

Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación

Miguel Martínez-Ramos

Instituto de Ecología-Campus Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Ap.
Post. 27-3, Xangari 58089, Morelia, Michoacán, México.

mmartine@oikos.unam.mx

En: Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México: Perspectivas desde la Investigación Científica. (K. Oyama y A. Castillo, eds). En proceso. Editorial Siglo XXI, México, D.F.

Resumen

En esta contribución se ejemplifican estudios de ecología de selvas que se llevan a cabo en la Estación de Biología Tropical “Chajul”, localizada hacia la parte sur de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules, en la región Lacandona, Chiapas (México). Se reseña brevemente la historia de esta Estación y se aportan detalles de la investigación que allí se realiza, considerando estudios que abordan niveles crecientes de organización biológica (desde individuos hasta comunidades de plantas organizados en el paisaje) y que se desarrollan bajo escenarios ambientales naturales y de influencia humana. Se enfatiza el conocimiento actual y perspectivas de investigación futuras, que ha nuestro parecer, representan aportes importantes al entendimiento y conservación de la Lacandona, la región que posee la selva húmeda con la mayor extensión e importancia biológica en México.

Summary

This review exemplify studies on tropical rain forest ecology conducted at the Tropical Field Station “Chajul, located to the South of the Biosphere Reserve Montes Azules, in the Lacandon region, Chiapas (Mexico). A brief summary of the Station history is provided and details of current studies are addressed considering ascending levels of biological organization (from individuals up to plant communities at the lanscape), and considering natural and human disturbed environmental scenarios. It is emphasized the knowledge gained and future research perspectives that may be useful for scientific understanding and conservation of the Lacandona, the most extensive and biologically important area of tropical rain forest in México.

Palabras clave: selva húmeda, selva Lacandona, ecología, manejo de recursos, conservación.

I. Introducción

Hacia la parte sur del estado de Chiapas, en la llamada región Lacandona, se localiza la selva húmeda de mayor extensión actual en la República Mexicana (Cuarón, 1997, 2000). Esta selva se continúa hacia Guatemala y es extremadamente rica en especies de plantas y animales (Vázquez-Sánchez y Ramos-Olmos, 1992). Al igual que el resto de la selva húmeda en México, la selva Lacandona ha sido afectada por actividades humanas recientes e históricas. En tiempos prehispánicos, pueblos Mayas y Lacandones se desarrollaron de manera notable dentro del majestuoso ambiente de la selva (De Voss, 1988a; Ekholm, 1992); los remanentes de espléndidos centros ceremoniales, expuestos o aún cubiertos por la vegetación, quedan como testigos de la civilización que allí se desarrolló.

En su parte mexicana, hacia 1940 la selva Lacandona cubría cerca de 15,000 km² pero los procesos de explotación maderera (De Voss, 1988b), deforestación (Cuarón, 1997) y cambio de uso del suelo la han reducido notablemente; se puede estimar que hasta 1990 esta reducción era cercana al 46% (Challenger, 1998). En el análisis más reciente del proceso de deforestación en la región Lacandona, Mendoza y Dirzo (1999) analizaron el estado de conservación de esta selva en su parte mexicana, cuantificando la variación espacial y temporal de tasas de deforestación durante el periodo 1974-1991. Estiman que durante este periodo se perdió un 23% de la cobertura forestal a una tasa promedio de deforestación de 1.6% año⁻¹. Estos datos indican que la Lacandona es una de las zonas tropicales de México con las menores tasas de deforestación. Sin embargo, dada la gran extensión de la zona y la notable variación espacial de las tasas de deforestación (entre 0 y 7% anual), en términos absolutos la magnitud de la deforestación es muy considerable (Cuarón, 1997, 2000).

Con el propósito de resguardar la selva Lacandona, en 1978 el Gobierno de México decretó la creación de la Reserva Integral de la Biósfera de Montes Azules (RIBMA). Esta reserva cubre un área de 331 200 ha en la parte central de la región Lacandona e incluye varias comunidades campesinas en el entorno del área de protección núcleo (Vázquez-Sánchez y Ramos-Olmos, 1992). La importancia de la selva Lacandona ha sido analizada desde varios puntos de vista. Se ha mostrado que esta es la región más diversa de México en lo que respecta a especies de mamíferos, la cual es comparable con la de algunas áreas

de la cuenca Amazónica (Medellín, 1994a). Además, no obstante que la selva Lacandona incluye solo el 0.4% de la superficie del territorio nacional allí ocurre alrededor de un cuarto del total de las especies mexicanas de mamíferos, aves, reptiles, plantas vasculares y mariposas (Lazcano-Barrero *et al.* 1992; Flores y Gerez, 1994). Martínez *et al.* (1995) han documentado para la selva Lacandona la presencia de cerca de 3,000 especies de plantas vasculares y estimaron que su riqueza florística total podría ser un 25% mayor a esta cantidad. Finalmente, existen especies de plantas y animales que en territorio mexicano solamente están representadas en la Lacandona. Un caso extremo de endemismo es el de la planta *Lacandonia schizmatica* que representa a toda una familia (Lacandoniaceae; Martínez y Ramos, 1989). Esto quiere decir que, de perderse la vegetación original de esta región, México perdería una fracción importante de su biota tropical.

Como parte acompañante a los objetivos de conservación de RIBMA, se estableció el de promover la investigación científica en el lugar (Vázquez-Sánchez y Ramos-Olmos, 1992). Con este propósito, en 1985 surgió, a iniciativa de la Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología (SEDUE) la Estación de Investigación Científica “Chajul”, ubicada en la parte sur de la reserva de Montes Azules (Figura 1). Pasando por una etapa primaria de baja actividad y abandono, no fue sino hasta el inicio de la presente década que la investigación científica comenzó a crecer en Chajul en gran medida gracias al apoyo de instituciones académicas, en particular del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y organizaciones no gubernamentales (Conservación Internacional, Espacios Naturales). Con el tiempo, esta unidad de investigación se ha convertido en un sitio de investigación importante para los estudios ecológicos de la selva húmeda en México.

La Estación Chajul ofrece inigualables ventajas para el estudio de la selva húmeda. En primer lugar, se encuentra en un área donde los procesos naturales que rigen la vida en la selva no han sido alterados por actividades humanas, al menos desde hace más de medio siglo, tiempo en el que terminó la actividad chiclera que ocurría a pequeña escala en algunas partes de esta localidad (Challenger, 1998). Un segundo aspecto es que en paisajes de cientos de kilómetros cuadrados se encuentra un ambiente fuertemente variable en suelos y topografía bajo un mismo (o casi mismo) clima. En este escenario se desenvuelven

distintas comunidades biológicas que parecen responder diferencialmente a estas variantes ambientales.

Un tercer aspecto importante de considerar en Chajul es la colindancia que existe entre la selva protegida por RIBMA y Marqués de Comillas (hacia el este del río Lacantún; Figura 1), región bajo un reciente desarrollo de comunidades campesinas que han creado un rico mosaico de sistemas agropecuarios (Vázquez-Sánchez-Olmos, 1992; Challenger, 1998). Estas áreas vecinas compartían hace no más de tres décadas los mismos escenarios ambientales (clima, suelo, topografía) y las mismas comunidades bióticas. De esta manera, ahora es posible estudiar, casi con el poder de la replicación experimental, el efecto de la perturbación humana sobre los atributos ecológicos de la selva. Un cuarto aspecto, y quizás el más importante, es que en la región de influencia de la Estación Chajul se presenta la gran posibilidad de desarrollar esfuerzos conjuntos entre comunidades campesinas, académicas y de gobierno dirigidos a desarrollar y establecer formas de manejo de recursos naturales con bases ecológicas.

En esta contribución expongo aspectos del estado de conocimiento ecológico que se tiene sobre la selva húmeda en la región Lacandona, en el entorno a la Estación Chajul siguiendo dos ejes de principales de análisis: i) a través de niveles crecientes de organización biológica, desde el nivel organismico hasta el de comunidades bióticas estructuradas en el paisaje y ii) a través del gradiente de perturbación antrópica. Por un lado, esta contribución hace el esfuerzo de conjuntar, en un contexto ecológico, el conocimiento biológico que se tiene de la región. Por otro lado, se trata de destacar estudios que representan contribuciones importantes para la conservación y manejo de recursos naturales de la selva y la posible recuperación de este ecosistema en áreas alteradas por acciones antrópicas. A lo largo del trabajo se subrayan perspectivas de estudio que, a mi parecer, pueden brindar piezas de conocimiento científico de alto valor básico y aplicado.

II. Ecología de la selva en su ambiente natural

En última instancia, la abundancia y distribución de los seres vivos depende de la realización del potencial de incremento exponencial innato que estos poseen. Entender cuáles son los factores que limitan este potencial y el papel que juegan estos en la evolución

orgánica es un reto en la investigación ecológica básica. La incorporación de este conocimiento a programas de manejo de recursos naturales, por otro lado, puede ser de enorme beneficio social y ambiental. Como en cualquier otro ecosistema, el desempeño funcional y demográfico de los individuos está mediado por la red de interacciones que estos guardan con su entorno abiótico y biótico (Begon *et al.*, 1986). Quizás más que en ningún otro sistema biológico, en la selva húmeda el comportamiento demográfico de plantas y animales se encuentra en gran medida condicionado por organismos que les compiten, los depredan o que favorecen su capacidad para dejar descendientes. Las consecuencias ecológicas de tales interacciones bióticas, sin embargo, se encuentran mediadas por las condiciones físico-químicas y por la cantidad y calidad de los recursos disponibles, factores abióticos que ejercen una fuerte influencia sobre el metabolismo de los organismos.

II. 1. El ambiente abiótico

El paisaje en Chajul ha sido moldeado por procesos geológicos muy dinámicos. Fuertes gradientes edáficos, topográficos e hidrológicos se entremezclan en este paisaje. La base geológica de la región la constituyen rocas calizas que emergieron durante el Cretácico. El clima cálido húmedo (precipitación promedio anual ca. 3,000 mm y temperatura media anual de 22 °C.), la actividad del ecosistema de selva, la dinámica de plegamiento y fracturación geológica, asociada a la infiltración y el flujo subterráneo del agua, han contribuido al desarrollo de cuerpos en proceso de carstificación y un sistema rico en depresiones producto de la disolución de la roca caliza (García-Gil y Lugo, 1991). Todo este conjunto de variantes geomorfológicas e hídricas han dado lugar a un ambiente físico heterogéneo.

El río Lacantún juega un papel muy importante sobre la dinámica de las comunidades de plantas y animales encontradas en sus márgenes. Sufre fluctuaciones en el nivel de las aguas con la estacionalidad de las lluvias, que en ocasiones superan los 5 m sobre su nivel basal. En la época de lluvias, la creciente del río suele bañar sus márgenes, aportando sedimentos que enriquecen y hacen fértil el suelo. A intervalos de 4 a 7 años, quizás reflejando la ocurrencia de años de El Niño, el aumento en el nivel del agua produce

desbordamientos, en algunos puntos cubriendo áreas de más de medio kilómetro desde la orilla del río. La altitud al nivel del mar del margen del río junto a la Estación-Chajul es de 110 metros. Las partes más altas en las dos serranías vecinas (Cordón Chaquistero y Sierra de Xanacub) a Chajul se elevan a no más 800 m.s.n.m.

Como resultados de la actividad hidrológica y de geomorfología en la región Lacandona, en el entorno a la Estación-Chajul ocurren variantes ambientales que pueden diferenciarse en al menos cuatro grandes unidades (Siebe et al., 1997). 1) TA = terrazas aluviales, áreas encontrados a lo largo de los márgenes de los ríos (Lacantún, San Pedro y Tzendales) de topografía plana. En esta área se han encontrado vestigios (restos de cerámica) de actividad humana que se remontan al periodo preclásico Maya (ca. 1300 d.c; fechados según T. Pérez del Instituto de Investigaciones Filológicas de la UNAM). 2) PI = planicies de inundación, meandros viejos del río Lacantún o sitios en márgenes de ríos que permanecen inundados durante la época de lluvias. 3) LO = lomeríos bajos, áreas con paisaje de topografía irregular, conformado por pequeños valles y elevaciones que fluctúan de 30–70 m de altura, con suelo de arenisca o lutita; en algunos lomos se han encontrado fragmentos de cerámica semejantes a los encontrados en las terrazas aluviales. 4) SK = sierra cárstica, áreas de montaña (300-800 m.s.n.m) con abundante roca calcárea expuesta, en proceso de carstificación, terreno muy heterogéneo, de pendientes fuertes y suelo de rendzinas.

En un estudio preliminar, Siebe *et al.* (1995) distinguieron variantes del suelo dentro de las anteriores unidades ambientales. La Figura 2a muestra una ordenación de sitios, en los que se llevó a cabo la caracterización del suelo a través de perfiles, considerando 11 variables físicas y químicas del mismo. Los dos componentes principales de la ordenación explicaron el 84% de la variación presente entre los sitios. Puede notarse que en las terrazas aluviales ocurre el suelo con las mejores condiciones para el crecimiento de las plantas (mayor disponibilidad de fósforo y nitrógeno, materia orgánica, bases intercambiables y disponibilidad y retención de agua) mientras que en los lomeríos bajos ocurre el suelo con la menor calidad (bajo nivel de fósforo, pobre aireación y, en algunos sitios, una elevada concentración de aluminio). Las planicies de inundación presentan problemas de un suelo hidromórfico (anoxia) y la sierra cárstica poseen un suelo de baja cantidad de nitrógeno total. La Figura 2b muestra una relación positiva entre la profundidad del suelo (i.e., zona

potencial de raíces) con la cantidad de humus, nitrógeno total y disponibilidad (retención) de agua. Los suelos en las terrazas aluviales son los más profundos y aquellos en los lomeríos y, sobre todo, en la sierra cárstica los más someros.

Otros estudios, encaminados a caracterizar el ambiente lumínico del sotobosque se encuentran en desarrollo. Resultados preliminares indican que el ambiente de luz presente en el sotobosque (a un metro sobre el nivel del suelo) es espacialmente más variable en los lomeríos bajos y planicies de inundación que en las terrazas aluviales, lo cuál se asocia a una mayor dinámica de caída de árboles en las dos primeras unidades ambientales (Carrillo, 2000; Martínez-Ramos y Bruegel, en prep.).

