO, D.; SARUKÁN J. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal Ecology*. 70: 461-472.
- PENNINGTON T.D.; J. SARUKHÁN. 1998. Los árboles tropicales de México. 2ª ed. Fondo de Cultura Económica - UNAM. México. 521 p.
- PUTZ E., F.; MILTON K. 1990. Tasas de mortalidad de los árboles en la isla de barro Colorado. *In: Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Leigh, E. G., A. Stanley R. y D. M. Windsor (eds.). Smithsonian Tropical Research Institute. Balbao, Panamá. pp: 157-162.
- RISWAN S.; ABDULHADI R.. 1992. Succession after disturbance of dowlan mixed forest by shifting agriculture in East Kalimantan, Indonesia. *In: Topical forest in transition*. Goldammer J. G. (ed.). Birkhäuser Verlag Basel. Switzerland. pp. 77-84.
- SCHMITT, K. 1992. Anthro- zoogenic impact on the structure and regeneration of a submontane forest in Kenya. *In: Topical forest in transition*. Goldammer J. G. (ed.). Birkhäuser Verlag Basel. Switzerland. pp. 105-126.
- SWAINE M. D. 1989. Population dynamics of tree species in tropical forests. *In: Tropical forest*. Holm-Nielsen, L.B., I.C. Nielsen y H. Balslev (eds.). Academic Press Limited. London pp. 101-109.
- THOMPSON, J.; PROCTOR J.; SCOTT, D. A.; FRASER, P. J.; MARRS, R. H.; MILLER, R. P.; VIANA V. 1998. Rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil: artificial gaps and plant response to them. *Forest ecology and management*. 102: 305-321.
- UHL, C.; MURPHY. 1981. Composition, structure and regeneration of a tierra firme forest in the Amazon Basin of Venezuela. *Tropical Ecology*. 22(2): 219-237
- VÁZQUEZ-YANES, C. 1980a. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecology*. 21(1): 103-112
- VÁZQUEZ-YANES, C. 1980b. Light quality and seed germination in *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* from a tropical rain forest in Mexico. *Phyton* 38(1):33-35
- VÁZQUEZ-YANES, C.; SMITH, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytology*. 92:477-485
- VÁZQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A.. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus donnell-smithi* y *Piper auritum*. *In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo R. (eds.). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales y Editorial Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México D.F. pp. 241-254
- VÁZQUEZ-YANES, C.; GUEVARA, S. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de arboles de la selva húmeda. *In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Gómez-Pompa A. y S. Del Amo R. (eds.). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales y Editorial Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México D.F. pp. 67-78
- WHITMORE, T.C. 1975. Tropical rain forest of the far east. Oxford Clarendon Press. Londres. 282 pp.
- WHITMORE, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. *In: Tropical trees as living systems*. Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (eds.). Cambridge Univ. Press. Cambridge. pp. 639-655.
- WHITMORE, T.C. 1990. An introduction to tropical rain forest. Oxford Clarendon Press. Londres. 226 p.