II.2. El ambiente biótico

A la escala de una hectárea, la riqueza de especies en la comunidad de árboles ($DAP \geq 10$ cm) en Chajul (cerca de 100 especies) es mayor que aquella registrada en Los Tuxtlas, similar a la reportada en selvas de Centroamérica (Barro Colorado, Panamá, y Finca la Selva, Costa Rica) y menor que la encontrada en selvas amazónicas (Martínez-Ramos, 1994). La comunidad de lianas (considerando tallos con $DAP \geq 1$ cm) es también muy diversa (90 especies en 1.2 ha) y tiende a ser más abundante que en otras selvas húmedas de Centro y Sur América (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002). Se han registrado cerca de 15 especies de palmas, pero se desconoce la cantidad de especies por unidad de superficie de otras formas de vida, por ejemplo de epífitas, epífilas, helechos, musgos y hongos. En total, se han registrado más de 130 especies de mamíferos (Medellín, 1994a), más 350 de aves y un número aún desconocido de invertebrados.

II. 2.1. Estudios al nivel de organismos

La teoría de asignación de recursos propone que, bajo un escenario ambiental particular, la selección natural favorece organismos que poseen la mejor estrategia de captura y repartición de recursos entre las funciones de respiración, crecimiento y reproducción (Bazzaz *et al.*, 2000). Cuando algún recurso básico se encuentra reducido en su disponibilidad, la energía destinada a una función necesariamente reduce la energía

disponible para las otras. Bajo las severas condiciones limitantes de luz que operan en el sotobosque de la selva, una estrategia eficiente de captura y uso de recursos lumínicos parece tener un elevado premio selectivo. En este sentido, la defensa de partes que capturan la energía lumínica (estructuras fotosintéticas), así como los mecanismos que compensan la pérdida de tejido fotosintético son parte importante de esta estrategia (Coley et al., 1985; Anten y Ackerly, 2001).

Por un lado, las plantas del sotobosque pueden perder tejido fotosintético al ser dañadas por las ramas, troncos y frutos grandes que con frecuencia caen del dosel del bosque. Por otro lado, estas plantas se encuentran expuestas al ataque de animales herbívoros. Además, algunas plantas de valor ornamental se encuentran sujetas a la cosecha de hojas por actores humanos.

En Chajul se han estudiado las consecuencias funcionales de la pérdida de área foliar en las palmas del sotobosque *Chamaedorea elegans* y *C. oblongata*. Estas palmas alcanzan tallas máximas de 1.3 m y 3.5 m, respectivamente, en longitud del tallo y sus hojas se cosechan de manera intensa, en el sureste de México y Centroamérica, ya que tienen un importante valor comercial (Holdel, 1992; Ramírez, 1997; Frasen, 1999). En un área de sierra cárstica, donde es abundante *C. elegans*, y en un área de lomerío bajo, se estableció un sistema experimental con el cuál se ha estudiado los efectos de defoliación sobre funciones fisiológicas, en particular sobre los mecanismos de compensación a la pérdida de hojas. Tanto en el campo como en condiciones controladas de invernadero (solo *C. elegans*), se establecieron cinco niveles de defoliación (0, 33, 50, 66 y 100%), los cuales se mantuvieron durante tres años en el caso de *C. elegans*, y dos años en el caso de *C. oblongata*, a través de defoliaciones sostenidas, aplicadas cada seis meses. Para cada tratamiento, se tiene en observación permanente una población de aproximadamente 300 individuos adultos (Ackerly et al., 2002).

Los experimentos mostraron la existencia de cuatro mecanismos que permiten compensar la pérdida de área foliar por defoliación (Ackerly y Anten, 2001; Ackerly et al., 2002). El primer mecanismo ocurrió al aumentar la cantidad de luz que reciben las hojas remanentes al quedar expuestas con la defoliación. Este aumento de luz permite que la tasa de ganancia de carbono aumente dado que las hojas remanentes se encontraban por debajo del nivel de saturación lumínica. El segundo mecanismo se produjo por un aumento

intrínseco de la actividad fotosintética, probablemente porque el cociente entre el área foliar y biomasa de raíces disminuye con la defoliación y, por lo tanto, la cantidad de recursos (e.g., nitrógeno, fósforo, agua) útiles a la función fotosintética aumenta por unidad de área foliar. Un tercer mecanismo ocurrió por la reasignación activa de recursos de reserva, almacenados en raíces u otras estructuras de la planta, hacia la formación de hojas nuevas.

El cuarto mecanismo resultó de cambios producidos por la defoliación sobre las relaciones alométricas de la planta, principalmente de aquella que ocurre entre la tasa relativa de crecimiento (RGR, por sus siglas en inglés) y el tamaño de la planta. Como regla general, el RGR disminuye a medida que una planta aumenta en biomasa. La tasa relativa de crecimiento depende de la relación:

$$\text{RGR} = \text{LAR} (\text{cociente de área foliar}) \times \text{NAR} (\text{tasa de asimilación neta})$$

donde LAR es el área foliar (AF) por unidad de peso de la planta (PP) y NAR la tasa neta de asimilación de carbono por unidad de área foliar. En LAR existe un componente alométrico ($\text{LAR} = \text{AF}/\text{PP}$) en el que AF cambia con una dimensión cuadrática mientras que PP lo hace con una dimensión cúbica. Por lo tanto, dado un valor constante de NAR (que no depende de PP), al aumentar el tamaño de una planta, RGR disminuye debido a que LAR también disminuye. Por lo tanto, cuando una planta pierde área foliar el valor de LAR aumenta y, en consecuencia, aumenta la tasa relativa de crecimiento.

De los cuatro mecanismos anteriores, la reasignación de recursos desde las partes no fotosintéticas a la producción de hojas nuevas representa la respuesta compensatoria más importante a la pérdida de tejido fotosintético en *C. elegans* (Anten y Ackerly, 2001; Ackerly *et al.*, 2002). Con base en los resultados obtenidos de este experimento de defoliación, se encontró que el nivel de 66% de remoción foliar maximiza la cantidad de hojas que se pueden de la planta. Sin embargo, dado que la defoliación por encima del 50% disminuye significativamente el tamaño de las hojas, y por lo tanto disminuye el valor comercial de las mismas, el nivel óptima de cosecha se reduce al nivel de 50% (Ackerly, Anten y Martínez-Ramos, en preparación).

Otros estudios desarrollado en Chajul al nivel de la ecología de organismos han explorado la relación entre las defensas anti-herbívoras, los niveles de herbivoría y el

desempeño de plántulas y individuos jóvenes de árboles con historias de vida contrastantes (Boege, 1999; Del Val 1999).

II.2.2. Estudios al nivel poblacional

En Chajul se desarrollan estudios encaminados a describir y entender las bases ecológicas de la dinámica de poblaciones de plantas tropicales. Estos estudios demográficos se han enfocado en especies que desempeñan un papel importante en la estructura de la comunidad de árboles o que tienen un valor utilitario actual o potencial. Las especies seleccionadas se utilizan como sistemas de estudio de fenómenos que pueden afectar la persistencia de las especies con diferentes historias de vida, tanto bajo condiciones naturales como bajo escenarios hipotéticos de manejo. Este análisis de las poblaciones se lleva a cabo considerando los gradientes de suelo y topografía que existen a nivel del paisaje.

En 1994, en las terrazas aluviales, planicies de inundación, lomeríos bajos y en la sierra cárstica se establecieron de 3 a 5 parcelas permanentes de observación de 20 x 250 m (0.5 ha, Martínez-Ramos y colaboradores, en prep.). La distancia mínima entre las parcelas fue de 3 km y la máxima de cerca de 30 km. Se eligió una forma alargada de las parcelas con el propósito de incorporar los diferentes microambientes (por ejemplo de luz, microrelieve, nutrimentos del suelo) y variantes de la estructura de la comunidad de plantas que se generan con la dinámica de regeneración natural de la selva; generalmente, tales variaciones quedan representados en distancias de 100 más metros en línea recta (Martínez-Ramos, 1985, 1994). En cada parcela se censaron a todos los árboles ≥ 10 cm de diámetro del tronco a la altura del pecho (1.3 m por arriba del suelo, DAP), registrando su identidad y DAP. Además, se censaron plántulas (plantas de 10 a 100 m de altura) y árboles jóvenes (DAP ≤ 10 cm) en sub-parcelas distribuidas al azar dentro de cada sitio de estudio (Carrillo, 2000). Asimismo, se censaron poblaciones de lianas (DAP ≥ 1 cm) en subsitios distribuidas al azar dentro de ocho parcelas representativas de las cuatro unidades ambientales arriba señaladas (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002).

Patrones poblacionales.- La mayoría de las especies arbóreas registradas en las 7 ha censadas poseen una densidad de población baja. Cerca de un tercio de un total de 271

especies exhibieron una densidad de árboles con $DAP \geq 10$ cm menor que 0.2 ind ha^{-1} , es decir un individuo cada cinco hectáreas y el 75% de las especies se registró una densidad menor que 1.6 individuos por hectárea; sólo el 1.5% de las especies mostraron densidades mayores que 25 ind ha^{-1} . Para la mayoría de las especies, este componente de rareza estuvo acompañado de una distribución espacial restringida. Un tercio de las especies se registraron en una sola parcela (menos del 10% del área total censada), 75% en un tercio del área de censo total y solo dos especies se registraron en más del 90% de esta superficie (Martínez-Ramos *et al.*, en prep.).

Una situación muy parecida se observó para las poblaciones de lianas. De un total de 90 especies registradas en 1.2 ha de censo, treinta por ciento mostraron una densidad menor que seis tallos ha^{-1} y sólo 15% tuvieron más de 60 tallos ha^{-1} . Las poblaciones de lianas mostraron un patrón espacial muy agregado; sesenta especies se encontraron concentradas en tan sólo un 5% del área censada y las especies con mayor amplitud de distribución se encontraron en no más del 30% de tal área (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002).

Las poblaciones de mayor densidad, tanto de árboles como de lianas, poseen una distribución heterogénea a través del mosaico ambiental presente en el paisaje. Entre los árboles dominantes, definidos como aquellos cuyas poblaciones poseen una densidad mayor que 20 individuos con $DAP \geq 10$ cm en 7 ha, *Dialium guianense* (Leguminosae) tiene su mayor abundancia en los lomeríos bajos, *Licania platypus* (Rosidae) en las terrazas aluviales, *Manilkara sapota* (Sapotaceae) en la sierra cárstica y *Bravaisia intergerrima* (Acanthaceae) en las planicies inundables (Martínez-Ramos *et al.* en prep.). Entre las lianas dominantes, *Arrabidaea verrucosa* (Bignonaceae) es significativamente más abundante en las terrazas aluviales, *Cydista diversifolia* (Bignonaceae) en los lomeríos bajos, *Thinouia myriantha* (Sapindaceae) en la sierra kárstica y *Zesmenia serrata* (Compositae) en la planicie inundable (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002).

Además, muchas de estas especies muestran un patrón espacial agregado a la escala de decenas de metros cuadrados, sugiriendo que las poblaciones tienen también una afinidad por micro ambientes particulares (Salinas y Martínez-Ramos, en prep.). Por ejemplo, las especies sucesionalmente tempranas (i.e., árboles pioneros *sensu* Whitmore, 1989) exhiben el mayor grado de agregación a la escala de 25 a 100 m^2 , presumiblemente

reflejando su fuerte afinidad por los claros que se forman en dosel de la selva por la caída natural de árboles y que en su mayoría tienen esta área (M. Martínez-Ramos, datos no publicados). Las poblaciones de especies primarias (o persistentes) exhiben mayor grado de agregación en los sitios con terreno topográficamente irregular (en lomeríos bajos pero sobre todo en la sierra cárstica) o en los sitios en los que el dosel de la selva es muy irregular (por ejemplo, en las planicies de inundación), lo cuál sugiere una relación importante entre la distribución espacial de los individuos y el grado de heterogeneidad del ambiente de suelo y de disponibilidad lumínica en el sotobosque (Salinas y Martínez-Ramos, en preparación).

Estos estudios muestran que en Chajul la mayoría de las poblaciones de árboles y lianas en Chajul se caracterizan por su rareza de individuos, su estrecha amplitud espacial y su afinidad por hábitats particulares a los niveles de paisaje y local.

Exploración de factores causales de patrones demográficos.- Desde hace ya varias décadas, los trabajos de Janzen (1969, 1970, 1971) y otros investigadores (por ejemplo, Dirzo, 1984, 1987; Augspurger, 1984) han resaltado el importante papel que juegan agentes bióticos (por ejemplo, herbívoros y patógenos) en el derrotero demográfico de las plantas, especialmente durante las fases tempranas del ciclo de vida. La reducción numérica que sufren las poblaciones en estas etapas es severa y ésta puede afectar la dinámica de toda la población (Harper, 1977; Sarukhán, 1978, 1980; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). En esta sección se muestran ejemplos de estudios realizados en Chajul, dirigidos a explorar el papel jugado por enemigos naturales como determinantes de atributos demográficos de las plantas en sus fases iniciales de vida.

Ramos (2000) y Paz (datos no publicados) exploraron el papel jugado por la dispersión y remoción de semillas por mamíferos en la notable variación espacial de abundancia que muestran las especies arbóreas en Chajul a nivel del paisaje. Como sistema de estudio se usaron semillas de *Dialium guianense*, *Brosimum costaricanum* (Moraceae) y *Manilkara chicle* (Sapotaceae). Estas especies producen semillas grandes (> 2 cm de ancho) que son dispersadas por aves y mamíferos aunque una gran cantidad de ellas caen bajo o en las cercanías del árbol progenitor. Las poblaciones tanto de plántulas como de árboles grandes de *D. guianense* y *B. costaricanum* son más abundante en los lomeríos. En

contraste, la población de *M. chicle* es común en la sierra cárstica pero se encuentra virtualmente ausente en las otras unidades ambientales.

Se introdujeron semillas de las tres especies en sitios representativos del lomerío bajo, terraza aluvial y sierra cárstica. Para evaluar si la dispersión de semillas confiere ventajas para escapar de la remoción, las semillas se dispusieron en tres densidades: aisladas, en grupos de 25 y en grupos de 50 semillas. En las tres especies, las semillas aisladas sufrieron un nivel de remoción que fue significativamente más baja que aquella de las semillas dispuestas de manera agrupada. Este resultado indica que las semillas que son dispersadas lejos de los agregados de semillas, que se encuentran bajo la cobertura de la planta materna, poseen mayor probabilidad de sobrevivir a la acción de depredadores de semillas. Las semillas de *D. guianense* fueron las menos removidas mientras que las de *B. costarricanum* fueron las más removidas. Se está averiguando si estas diferencias interespecíficas se deben a que las semillas de la leguminosa poseen medios de defensa (por ejemplo, metabolitos secundarios) que las otras dos especies carecen.

La remoción de semillas de *M. chicle* y de *D. guianense* fue mayor en los hábitats donde estas especies presentan mayor densidad de población. Este resultado sugiere que en estas dos especies la remoción de semillas jugará un papel de regulación de la población a nivel del paisaje. En contraste, *B. costarricanum* sufrió mayor remoción en el hábitat donde es menos común (sierra cárstica). En este caso, los resultados sugieren que la remoción de semillas actúa como un factor que limita la distribución, pero que no regula la población, de esta especie a nivel del paisaje.

Este estudio muestra que la remoción (depredación) de semillas por vertebrados no juega un papel general como determinante de la variación en la abundancia mostrada por las poblaciones de árboles entre las unidades ambientales a nivel del paisaje. Existen otras posibles explicaciones a los patrones de abundancia de las especies. Por ejemplo, es posible que la baja abundancia de *M. chicle* en las terrazas aluviales se debe a que existen factores que limitan su dispersión hacia ese hábitat, donde se registró la menor remoción de semillas. Otra posibilidad es que aún cuando las semillas arriben a ese ambiente existen otros factores de mortalidad que eliminan a las plántulas que logran emerger. Una situación parecida puede ocurrir con *D. guianense* en la sierra cárstica, donde sufrió la menor tasa de remoción. En contraste, en el caso de *B. costarricanum* es posible que los depredadores de

semillas tiendan a limitar su abundancia en la sierra cárstica; sin embargo, para apoyar esta idea se debe verificar que la dispersión de semillas ocurre sin limitaciones hacia ese hábitat.

En otro estudio, Dirzo (en prep.) exploró a través de experimentos en que medida los vertebrados folívoros afectan la sobrevivencia de plántulas. Sembró plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), simulando densidades máximas encontradas bajo condiciones naturales (aprox. 100 ind m⁻²). Estableció dos tratamientos: exclusión (usando encierros de 1 x 2 m con paredes de 1 m de alto de malla de alambre de 2.5 cm de apertura) y exposición a herbívoros. Después de dos años encontró una sobrevivencia significativamente mayor en las plántulas excluidas. Este resultado muestra el papel crucial que juega la fauna de herbívoros vertebrados sobre el potencial regenerativo de las poblaciones de árboles en Chajul.

Dinámica de las poblaciones.- El registro de eventos demográficos a largo plazo provee la información requerida para el estudio de la dinámica de poblaciones de organismos longevos. Las poblaciones de árboles censadas en las 14 parcelas de 0.5 ha, arriba señaladas, se han seguido desde 1994 con un programa de registros anuales de sobrevivencia, crecimiento y reclutamiento (es decir, árboles que alcanzan la talla de 10 cm DAP). Los estudios en Chajul están dirigidos a: i) evaluar el papel que juegan los procesos demográficos (estocásticos y determinísticos) en la dinámica de poblaciones de plantas y ii) a explorar cuáles son los factores causales de estos procesos.

Las especies que tienen una densidad de población reducida confrontan una serie de riesgos de extinción local. Por un lado, las poblaciones raras son vulnerables a variaciones temporales del ambiente. Así, un evento esporádico que aumente la tasa de mortalidad, disminuya la tasa de natalidad, o ambas, puede ser suficiente para eliminar a una población conformada por pocos individuos (Menges, 1992; Álvarez-Buylla *et al.*, 1996). Teóricamente, estas poblaciones pueden mantenerse por un flujo de migración y extinguirse si este flujo se interrumpe (Hansky y Gilpin, 1997). Las poblaciones en crecimiento funcionan como fuente de individuos para poblaciones periféricas en proceso de disminución. La fragmentación de las poblaciones, ocasionada por la deforestación, reduce la densidad de las poblaciones al aumentar la tasa de mortalidad (Laurans *et al.*, 2000) y

puede impedir o disminuir el flujo de individuos entre poblaciones, lo cual aumenta el riesgo de extinción (Álvarez-Buylla *et al.*, 1996).

Con el propósito de explorar posibles consecuencias de perturbaciones severas sobre el riesgo de extinción local, con la base de datos demográficos que se genera en las parcelas permanentes en Chajul, se están desarrollando modelos poblacionales que simulan la dinámica de poblaciones en ambientes temporalmente variables. Este modelo tiene la siguiente forma general:

$$V_{t+1} = M(t) V_t + R_i(t) \dots\dots\dots(1)$$

V_{t+1} es un vector que define el número de individuos por unidad de área para categorías crecientes de diámetro a la altura del pecho (DAP , 1.3 m sobre el nivel del suelo) en el tiempo $t+1$. $M(t)$ define una matriz de probabilidades de transición entre las categorías de DAP, las cuales cambian (dentro de un ámbito de valores definido) de manera aleatoria con el tiempo. V_t es un vector que representa la densidad de individuos en cada categoría de DAP al tiempo inicial (t). Finalmente, $R_i(t)$ define la tasa *per capita* de árboles reclutados (es decir, aquellos que ingresan a la primera categoría de DAP) durante el intervalo de tiempo de t a $t+1$; este parámetro también varía de manera aleatoria a través del tiempo (ver más detalles en Caja 1).

El modelo descrito puede usarse para explorar la sensibilidad de las poblaciones a varias fuentes de variación demográfica, incluyendo: cambios en la densidad de la población, cambios en las probabilidades de transición entre estadios de vida y cambios en la tasa de reclutamiento. Un cambio en la densidad de la población puede producirse, por ejemplo, por la tala de árboles, mientras que cambios en la probabilidad de transición y/o reclutamiento resultaría de efectos producidos por un cambio ambiental sobre el desempeño demográfico de los individuos.

Densidad de población y riesgo de extinción. Un producto importante que puede obtenerse del modelo anterior es la probabilidad de extinción de la población (*PE*), calculada para un intervalo de tiempo dado. Esta probabilidad se obtiene proyectando la población a través del tiempo y repitiendo esta proyección n veces. En cada proyección se registra si la población se redujo a 0 individuos (extinción) o si persistió con al menos uno. Definimos

PE como el cociente entre el número de proyecciones en el que la densidad fue igual a cero (P_0) entre el número total de proyecciones (P_T), es decir, $PE = P_0/P_T$.

Existen múltiples factores por los cuales las tasas de transición y de reclutamiento pueden variar de un tiempo a otro. Bajo condiciones naturales, fenómenos climatológicos adversos aumentan la tasa de mortalidad, disminuyen el crecimiento de los árboles (Condit *et al.*, 1995) y/o disminuyen la actividad reproductora de los mismos (Wright *et al.*, 1999). Un manejo forestal intermitente puede obliterar la tasa de reclutamiento. Por ejemplo, la tala de árboles maderables no solo ocasiona un aumento en las tasas de mortalidad de árboles grandes sino también produce daños severos a la fracción regenerativa de las poblaciones (Whitmore, 1984). En selvas fragmentadas, el reclutamiento de plántulas disminuye, posiblemente porque en los fragmentos la actividad reproductiva y/o polinización de los árboles disminuye, o bien porque el flujo de semillas por dispersión se interrumpe (Benitez-Malvido, 1998). Por otro lado, cambios temporales en la tasa de apertura de claros por la caída de árboles, correlacionados a su vez con cambios meteorológicos (Martínez-Ramos *et al.*, 1988), producen variaciones en la tasa de reclutamiento de árboles que dependen de los claros para su establecimiento y desarrollo (Álvarez-Buylla, 1994)

Para mostrar el uso del modelo 1, emplearé tres especies abundante en las parcelas permanentes que estudiamos en Chajul y que representan un gradiente de historias de vida: *Cecropia peltata* (tasas elevadas de mortalidad, crecimiento y reclutamiento), *Ampelocera hotleii* (Ulamaceae; tasas demográficas moderadas) y *Dialium guinanse* (tasas demográficas lentas). En estos casos utilizamos 200 iteraciones por proyección (cada iteración simulando un periodo de 3 años) y 500 proyecciones. La Figura 3 muestra la sensibilidad de PE a cambios en la tasa promedio de reclutamiento y a cambios en la densidad de la población (ind ha^{-1} ; árboles con $\text{DAP} \geq 10$ cm). Los valores de $R_i(t)$ se presentan en una escala relativa respecto a la tasa de reclutamiento que mantendría en equilibrio a la población (es decir $\lambda = 1$) bajo un escenario ambiental fijo, indicado con el valor de $R_i = 0$.

En las tres especies, para un mismo valor de $R_i(t)$, el riesgo de extinción aumenta a medida que la densidad de la población disminuye (Figura 3). Este resultado sugiere que la reducción en densidad de la población aumenta el riesgo de extinción a mediano plazo. En

segundo lugar, el riesgo de extinción aumenta con la velocidad de las tasas demográficas. Así, para una densidad de 1 ind ha^{-1} y $R_i(t) = 0$, *C. obtusifolia*, la especie con las tasas demográficas más rápidas, tiene un riesgo de extinción prácticamente del 100%, mientras que en *D. guianense*, la especie con las tasas demográficas más lentas, el riesgo de extinción es de sólo 20% (Figura 3). Esto implica que, en ausencia de reclutamiento, las poblaciones con tasas elevadas de mortalidad tienden a extinguirse con mayor rapidez que las poblaciones con tasas lentas de mortalidad (i.e., de longevidad prolongada).

La Figura 3 también muestra que en la población con tasas demográficas rápidas la probabilidad de extinción es mucho más sensible a cambios en $R_i(t)$ que en poblaciones con tasas demográficas lentas. Este resultado ayuda a explicar el porqué las poblaciones de árboles pioneros, tales como *Cecropia peltata*, cuyas tasas de reclutamiento de individuos varían fuertemente con la dinámica de formación de claros, tienden a presentar patrones fugaces a través del espacio y tiempo (Hubbell y Foster, 1986; Álvarez-Buylla, 1994). Por el contrario, las especies que reclutan individuos en la sombra a tasas lentas y que son menos variables en espacio y tiempo, muestran mayor homogeneidad espacial y persistencia temporal (Hubbell y Foster, 1986).

Demografía y manejo de recursos maderables.- Otros modelos demográficos, semejantes al modelo 1, pero definidos para probabilidades de transición constantes, se están desarrollando con el propósito de explorar el efecto potencial de la tala sostenida sobre la dinámica de poblaciones de árboles (Martínez Ramos, en prep.). El modelo supone que el programa de manejo no incluye ninguna práctica que estimule la regeneración de la población, es decir, no existe ningún esfuerzo para compensar la pérdida de árboles debido a la tala. Una variable de respuesta de este modelo, que es útil para evaluar el impacto demográfico del manejo forestal, es el tiempo transcurrido desde que se inicia la tala hasta que la población se extingue, es decir, se agota el recurso, en el área manejada.

La Figura 4 muestra resultados de la aplicación de este modelo para el caso del árbol dominante *Dialium guianense*, cuya madera es comercialmente apreciada (González 2000). Se simularon varios regímenes de tala sostenida de árboles ($\text{DAP} \geq 40 \text{ cm}$) que difieren en la proporción de árboles talados por hectárea (nivel de extracción) y en la frecuencia de la extracción (arbitrariamente, diferenciados en intervalos de descanso de tres

años). La densidad de la población inicial de árboles de *D. guianense* fue de 110 individuos con $DAP \geq 10$ cm, que es equivalente a la densidad por hectárea máxima encontrada en las parcelas estudiadas en Chajul. El tiempo a la extinción disminuyó exponencialmente con el nivel de extracción. Así, una tala del 8% de los árboles con $DAP \geq 10$ cm, repetida cada tres años, llevaría a la extinción a la población en menos de 30 años. A bajas intensidades de extracción ($< 6\%$), aumentar el intervalo de descanso entre años de extracción retarda notablemente el tiempo en el que se agota el recurso. Sin embargo, si la extracción es muy intensa ($> 16\%$) el tiempo a la extinción es muy corto, independientemente del intervalo de tiempo transcurrido entre extracciones (Figura 4).

Los resultados anteriores sugieren que en poblaciones de árboles de lento crecimiento (i.e., de madera dura), como es el caso de *D. guianense*, una cosecha ecológicamente sostenible debería incluir: i) un programa de tala a intensidades relativas bajas, que en el caso ilustrado oscila entre el 1 y 2%, ii) intervalos inter-cosecha prolongados, por ejemplo, una tala del 1% a intervalos de 9 años permitiría un manejo a través de varios siglos (Figura 4) y iii) un programa de regeneración de árboles jóvenes dirigido a compensar las pérdidas numéricas producidas por la cosecha de árboles. Otros análisis basados en nuestros modelos sugieren que la cantidad de reclutas necesarios para mantener a la población en equilibrio aumenta exponencialmente con el nivel de extracción (función inversa a la mostrada en la Figura 4). Por lo tanto, la inversión económica que se requeriría para lograr una cosecha óptima y sustentable, es decir, manteniendo a la población en equilibrio, podría aumentar también de manera exponencial a medida que la tasa de tala de árboles es mayor (Martínez Ramos, en prep.).

El caso de productos no maderables.- En Chajul se estudia poblaciones naturales de palmas que son explotadas para la comercialización de sus hojas y semillas. La idea es encontrar formas de manejo ecológicamente sostenibles que maximicen la cosecha de recursos y minimicen los riesgos de extinción de las poblaciones manejadas. Un criterio para el manejo sostenible es el de encontrar niveles de extracción bajo los cuales la tasa finita de crecimiento de la población (λ , definida como la proporción de aumento de la población en el periodo de un año) sea igual o mayor que 1. Estos valores de λ indican la persistencia del recurso manejado.

A través de experimentos de defoliación llevados a cabo por D. Ackerly, N. Anten y M. Martínez-Ramos en las palmas *Chamaedorea elegans* y *Ch. oblongata*, antes mencionados, se estudiaron las consecuencias demográficas de la cosecha de hojas, considerando los tratamientos de defoliación de 0%, 33%, 50%, 66% y 100% de las hojas en pie, aplicados cada seis meses durante el lapso de 1997-2000, en *Ch. elegans*, y de 1998-2000 en *Ch. oblongata*. En una parcela de observación permanente común de 1.2 ha, cada tratamiento se aplicó al azar a una población de 300 individuos (con más de 10 cm de altura del tallo), los cuales fueron marcados y seguidos, registrando su sobrevivencia, crecimiento y reproducción a través de censos semestrales. Para obtener información demográfica de los individuos < 10 cm de altura, no sujetos a defoliación, incluyendo plántulas, en la parcela se marcó y siguió una población de más de 100 individuos por especie.

La información demográfica obtenida por tratamiento se usó para obtener estimados de λ a través de modelos matriciales de proyección lineal (Caswell, 2001). En total, considerando los cinco tratamientos de defoliación y los 2-3 años de estudio, se obtuvieron 15 valores de λ para *Chamaedorea elegans* y 10 para *Ch. oblongata*. En ambas especies, λ fue mayor que 1 bajo condiciones naturales y disminuyó al aumentar el nivel de defoliación. Los regímenes de defoliación que superaron la cosecha del 50% de hojas produjeron valores de λ menores que 1. El mayor valor de elasticidad de λ en ambas especies ocurrió en la sobrevivencia de las palmas de mayor tamaño. Solo el nivel de defoliación del 100% aumentó de manera significativa la tasa de mortalidad de las palmas grandes. Así, un nivel de extracción equivalente al 66% de las hojas cada seis meses extinguiría en una población de 1,000 palmas adultas, densidad encontrada en 1 ha en Chajul, en cerca de 60 años. Junto con un análisis socioeconómico, los resultados de estos estudios se están empleando en el desarrollo de modelos de uso sustentable de poblaciones de *Chamaedorea* (Fransen, 1999).

II.2.3. Estudios al nivel de las comunidades

Como se mostró en la sección anterior, en Chajul muchas poblaciones de plantas muestran una distribución y abundancia variable que responde a los gradientes ambientales encontrados en el paisaje. ¿En qué medida estos patrones surgen de la respuesta individual

(autoecológica) de las especies? ¿Existen patrones semejantes al nivel de las comunidades y si es así cuál es la contribución de estos patrones a los valores de diversidad de especies encontrados en el paisaje en Chajul? En esta sección describimos ejemplos de estudios que abordan el estudio de plantas al nivel de comunidades, destacando aquellos de interés para la conservación.

Comunidad de árboles y lianas.- En el sistema de 14 parcelas de 0.5 ha antes descritas se ha caracterizado la comunidad de árboles (DAP > 10 cm) y lianas (DAP > 1 cm). En total se han encontrado cerca de 280 especies de árboles (Martínez-Ramos *et al.*, en prep.) y 90 especies de lianas en 7 ha (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002).

La selva húmeda en Chajul exhibe una notable variación a través del paisaje en atributos estructurales y de composición florística de comunidades de árboles y lianas. En las terrazas aluviales y planicies de inundación ocurre la menor densidad de árboles y, en promedio, los árboles de mayor tamaño (> 40 m de altura). En el sotobosque abundan palmas (varias especies de *Chamaedorea*, *Geonoma*, *Bactris*) y plantas herbáceas (especies de Maranthaceae, Zingiberaceae). La mayor abundancia y diversidad de especies de árboles se encuentra en las sierras cársticas y lomeríos bajos, donde dominan árboles de tamaño medio (altura máxima 35 m). En las terrazas aluviales se encuentran las comunidades de árboles más productivas (M. Martínez-Ramos *et al.*, en prep.). En grandes áreas de lomeríos, con suelo de lutitas, ocurre una vegetación sabanoide (vegetación arbórea abierta y dominancia de pastos y ciperáceas en el sotobosque), con muchos elementos arbóreos de selva mediana (presente en áreas vecinas de lomerío bajos) pero de tamaños pequeño (altura máxima 12 m).

Se ha encontrado que la diversidad de especies de árboles muestra una relación parabólica con la productividad, medida como área basal de la comunidad o tasa de crecimiento promedio de los árboles con DAP \geq 10 cm. En sitios de lomerío, con suelo arenoso, ácido y pobre en fósforo, y en las planicies de inundación, con suelo hidromórfico, ocurre la menor productividad y la menor diversidad. Las terrazas aluviales, con los suelos más ricos, presentan la máxima productividad pero también una baja diversidad. En la sierra cárstica y en sitios de lomeríos con suelos de calidad media poseen una productividad intermedia y la máxima diversidad (M. Martínez-Ramos *et al.*, en prep.). La tasa de

perturbación del dosel, ocasionada por la caída natural de árboles y ramas, también parece afectar los niveles locales de diversidad de especies. En sitios con un mismo nivel de productividad, la diversidad aumenta con la tasa de perturbación (M. Martínez-Ramos *et al.*, en prep.).

Los estudios en Chajul indican que la comunidad de lianas parece estar organizada por procesos que difieren de aquellos que organizan a la comunidad de árboles. Por ejemplo, la curva dominancia-diversidad encontrada para la comunidad de lianas se ajusta al modelo geométrico mientras que aquella encontrada para la comunidad de árboles se ajusta el modelo denominado de la “vara partida” (Figura 5). Se ha propuesto que el modelo geométrico representa un proceso secuencial de ocupación de recursos (Gotelli y Graves, 1996). A medida que las especie arriban a un sitio están van ocupando una fracción constante i de los recursos remanentes. Como resultado de este proceso, el valor logarítmico de la biomasa (área basal, abundancia, frecuencia) de las especies disminuye linealmente como función del orden decreciente de importancia de las especies (porcentaje que contribuye al total de biomasa).

En contraste, el modelo de “vara partida”, cuya representación gráfica es una curva en forma de S aplanada, sugiere otros procesos. Se ha propuesto que este modelo simula, en un área abierta, un proceso de colonización simultánea de especies. En este proceso las especies colonizadoras se reparten al azar los recursos disponibles. Sin embargo, este no sería el caso de la comunidad de árboles de una selva húmeda. En una selva los eventos de colonización no son simultáneos pues las especies difieren en sus tasas de germinación, crecimiento y muerte. Una “vara partida” también sugiere un proceso secuencial de colonización en el que cada especie que ingresa a la comunidad “acapara” competitivamente una fracción aleatoria i de los recursos usados por las especies ya establecidas (Gotelli y Graves, 1996). Las especies residentes tienen una probabilidad de ser invadidas que es proporcional a la fracción de los recursos que han acaparado. Así, las especies de mayor biomasa tienen mayor probabilidad de ser invadidas que las de menor biomasa. Este mecanismo tiende a aumentar el número de especies con biomasa equivalente en la comunidad y genera un proceso de especialización de nicho entre las especies.

Es interesante notar algunas observaciones que apoyan el contexto teórico anterior. Primero, la diversidad y abundancia de lianas varía con el grado de heterogeneidad del dosel forestal provocada por la dinámica de caída de ramas y árboles. Así, la diversidad de especies de lianas fue mayor en las terrazas aluviales y en los lomeríos bajos donde la caída de árboles desraizados (que abren claros grandes $> 300 \text{ m}^2$) es frecuente. En la sierra cárstica, por el contrario, la caída de árboles es menos frecuente y tiende a ocurrir por el rompimiento de la copa o fractura del tronco de los árboles, lo cuál abre claros pequeños. En este último hábitat la diversidad de lianas es menor. Sin embargo, la menor capacidad de retención de agua de la roca calcárea parece también influir en la baja diversidad de especies y abundancia de lianas en la sierra cárstica (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002).

Segundo, la comunidad de árboles muestra mayor diversidad de especies en los sitios con mayor heterogeneidad de suelo, variación topografía y del ambiente lumínico a nivel del sotobosque. La mayor diversidad de especies ocurre en la sierra cárstica y lomeríos bajos, topográfica y edáficamente muy irregulares, donde muchas especies poseen un patrón espacial agregado que sugiere afinidad de las especies por microhabitats de suelo particulares (Salinas y Martínez-Ramos en prep.). Por el contrario, en las terrazas aluviales, que presentan los terrenos topográficamente más homogéneos, la diversidad de especies es menor.

Los patrones anteriores de diversidad local (o diversidad- α) de especies se reflejan en patrones de recambio de especies (diversidad- β) en el paisaje. Tanto en la comunidad de árboles como en la de lianas se han encontrado niveles importantes de diversidad- β entre las unidades ambientales encontradas en Chajul. Por ejemplo, la similitud florística de la comunidad de lianas entre la sierra cárstica y el resto de las unidades ambientales es de tan sólo el 50%. Aún las terrazas aluviales, las planicies de inundación y los lomeríos bajos poseen floras arbóreas exclusivas que superan el 20% de las especies que en total se registraron en estas tres unidades ambientales.

Comunidad de mamíferos.- Estudios de Dirzo y Miranda (1990, 1991) y de Cuarón y colaboradores (en preparación) han confirmado la calidad de conservación biológica de la selva de Chajul. A través de métodos de huellas y visualizaciones, han confirmado la

presencia de una rica fauna de vertebrados mayores, incluyendo felinos, jabalíes, tapires, venados y monos arañas y aulladores.

Medellín y Redford (1992) caracterizaron la comunidad de mamíferos presente en la Lacondona, conforme al hábito alimenticio y grado de dependencia a la selva para persistir de las especies. De esta manera, registraron 25 especies de mamíferos herbívoros, depredadores de semillas y consumidores de plantas, siendo la mitad de ellas dependientes estrictas de la selva. Encontraron 46 especies de mamíferos que se alimentan de frutos o polen y que desempeñan un papel importante como dispersores de semillas o polinizadores, 32 de las cuales son dependientes de la selva. Finalmente, las especies carnívoras, que no interactúan directamente con las plantas, contabilizan 62 especies, 50% de ellas dependientes de la selva.

De acuerdo con el estudio anterior, más del 50% de las especies de mamíferos dependen de manera estricta de la existencia de hábitats de selva para persistir. Por ello, puede esperarse que la deforestación de la selva de lugar a alteraciones profundas en esta comunidad de animales (Medellín y Equihua, 1998). A su vez, dado el papel ecológico que desempeñan los mamíferos (como depredadores, herbívoros, polinizadores y dispersores de semillas), la pérdida de ellos pueden producir efectos de pérdida de diversidad biológica en cascada, como se ha encontrado en fragmentos de selva que han quedado aisladas (Terborgh et al. 2001). Por ejemplo, una reducción en la abundancia de murciélagos frugívoros acarrea efectos negativos importantes para la comunidad de plantas que dependen de estos animales como vehículos de dispersión de semillas y polen (Bonaccorso, 1979).

Medellín *et al.* (2001) exploraron la relación existente entre la comunidad de murciélagos y el grado de perturbación antrópica de la selva. La riqueza de especies, el número de especies raras, y el índice de diversidad de la comunidad de murciélagos disminuyeron significativamente con el grado de perturbación. La presencia de un número elevado de especies de murciélagos de la subfamilia Phyllostominae puede usarse como un buen indicador de niveles bajos de perturbación de la selva. Alternativamente, esta relación muestra que estos murciélagos son severamente afectados por la alteración de su ambiente selvático.

Comunidad de insectos. - La gran diversidad de especies de invertebrados, y en particular de insectos, hace difícil su inventario en cualquier selva húmeda. En Chajul, los inventarios de la fauna de invertebrados es un rubro pendiente de investigación. Sin embargo, existen estudios que han empezado a revelar la notable riqueza de insectos presente en la selva en Chajul. Este es el caso del estudio desarrollado sobre insectos que forman agallas en el follaje de la vegetación.

Cuevas (1998) estudió la comunidad de insectos formadores de agallas (“agalleros”) en la vegetación encontrada en terrazas aluviales, planicies de inundación, lomeríos bajos y sierra cárstica. En el área total de censo (0.75 ha) se encontraron alrededor de 70 morfoespecies en el follaje de cerca de 20% de las especies de plantas exploradas. Existió una relación positiva entre la productividad de la comunidad vegetal y la riqueza de especies de estos insectos. En la planicie de inundación y la terraza aluvial, las cuáles poseen la mayor productividad vegetal (medida por el área basal individual y la tasa de crecimiento de los árboles), se presentó la mayor riqueza de especies de insectos agalleros, mientras que en los sitios de suelo pobre, con vegetación de baja productividad, se encontró la menor riqueza de especies. Las razones de esta relación se encuentran aún bajo estudio.

III. Ecología de la selva en ambientes afectados por actividades humanas.

Una de las prácticas agrícolas más comunes en las regiones cálido-húmedas de México es la de roza-tumba-quema, con la que un sitio de selva se desmonta y prepara para actividades de cultivo o crianza de ganado. Las actividades asociadas a estas prácticas, tales como la deforestación, alteración física y química del suelo e introducción de material biológico extraño a la biota nativa, modifican drásticamente el ambiente e erosionan la diversidad biológica de la selva. La estructura y función de la comunidad de plantas y animales se reducen a su mínima expresión cuando la selva es reemplazada por comunidades de pastos y poblaciones de animales domésticos. El uso extensivo e intensivo del suelo, malas prácticas agropecuarias o condiciones abióticas adversas (suelos de pobre calidad, topografía irregular) reducen la productividad de los sitios. En grandes regiones, este proceso tiene como culminación el abandono del terreno manejado, en condiciones

degradadas e improductivas, invadido por una flora alígena a la selva y de hábito “malezoide”.

En el contexto anterior, un reto abierto es encontrar las bases científicas que permitan la restitución de la selva en áreas improductivas, fuertemente alteradas y abandonadas. Los estudios que se realizan en Chajul se encaminan a responder preguntas tales como: ¿cuáles son las posibilidades de restablecimiento de la selva en un sitio manejado que ha sido abandonados por su pobre rendimiento productivo?

En un sitio perturbado por agentes naturales, la cubierta de arbustos y árboles nativos de hábito secundario provee el hábitat sobre el cuál se desarrollan otras plantas y animales de la selva a través de un proceso de regeneración natural (Martínez-Ramos 1985, 1994). En este proceso intervienen propágulos presentes en la lluvia y banco de semillas, en el banco de plántulas y brinzales, así como en el banco de meristemos presente en tocones, raíces y ramas (Bazzaz, 1984). Tales fuentes de propágulos pueden ser eliminadas o erosionadas por la perturbación antrópica.

Simulando este proceso natural, una vez que se abandona un campo manejado la recuperación de la selva depende de manera crucial del desarrollo de la cubierta vegetal de plantas secundarias. La regeneración de la selva en potreros abandonados, sin embargo, puede ser sumamente lenta debido, entre otras cosas, a la destrucción del los bancos de propágulos y al limitado número de dispersores (Uhl *et al.* 1988, Buschbacher *et al.* 1988). Además, en los potreros abandonados los propágulos enfrentan condiciones adversas, tales como una reducción de humedad, temperaturas elevadas y competencia con gramíneas, que limitan o impiden su desarrollo (Guevara *et al.*, 1992; Guevara y Laborde, 1993; González-Montagut, 1996).

En Marqués de comillas, área vecina a la Estación Chajul se desarrollan varios estudios encaminados a entender las bases ecológicas de la regeneración de selvas en áreas degradadas. En esta sección mostraremos algunos avances de estos estudios.

Banco de propágulos de plantas de selva en potreros abandonados.- López-Toledo y Martínez-Ramos (2002) estudiaron en Marqués de Comillas en que grado la actividad ganadera ha reducido el banco de semillas de especies pioneras. Para ello cuantificaron la densidad de semillas viables de *Cecropia* spp en potreros recién abandonados (< 1 año de

edad) y en sitios de selva bajo dos condiciones (sitios maduros y claros naturales de 1 año de edad). En la comparación se mantuvo constante la unidad ambiental (lomeríos bajos). En promedio, la densidad de semillas fue significativamente mayor en la selva que en los potreros en una proporción de 10 a 1. Este dato indica el fuerte nivel de erosión que sufre el banco regenerativo de plantas pioneras en los potreros. La erosión puede deberse a que con la fragmentación y aislamiento (de los campos manejados respecto a los remanentes de selva) la lluvia de semillas que normalmente ocurre en la selva disminuye debido a que los dispersores tienen limitantes para llevar a cabo sus actividades fuera de la selva. Y en realidad esto pasa en Marqués de Comillas.

Usando trampas de semillas examinadas antes del amanecer (0400 h) y antes del anochecer (1800), Medellín y Gaona (1999) estudiaron la dispersión de semillas por vertebrados voladores a lo largo de un gradiente de perturbación, incluyendo sembradío activo de maíz, sembradío abandonado de maíz, plantación de cacao, y selva. Las semillas encontradas al final de la noche fueron preponderantemente dispersadas por murciélagos y las encontradas al final del día fueron preponderantemente dispersadas por aves. El 50% de las especies representadas en las semillas dispersadas correspondieron a especies de plantas pioneras. Las semillas de *Cecropia* spp. representaron hasta el 87% de las dispersadas por murciélagos y hasta el 83% de las dispersadas por aves en cada hábitat (ver también Medellín, 1994b).

La lluvia de semillas en las milpas representó una fracción reducida (< 10%) de la que ocurre en la selva y los otros sistemas con cubierta forestal estudiados (Medellín y Gaona, 2000). En todos los hábitats los murciélagos dispersaron más semillas que las aves. Los murciélagos también dispersaron consistentemente más especies de semillas que las aves. Como corolario, este estudio muestra que el papel que juegan los murciélagos y las aves sobre los procesos de sucesión secundaria es fundamental para el establecimiento de la vegetación pionera en áreas alteradas.

Otro estudio realizado por Benitez-Malvido, Ceccon y Martínez-Ramos (2001) apoya los resultados anteriores. Estos autores exploraron la importancia relativa de diferentes fuentes de propágulos de plantas nativas en la selva inalterada y en potreros abandonados. En ambos hábitats, eliminaron experimentalmente una o varias fuentes de propágulos: (a) banco de semillas y plántulas, (b) lluvia de semillas y banco de

plántulas, (c) banco de plántulas y (d) no se manipuló (control). Durante un año, a intervalos de cuatro meses, se registró el número de plántulas reclutadas, las cuáles se identificaron y clasificaron según su forma de vida. Las plántulas de árboles se agruparon en sucesionales tempranas (pioneras) y tolerantes a la sombra.

Se encontró que tanto en la selva como en los potreros la lluvia de semillas es la fuente más importante para el reclutamiento de plántulas. La cantidad de plántulas reclutadas en todas las formas de vida fue notablemente mayor en la selva que en los potreros en una proporción de 100 a 1. Considerando todas las formas de vida, la fuente más importante de plántulas en el potrero fue el banco de semillas, pero la mayoría de los individuos surgidos de esta fuente fue de hábito herbáceo (gramíneas y plantas ruderales). Este estudio mostró, al igual que el de Medellín y Gaona (1999), la gran importancia que tienen los animales dispersores de semillas para el proceso regenerativo de la selva en áreas alteradas.

Patrones de sucesión secundaria en campos abandonados.- Una vez que los propágulos se depositan en el suelo éstos enfrentan un tamiz diverso de factores de mortalidad y limitantes de crecimiento que podría impedir el proceso regenerativo de la selva. Una manera de evaluar la factibilidad de la regeneración en campos alterados es siguiendo a través de los años el desarrollo de la sucesión secundaria desde que se abandona el campo. Una forma más rápida de evaluar este desarrollo se logra comparando, a un mismo tiempo, la estructura y composición de la comunidad vegetal presente sitios que fueron abandonados a diferentes tiempos.

Utilizando este último enfoque, Méndez (1999) estudió la sucesión secundaria desarrollada en 21 sitios que fueron manejados para fines agrícolas o ganaderos con edades de abandono de entre dos y 13 años. Considero la abundancia, cobertura, área basal, altura y composición florística de la comunidad de arbustos y árboles con DAP > 1 cm y variantes ambientales en terrazas aluviales, y lomeríos bajos con suelo de areniscas y lutitas. La historia de manejo del suelo de los sitios vario entre solo agricultura, solo ganadería y manejo mixto.

En los sitios de suelo fértil (aluviales) la biomasa (cobertura y área basal totales) fue mayor que en los sitios de menor calidad (areniscas y lutitas) pero la diversidad de especies

mostró una situación inversa, patrones semejantes a los observados en la selva no perturbada que crece en estos tipos de suelo (Martínez-Ramos *et al.*, en prep.). La cobertura, área basal, abundancia de tallos y diversidad de especies de la comunidad secundaria aumentó con la edad de abandono siguiendo una trayectoria sucesional que apunta hacia los valores observados en la selva madura (> 100 años de sucesión), independientemente del tipo de suelo. En este sentido, estas trayectorias sugieren que en los sitios abandonados estudiados la selva se regenera sin limitaciones importantes.

Otros hallazgos de Méndez (1999) sugieren, sin embargo, que la sucesión secundaria en suelos pobres, que fueron sujetos al manejo ganadero, se encuentra sujeta a factores que pueden limitar la regeneración de la selva. Por ejemplo, entre las cinco especies dominantes de la comunidad secundaria se encontró a *Vernonia patens* (Compositae) y *Vismia camparguey* (Guttiferae) las cuales se reportan como especies que detienen el proceso sucesional en ambientes alterados en Sudamérica (Uhl *et al.*, 1988). Asimismo, encontró entre las especies dominantes a *Byrsonima crassifolia* (Malphigiaceae) que es indicadora de sabanización (Méndez 1999). También, la biomasa de la comunidad sucesional disminuyó con la intensidad de manejo ganadero y la abundancia de tallos disminuyó al aumentar la distancia a los fragmentos de selva (Méndez, 1999).

El hecho de que estas alteraciones ocurran aún cuando el tiempo que ha transcurrido desde que se inició la colonización humana en Marqués de Comillas es relativamente corto (< 30 años) expone el gran riesgo que existe de que, a largo plazo, se pierda la posibilidad de recuperar selva en campos degradados a partir de los mecanismos regenerativos naturales. En este sentido, Méndez (1999) propuso que la eliminación del fuego en las prácticas de manejo, y la disminución en la intensidad de uso ganadero (por ejemplo, ampliando el periodo de rotación del ganado en los potreros) son acciones que tenderían a disminuir este riesgo.

Invasión de malezas.- El uso del fuego en las prácticas de manejo del suelo tiene consecuencias negativas sobre los flujos de materiales y energía del ecosistema. En particular, el uso de este elemento, particularmente en suelos de poca calidad, tiende a crear condiciones ambientales propicias a la invasión agresiva de especies de malezas

(Uhl *et al.*, 1988; Nepsted *et al.*, 1990) lo que conduce, con el tiempo, a la pérdida de productividad y al abandono del campo manejado. En Chajul, Suazo (1998) documentó el proceso de invasión del helecho maleza *Pteridium aquilinum* en potreros desarrollados en suelo de diferente calidad.

En potreros desarrollados sobre suelo fértil, en las terrazas aluviales, la cobertura del helecho no rebasó el 15% de la superficie aún después de 20 años de manejo agropecuario. Sin embargo, en muchos potreros desarrollados en los suelos pobres y ácidos de arenisca o lutita, en los lomeríos, *P. aquilinum* alcanza coberturas mayores al 50% (en algunos hasta el 100%) en menos de 10 (y en algunos en menos de 5) años de manejo (Suazo, 1998). El helecho crece copiosamente a cielo abierto a través de rizomas y se dispersa abundantemente a través de esporas. Su follaje es inpalatable al ganado (al cual le puede causar hasta la muerte al consumirlo), excluye vegetación nativa y del pastizal y es sumamente difícil de erradicar (solo a través de acción mecánica severa).

Al nivel local y mundial, *P. aquilinum* representa un grave problema para los fines agrícolas y pecuarios y por ello causa severas pérdidas económicas (Suazo, 1998). Como lo muestra la Figura 6, en los suelos pobres la deforestación de la selva seguida por un uso del suelo que culmina en el establecimiento de pastizales ganaderos es la ruta de manejo más segura hacia la invasión de *P. aquilinum*. Estos suelos no son propicios para la actividad ganadera, ni la agrícola de largo plazo. Es evidente que se requiere cambiar la estrategia de manejo de la selva en las áreas con suelos pobres.

La erradicación del fuego, la reducción de la acidez del suelo y el desarrollo de una cobertura vegetal (o artificial) que reduzca de manera importante el nivel de luz, son acciones que pueden incluirse en programas de control de esta maleza. El actual manejo agropecuario, sin embargo, incluye las acciones contrarias y con ello se favorece el desarrollo de tapetes densos del helecho y se limita fuertemente (o se imposibilita del todo) la posible regeneración de la selva en el campo abandonado.

Dentro de la selva húmeda protegida por la reserva de Montes Azules, en las inmediaciones a la Estación Chajul, se encuentran esparcidas en los lomeríos bajos muchos manchones (de 0.5 a 6 ha) puros de *Pteridium aquilinum* (Figura 1b). Seguramente, estos manchones son indicadores de una severa perturbación humana de la selva. La historia del sitio y el hallazgo de cerámica en el suelo adyacente a estos

manchones sugieren que tal perturbación pudo ser ocasionada por el pueblo Lacandón que desarrolló en la región hace 400 años o inclusive por el pueblo Maya del periodo preclásico superior, hace 1300 años (Suazo, 1998).

Si esta hipótesis es cierta, la presencia actual de *P. aquilinum* en la matriz de selva es un mudo testigo de la severidad y permanencia de largo plazo de los efectos negativos producidos por la perturbación antrópica sobre los organismos y el ambiente que conforman la selva húmeda. Las actuales prácticas de manejo podrían producir efectos negativos aún mayores que los producidos por los pueblos que vivieron en la selva Lacandona hace varios siglos.

IV. Perspectivas y conclusiones

Los estudios que hemos reseñado en esta contribución muestran la gran bondad que tiene la Estación-Chajul como sitio de estudio de la selva húmeda. En esta región se encuentran sistemas biológicos muy promisorios para el estudio ecológico y evolutivo de los organismos como individuos, poblaciones y comunidades, tanto en su entorno natural como en su ambiente alterado por actividades humanas.

La información presentada muestra que en Chajul la mayoría de las poblaciones de árboles y lianas se caracterizan por su rareza de individuos, su estrecha amplitud espacial y su afinidad por hábitats particulares. No obstante que estos atributos poblacionales se han observado en otras selvas del mundo (Hubbell y Foster, 1986; Gentry, 1990; Richards, 1998), los estudios en Chajul enfatizan la relación existente entre estos atributos y el mosaico ambiental encontrado en el paisaje. Tal relación se encuentra virtualmente inexplorada en otras selvas húmedas de México y del mundo.

Los estudios de modelación demográfica sugieren que las poblaciones de árboles de baja densidad (las cuales predominan en la comunidad arbórea) se ven sujetas a elevados riesgos de extinción cuando se reduce la tasa de reclutamiento de árboles. En este contexto, nuestros estudios indican que el riesgo de extinción aumentaría para muchas poblaciones bajo el severo proceso de fragmentación ocasionada por la deforestación masiva de selvas. Asimismo, los modelos desarrollados están ya sugiriendo acciones de manejo no degradante de recursos maderables y no maderables.

Los estudios que se realizan al nivel de la comunidad muestran claramente la importancia de considerar una perspectiva paisajística en el entendimiento de los procesos y mecanismos que determinan la abundancia y distribución de las plantas y animales de la selva húmeda. También enfatizan que cualquier esfuerzo dirigido a la conservación de la selva debe considerar tal perspectiva.

Los estudios realizados en Marqués de Comillas indican que el banco regenerativo de las plantas de selva presente en áreas alteradas depende primordialmente de propágulos que son dispersados desde las áreas de selva aledañas. Los estudios también muestran la gran importancia de los servicios de dispersión que proveen vertebrados voladores (murciélagos y aves). En este sentido, la capacidad de regeneración de la selva en áreas alteradas puede depender, en gran medida, de los esfuerzos para conservar remanentes de selva y la fauna de dispersores asociados a ellos. Los estudios también sugieren que la actual actividad ganadera desarrollada sobre suelos pobres (de arenisca y lutita) termina con frecuencia en el abandono del terreno, invadido de malezas que tienden a detener el desarrollo de la sucesión secundaria. Recientemente, se han comenzado estudios experimentales que utilizan la teoría ecológica en el esfuerzo de impulsar la regeneración de la selva en este tipo de potreros degradados. En el programa se está incluyendo la erradicación de la vegetación del potrero y la introducción de plántulas de árboles pioneros que al madurar producen frutos que atraen a una amplia y abundante comunidad de frugívoros (Martínez-Ramos y colaboradores, en desarrollo).

No obstante el conocimiento ganado, podemos decir que la investigación ecológica en Chajul se encuentra en sus inicios. Al momento, grandes temas de investigación aún no se encuentran cubiertos o están apenas iniciando, entre los cuales se pueden destacar los siguientes: caracterización de patrones climáticos, microclimáticos e hidrológicos, estudios de genética de poblaciones, estudio de patrones fenológicos de la comunidad de plantas y animales, descripción y análisis de fenómenos al nivel de ecosistemas, estudios de la comunidad de plantas epífitas, epífilas, hongos e invertebrados (particularmente, insectos).

Finalmente, sería deseable desarrollar planes de investigación, que asociados a otros sobre conservación, difusión, vinculación y administración provean finalmente las bases sólidas que den la justa dimensión y responsabilidad que tiene la Estación Chajul en el

resguardo, estudio y aprovechamiento de recursos naturales que posee la espléndida y valiosa selva Lacandona.

Agradecimientos

Quisiera agradecer el apoyo financiero recibido por varios de nuestros proyectos que se realizan en Chajul por parte de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM (IN-209993), la Fundación John D. y Catherine T. MacArthur, Fondo Mexicano para el Estudio de la Naturaleza y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (LN1000). Jorge Rodríguez-Velázquez desarrolló varios aspectos técnicos de los estudios poblacionales y comunitarios. En gran medida, los estudios que he realizado en Chajul han sido beneficiados por el apoyo y conocimiento de de campo de los Srs. Santiago y Praxedis Sináca. Un número considerable de estudiantes han participado en estos proyectos. En particular quisiéramos agradecer a Alejandra González-Rodríguez, Angeles Islas Luna, Mario A. González Méndez, Fernando Carrillo, Leonardo López Toledano, Carlos Ramos Guerreo, César Rodríguez y Miguel Salinas Melgoza por su invaluable ayuda en el campo. Agradezco a Miguel Salinas Melgoza por permitirme usar parte de la información de sus tesis de licenciatura. Alfredo Cuarón, Julieta Benítez y Ken Oyama facilitaron parte de la literatura usada en este trabajo. Agradecemos la valiosa revisión realizada a una primera versión del manuscrito por Julieta Benítez. La Estación Chajul brindó el apoyo logístico en la realización de los estudios aquí mencionados.

Bibliografía citada

- Anten, N.P.R. y Ackerly, D.D. 2001. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understory palm. *Functional Ecology* 15: 152-162.
- Ackerly, D.D., N.P.R. Anten y M. Martínez-Ramos. 2002. Defoliation, allometry and compensatory leaf production in understory palms. Manuscrito en revisión
- Álvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* 143: 155-191.
- Álvarez-Buylla, E. R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. y Martínez-Ramos, M..1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Augspurger, C. K., 1984. Seedling survival among tropical tree species: Interactions of dispersal, distance, light gaps and pathogens. *Ecology* 65, 1705-1712.
- Bazzaz, F.A. 1984. *Dynamics of wet-tropical forests and their species strategies*, pp. 223-243. En: Physiological ecology of plants in the wet tropics. Medina, E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (Eds). Dr. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Bazzaz, F.A. y Ackerly, D. 1992. *Reproductive allocation and reproductive effort in plants*. pp. 1-26, En: SEEDS, The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Fenner, M. (Ed). C.A.B. International, Wallingford, Oxon, Reino Unido.
- Begon, M., Harper J.L., y Townsend, C.R. 1986. *Ecology; individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- Benitez-Malvido, J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12, 380-389.
- Benitez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M. y Ceccon, E. 2001. Seed rain vs seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. En: Gottsberger, G. (Ed) Life Form and Dynamics in Tropical Forests. *Diss. Bot.* 346: 185-203.
- Boege, K. 1999. *Influencia de la heterogeneidad edáfica en la asignación de recursos y en la herbivoría de Dialium guianense: consecuencias ecológicas y evolutivas*. Tesis

- Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, México.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 24: 359-408.
- Buschbacher, R., Uhl, C. y Serrao, A. S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrients stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76: 682-689.
- Carrillo, F. 2000. *Régimen de luz y la diversidad de especies en la selva de Chajul, Chiapas*. Maestría en Ciencias (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Caswell, H. 2001. *Matriz Population Models* 2ª edición. Sinauer Associates, INC., Sunderland, Massachusetts.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres en México. Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. y Chapin, F.S.III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Condit, R., Hubbell, S. P. y Foster, R. H. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impacts of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-435.
- Cuarón, A.D. 1997. *Land-cover changes and mammal conservation in Mesoamerica*. Tesis Doctoral. Universidad de Cambridge, Inglaterra.
- Cuarón, A.D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology* 14:1676-1692.
- Cuevas, P. 1998. *Patrones locales de la riqueza de especies de dos gremios de insectos en la Estación de Biología Chajul en la selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, México.
- De Vos, J. 1988a. *La Paz de Dios y del Rey. La conquista de la Selva Lacandona (1525-1821)*. Fondo de cultura Económica, México.
- De Vos, J. 1988b. *Oro verde: la conquista de la Selva Lacandona por los madereros tabasqueños 1822-1949*. Fondo de cultura Económica, México.

- Del Val, E. 1999. *Defensa química y por hormigas durante la ontogenia de Cecropia peltata (Cecropiaceae) en la selva Lacandona*. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, México.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. pp. 141-165. En: R. Dirzo y J. Sarukhán (Eds.) *Perspectives on plant population ecology*. Sinaure, Massachusetts.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Revista de Biología Tropical* 35 (sup. 1): 119-131.
- Dirzo, R., y Miranda, A. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Dirzo, R. y Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case of the possible causes of contemporary defaunation, pp. 273-297. En: Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernández, G.W. and Benson, W.W. (Eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate forests*. Wiley, New York.
- Ekholm, S. M. 1992. Aspectos arqueológicos de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, pp. 253-266. En: Vázquez-Sánchez, M. A., y Ramos-Olmos, M (Eds.). *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. Publicaciones especiales ecósfera No. 1. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., México.
- Flores, O. y Gerez, P. 1994. *Biodiversidad y conservación en México; vertebrados, vegetación y uso del suelo*. CONABIO, UNAM, México, D.F.
- Frasen, T. 1999. *Modeling sustainability: Chamaedorea palm leaf harvesting in the Maya Biosphere Reserve*. Tesis de Maestría. Stanford University. Stanford, California, EUA.
- García-Gil, J.G. y Lugo, J. 1991. El medio físico, pp. 39-50. En: Vázquez-Sánchez, M. A., y Ramos-Olmos, M (Eds.). *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. Publicaciones especiales ecósfera No. 1. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., México.
- Gentry, A. 1990. *Four Neotropical Forests*. Yale University Press, New Haven.

- González-Montagut, R. 1996. Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México. Tesis Doctoral, Harvard University, Cambridge, EUA.
- Gottelli, N. J., y Graves, G. R. 1996. *Null models in ecology*. The Smithsonian Institution press, EUA.
- Guevara, S.; Meave, J.; Moreno-Casasola, P. y Laborde, J., 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Veg. Science* **3**:665-664.
- Guevara, S., y Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Hanski, I.A. y Gilpin, M.E. 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Miranda, F. y Hernández-X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 26: 29-179.
- Hodel, D. R. 1992. *Chamaedorea palm: the species and their cultivation*. Allen Press, Lawrence, Kansas, EUA.
- Hubbell, S. P. y Foster, R.B. 1986. *Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation, pp. 205-231 .En: Conservation biology: science of scarcity and diversity*. Soulé, M. (Ed.). Sinauer Associates, Massachusetts.
- Ibarra-Manríquez, G. y Martínez-Ramos, M. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* (en prensa)
- Ibarra-Manríquez, G. Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. y Núñez-Farfán, J. 1997. La Vegetación, pp. 61-85. En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. *Evolution* 23:1-27.

- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Laurance WF, Delamonica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836-836
- Lazacano-Barrero, M.A., March, I.J. y Vázquez-Sánchez, M.A. 1992. Importancia y situación actual de la selva Lacandona: perspectivas para su conservación, pp. 393-436. En: Vázquez-Sánchez, M. A., y Ramos-Olmos, M, *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. Publicaciones especiales ecósfera No. 1. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., México.
- Martínez, E. and Ramos, H.R. (1989). Lacadoniaceae (Triuridales): una nueva familia de Mexico. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 6: 128–135
- Martínez, E., Ramos C.H. y Chiang F. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 54: 99-177.
- Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias, pp. 191-239. En: Gómez-Pompa A. y del Amo, S. (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México, Vol. II*. Editorial Alhambra Mexicana, S.A., México. DF, México.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. and Álvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 56: 121-153.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., Sarukhán, J. y Piñero, D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.
- Medellín, R. A. 1994a. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8:780-799.

- Medellín, R.A. 1994b. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of opossums in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 26: 400- 407.
- Medellín, R.A., y Redford, K. 1992. The role of mammals in Neotropical forest-savanna boundaries, pp. 519-548. En: Furley, P., Ratter, J. y J. Proctor (Eds.). *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries* Chapman and Hall, London.
- Medellín, R.A., Equihua, M. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35: 13-23.
- Medellín, R.A. y Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31: 432-441.
- Medellín, R.A., Equihua, M. y Amin, M.A. 2001. Bat diversity and abundante as indicators of disturbance in neotropical rain forests. *Cons. Biol.* 14: 1666-1673.
- Méndez, A. 1999. *Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Marqués de Comillas, Chiapas*. Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Mendoza E y Dirzo R. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621-1641
- Menges, E.S. 1992. Stochastic modeling of extinction in plant populations. 253-276. En: Peggy, L.F. and Jain, S. K. (Eds.) *Conservation Biology: the theory and practice of nature conservancy preservation and management*. Chapman and Hall, New York.
- Nepstad, D.C., Uhl, C. y Serrao, E.A.1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded patures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil, pp. 125-229. En : A.B. Anderson (Ed.). *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest*. Columbia University Press, New York, EUA.
- Ramírez, F. 1997. Cultivo y manejo de palmas del género *Chamedorea*, pp. 185-212. En: Paré, L. Y Velásquez, E.H. *Gestión de recursos naturales y opciones agroecológicas para la Sierra de Santa Marta, Veracruz*. Instituto de Investigaciones Sociales, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, México.

- Ramos, C. 2000. *Dispersión y remoción de semillas como factores de estructuración de poblaciones de plantas: el caso de Brosimum costarricanum (Moraceae) y Dialium guianensis (Leguminosae) en Chajul, Chiapas*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Richards, P. W. 1998. *The Tropical Rain Forest: an ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees, pp. 163-184. En: Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (Eds.) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, London.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in a tropical system, pp.168-188. En: Solbrig, O.T. (Ed.). *Demography and evolution in plant populations*. University of California Press, Berkeley.
- Sarukhán, J. Martínez-Ramos, M. and Piñero, D. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. pp. 141-165: En: Dirzo R. and Sarukhán J. (Eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, y S. Sánchez-Beltrán. 1995. *Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast México*. In: Sigmarankir, D. (ed.), Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soild (ISSS-AISS-IBG). Mulawarman University Press, Indonesia.
- Suazo, I. 1998. *Aspectos ecológicos de la especie Pteridium aquilinum (L.) Kuhn (Polypodiaceae) en una selva húmeda de la región de Chajul, Chiapas, México*. Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Terborgh J, López L, Núñez P, Rao M, Shahabuddin G, Orihuela G, Riveros M, Ascanio R, Adler GH, Lambert TD, Balbas L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- Uhl, C. K., Buschbacher, R. y Serrao, E. A. S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663-681.
- Vázquez-Sánchez, M. A., y Ramos-Olmos, M. 1992. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. Publicaciones

especiales Ecósfera No. 1. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., México.

Whitmore, T.C. 1984. *Tropical rain forest of the far east*. 2^a Edición. Clarendon, Oxford.

Wright, S. J., Carrasco, C., Calderón, O., and Paton, S. 1999. The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.

Leyendas de las figuras

Figura 1. Características en el entorno de la Estación-Chajul, región Lacandona, Chiapas. a) Localización de la Estación dentro de la Reserva Integral Montes Azules. b) Unidades ambientales en un área aproximada de 25 x 25: blanco, sierras kársticas; gris, lomeríos bajos; rayado, terrazas aluviales; negro, arroyos y ríos (más ancho, río Lacantún). Las áreas en blanco en la zona de lomeríos bajos indican manchones del helecho *Pteridium aquilinum* (Polypodaceae). Nótese en el área oeste del río Lacantún la región de Marqués de Comillas y en punteado las áreas deforestadas.

Figura 2. Aspectos de la variación del suelo entre las unidades ambientales. a) Ordenación de sitios respecto a 11 variables físico-químicas del suelo: ☐ Terrazas aluviales, ☐ Lomeríos bajos, ☐ Planicies inundables, ☐ Sierra kárstica; las flechas indican el sentido de la correlación ($P < 0.05$) de los componentes principales con las variables indicadas en paréntesis (Mo = materia orgánica, kg m^{-2} ; N = nitrógeno total, kg m^{-2} ; BI = bases intercambiables, val m^2 ; Agua = disponibilidad y retención de agua, l m^{-2} ; P = fósforo, mg kg^{-1}). b) Relación de la profundidad del suelo (zona potencial de crecimiento de raíces) y otros atributos del suelo correlacionados ($P < 0.05$). ○ Terrazas aluviales, ● lomeríos bajos, ● planicie inundable, ⊖ sierra kárstica. Datos base en Siebe et al. (1995).

Figura 3. Cambios en la probabilidad de extinción en un periodo de 600 años como función de la densidad poblacional y cambios relativos en la tasa *per capita* de reclutamiento (R_i), simulados por un modelo demográfico estocástico (modelo 1 en el texto) para el árbol *Dialium guianense*. El valor de $R_i = 0$ define la tasa de reclutamiento que manetiene en equilibrio a la población en un ambiente temporalmente constante. Ver texto para más detalles (Martínez-Ramos, en prep.)

Figura 4. Efecto de la tal de árboles sobre la dinámica de una población de *Dialium guianense* simulado con un modelo demográfico con valores de transición fijos. Cada curva representa un “tratamiento” extractivo diferente en términos del número de periodos (cada

uno de tres años) de descanso entre extracciones. (Ver texto para más detalles Martínez-Ramos, en prep.).

Figura 5. Patrones comunitarios en la comunidad de plantas leñosas en Chajul, Chiapas. a) Curva dominancia-diversidad para la comunidad de árboles con DAP ≥ 10 cm censada en 7 ha; el valor de importancia de las especies se calculó con base en su área basal (Martínez-Ramos et al. en prep.). b) Curva dominancia-diversidad para la comunidad de lianas con DAP ≥ 1 cm censada en 1.2 ha. En ambos casos se señalan las 10 especies estructuralmente más importantes.

Figura 6. Diagrama que ilustra posibles rutas de manejo y sucesión secundaria que ocurren en campos agropecuarios en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Las flecha en blanco indican transiciones que permite la regeneración de la selva en campos abandonados, las flechas grises señalan transiciones que conducen al establecimiento de condiciones limitantes a la regeneración de la selva en suelos pobres y las flechas negras indican la transición hacia la invasión de *Pteridium aquilinum* en dichos suelos (Modificado de Suazo, 1998).

La multiplicación de la matriz $M(t)$ por el vector V_t genera otro vector V_{t+1} . La población al tiempo $t+1$ (N_{t+1}), es entonces la suma de $\sum n_{ci,t+1} + R_{t+1}(t)$. Iterando este modelo a través de una serie amplia de periodos de tiempo (0, 1, 2, ..., x) se genera una familia de valores de N_t . En cada iteración los valores de P_{ij} y R_{t+1} varían de manera aleatoria en un ámbito determinado. En los casos ilustrados en la Figura 3, se permitió una variación de $\pm 20\%$ alrededor del valor promedio de P_{ij} (acotando los valores posibles entre 0 y 1) y R_{t+1} .

Para simular diferentes densidades de población iniciales, manteniendo una misma estructura de población (es decir, un mismo porcentaje de individuos por categoría C_i), los valores del vector V_t se multiplicaron por un factor para dar lugar a valores equivalentes a 1, 4, 16, y 128 individuos por hectárea. A cada densidad, el modelo se iteró (cada iteración equivalente a un periodo de 3 años) 200 veces, constituyendo una proyección equivalente a 750 años, repitiéndose este proceso 500 veces. Ver texto para más detalles.

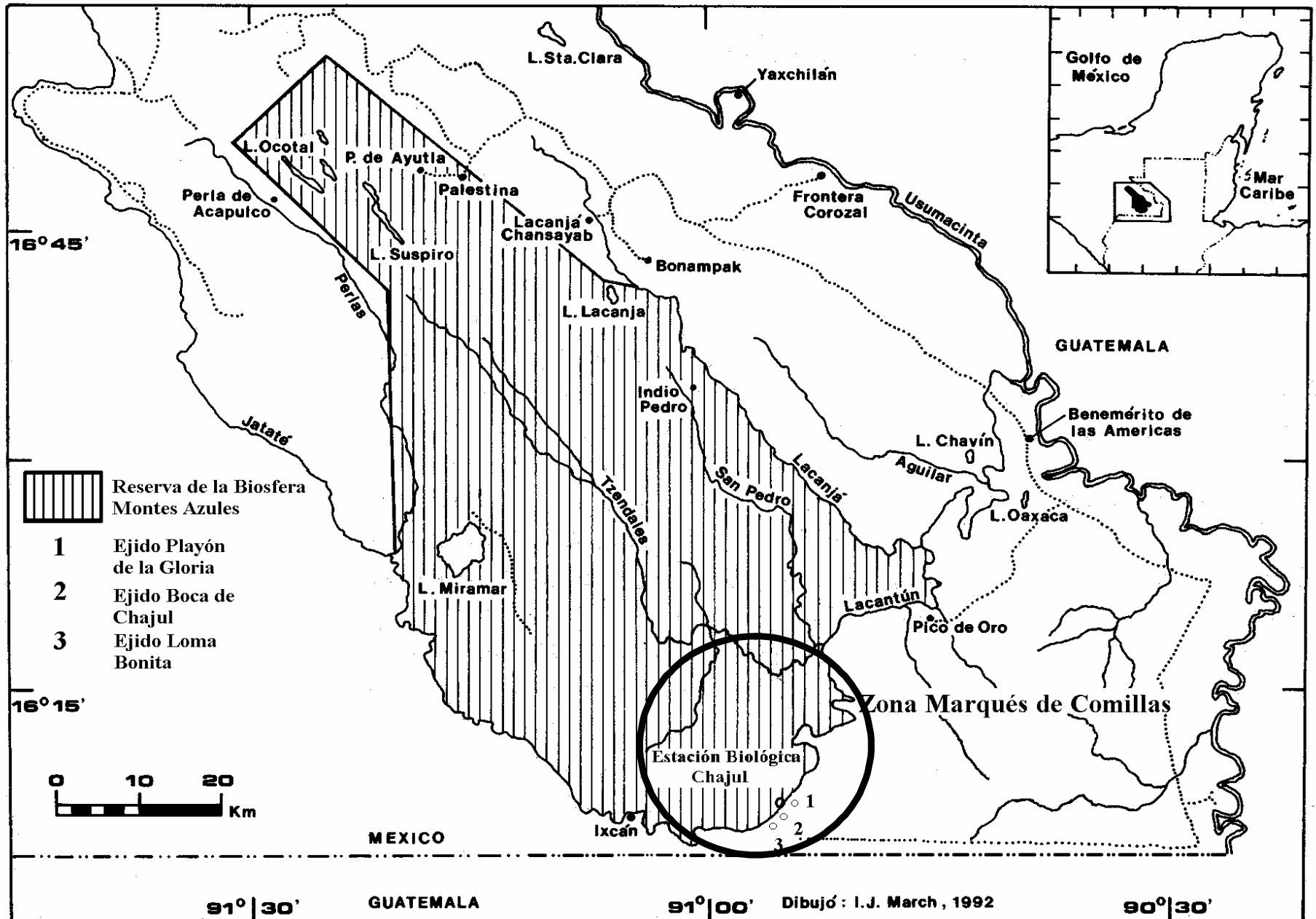


Figura 1

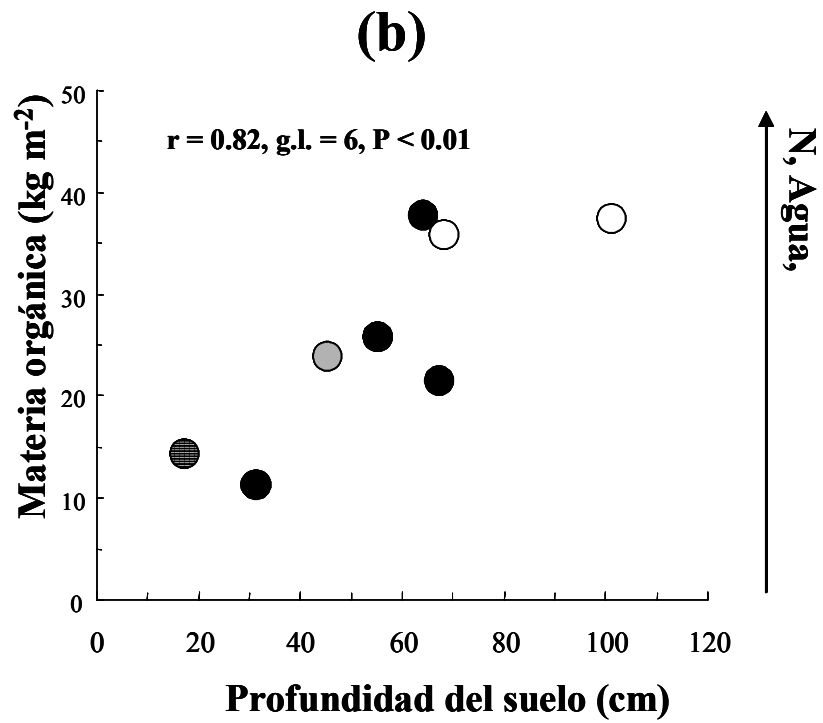
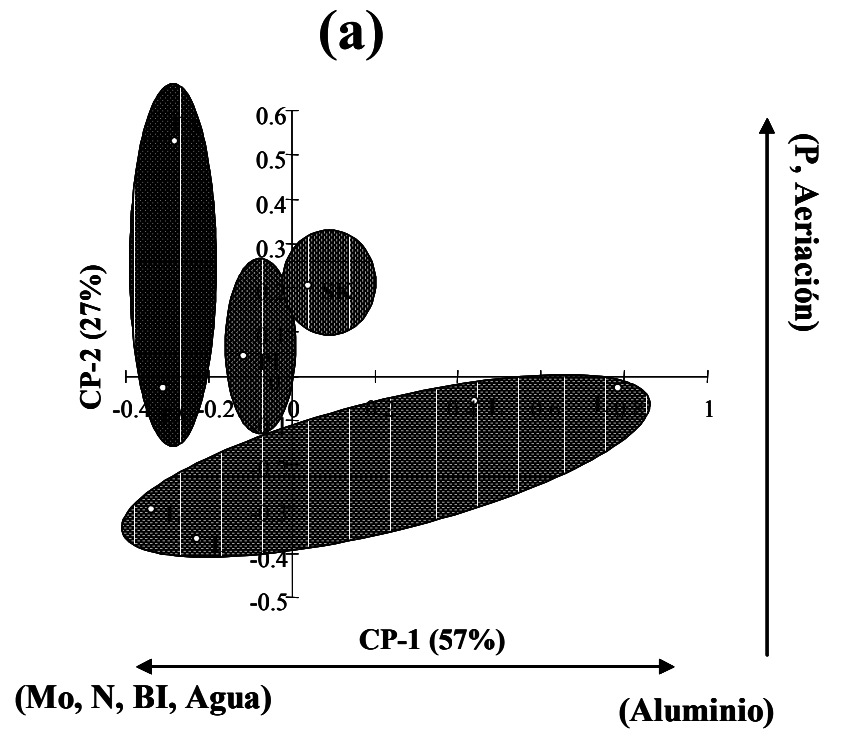
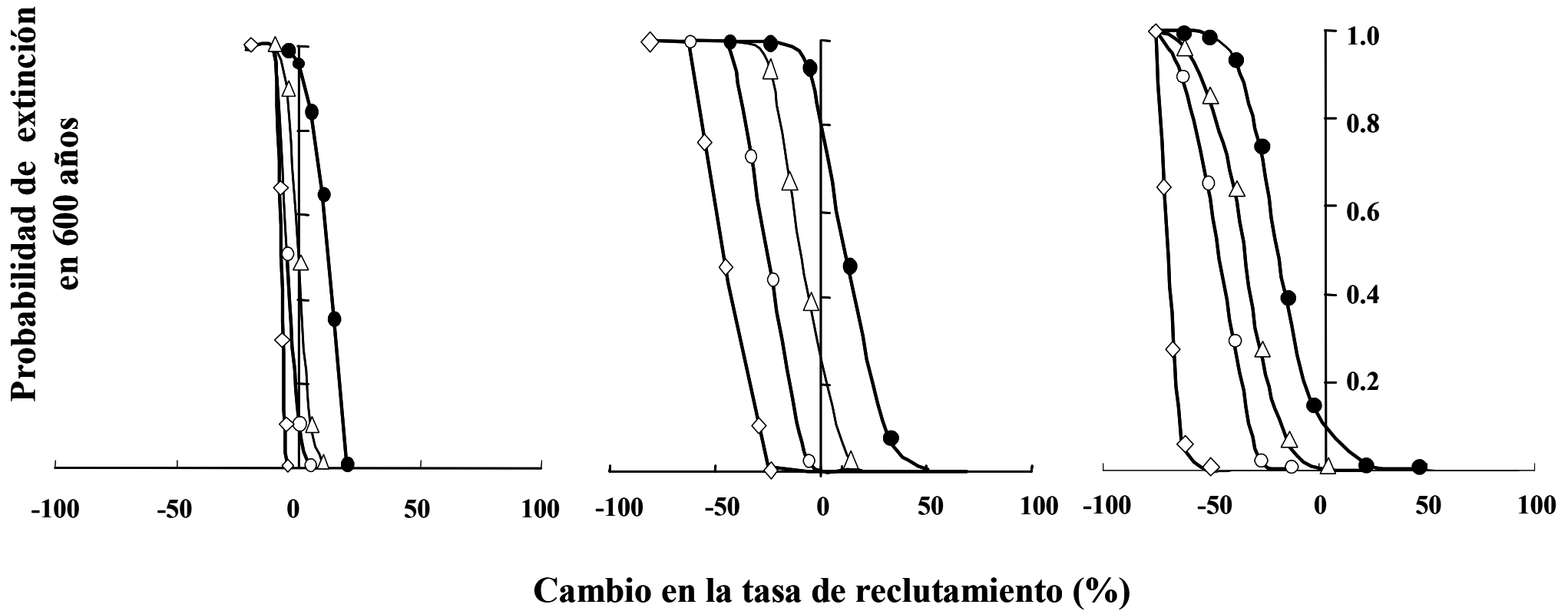


Figura 2

Cecropia peltata

Ampelocera hottlei

Dialium guianense



Densidad (ind ha⁻¹)

● 1 △ 4 ○ 16 ◇ 128

Figura 3

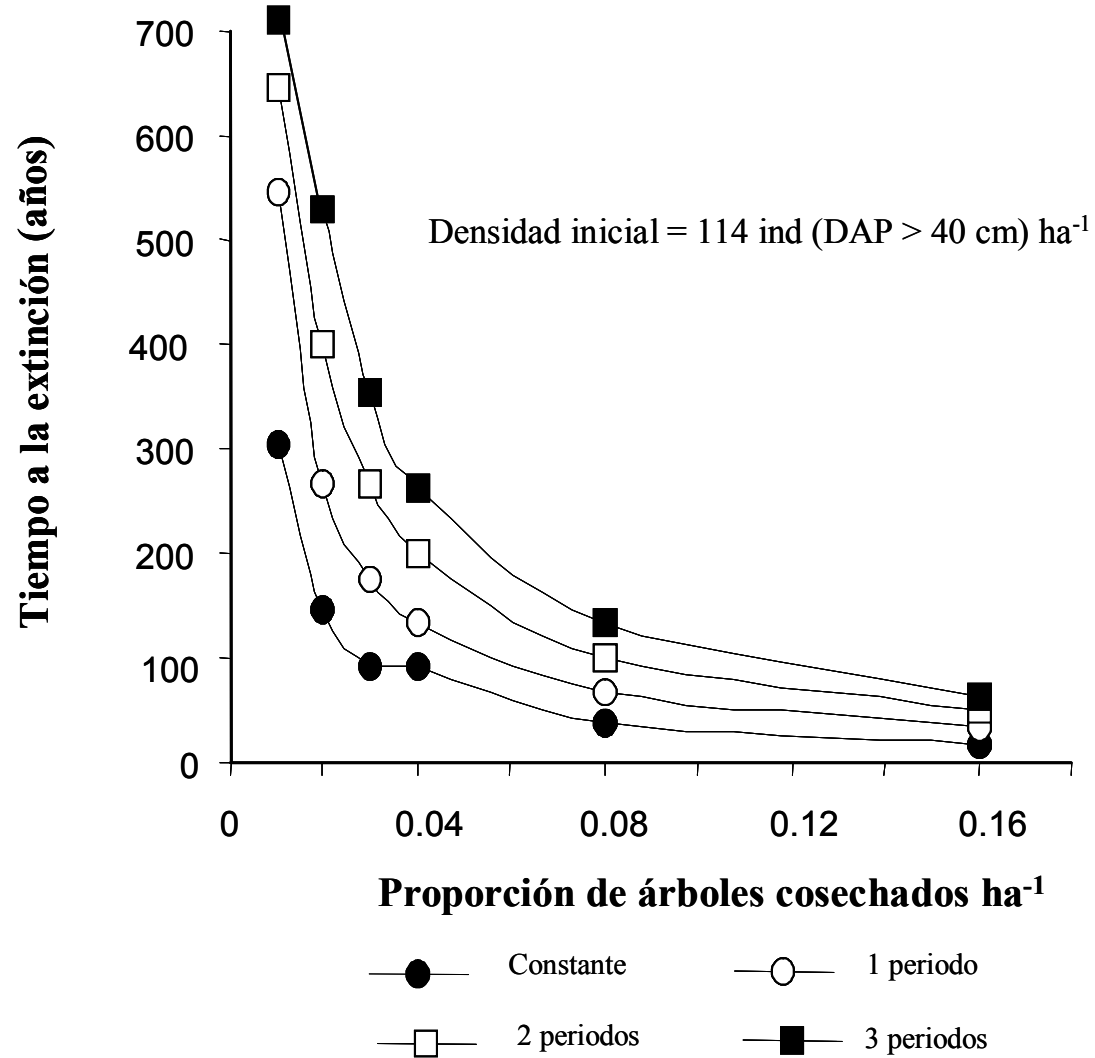


Figura 4

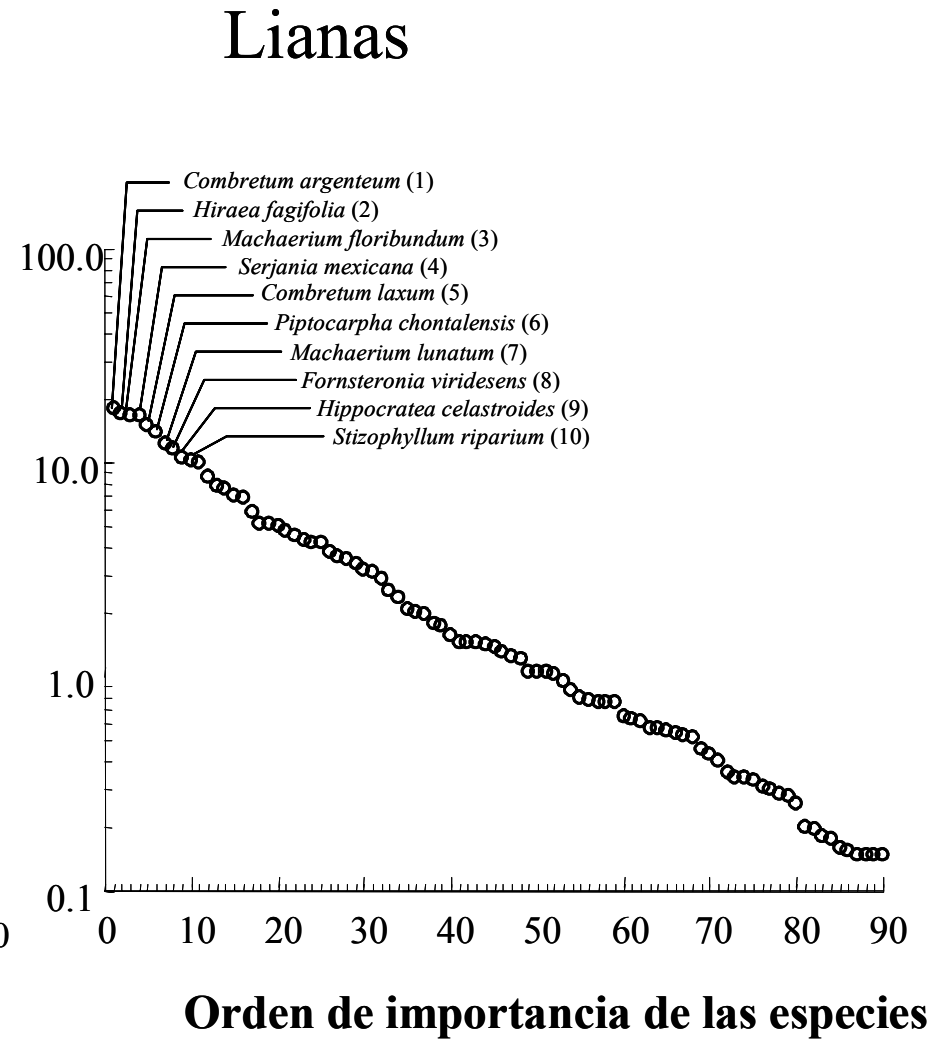
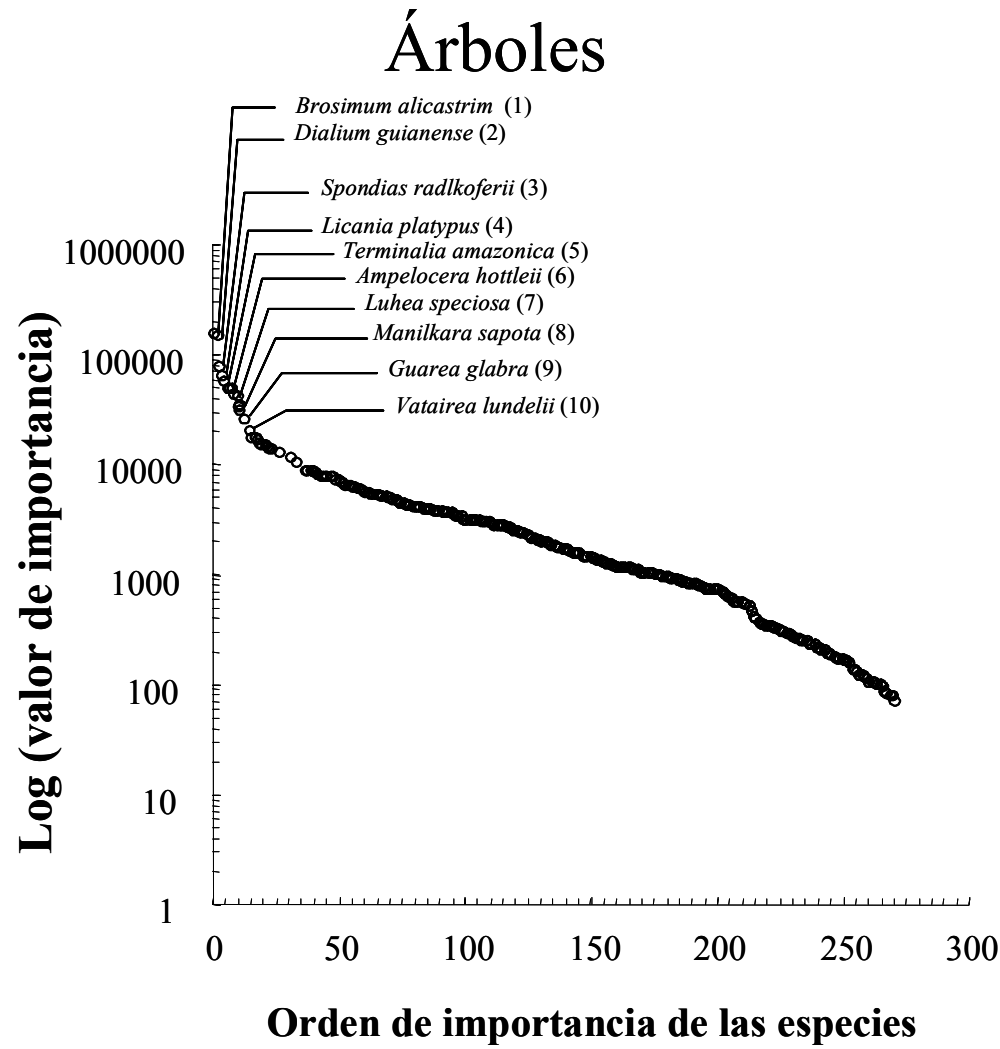


Figura 5

MANEJO Y RUTAS SUCESIONALES

Lomeríos

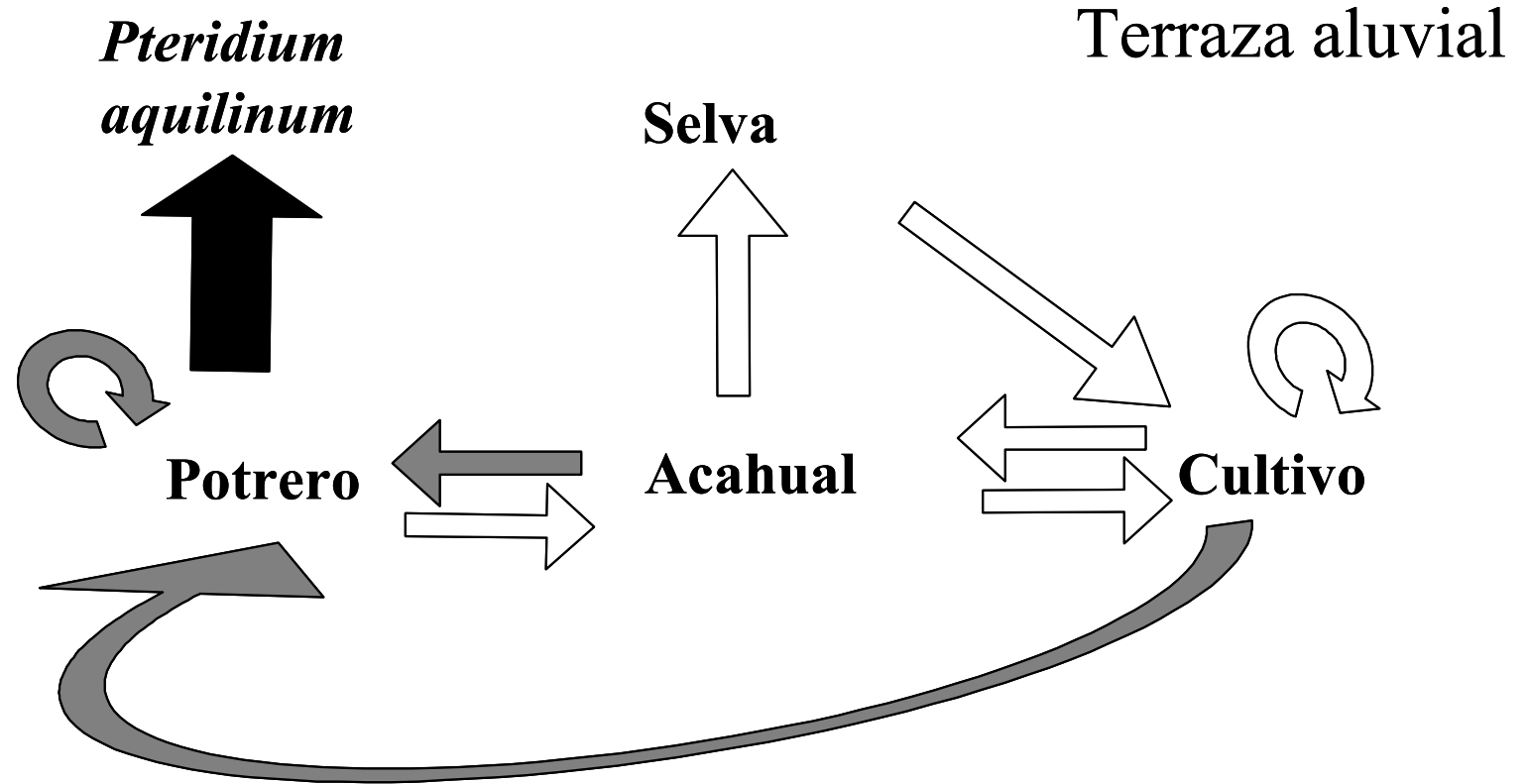


Figura 6