

DEMOGRAFÍA DE PLANTAS Y REGENERACIÓN DE SELVAS EN CAMPOS DEGRADADOS

Miguel Martínez-Ramos y Ximena García Orth

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México,
Campus Morelia. Ap. Post. 27-3, Xangari CP 58089, Morelia, Michoacán, México. Tel (43)
20 05 17, Fax +(43) 20 0830. Coreo electrónico: mmartine@ate.oikos.unam.mx

RESUMEN

Durante la restauración de un sitio degradado es importante contar con conocimiento ecológico sobre organismos nativos que pueden usarse como promotores de este proceso. La comprensión de las tasas vitales (supervivencia, crecimiento, reproducción) que experimentan estos organismos a lo largo de su ciclo de vida en sus ambientes naturales constituye un componente central de este conocimiento. Tal información actuarial permite desarrollar modelos poblacionales que generan bases para el establecimiento y desarrollo de especies nativas en campos degradados. En este trabajo exploramos principios de trasplante y crecimiento de poblaciones de especies arbóreas nativas de selva húmeda en campos agropecuarios degradados. Se emplea la información actuarial del ciclo de vida del árbol pionero *Cecropia obtusifolia* y de la palma tolerante a la sombra *Astrocaryum mexicanum* para explorar, a través de modelos matriciales de proyección lineal, los costos y beneficios de usar semillas, plántulas ó juveniles en el proceso de promover la regeneración de selvas en campos abandonados. De acuerdo con estos modelos, es recomendable el trasplante de árboles juveniles (30 – 50 cm de altura) más que la siembra de semillas y plántulas. Es posible utilizar cantidades reducidas de individuos durante el trasplante y desarrollo de las poblaciones de árboles pioneros, siempre y cuando éstos sean protegidos de condiciones adversas y enemigos naturales al menos durante el primer año de desarrollo. Las actividades de protección que aseguren una elevada supervivencia (> 80%) son fundamentales para el establecimiento y desarrollo de las poblaciones de plantas tolerantes a la sombra. Considerando el marco conceptual anterior y los casos de estudio, se discuten las circunstancias de costo-beneficio, tanto económicas como ecológicas que habría que considerar para determinar la cantidad de árboles a trasplantar y los cuidados necesarios durante su desarrollo inicial con el fin de optimizar el establecimiento y desarrollo de las poblaciones trasplantadas.

Palabras clave: Árboles juveniles, Áreas degradadas, Demografía, Restauración, Trasplante.

INTRODUCCIÓN

Una de las prácticas más comunes de manejo del suelo en las regiones cálido-húmedas de México es la llamada roza-tumba-quema. Con esta práctica, un sitio de bosque tropical húmedo (*sensu* Richards 1996, o simplemente selva) es talado y posteriormente quemado, con el fin de preparar el terreno para uso agrícola, crianza de ganado o ambas acciones. Las actividades asociadas a esta práctica tales como la deforestación, alteración física y química del suelo, así como la introducción de material biológico ajeno a la biota nativa, modifican drásticamente el ambiente y erosionan la diversidad biológica local y regional. Cuando la selva es reemplazada por comunidades de plantas y animales exóti-

cos (e.g., siembra de pastos ganaderos e introducción de animales forrajeros), la estructura y función del ecosistema original se pierden casi en su totalidad. Así, un uso extensivo e intensivo del suelo, la aplicación de prácticas agropecuarias deficientes y/o condiciones de sitio muy pobres (i.e., suelos de pobre calidad y terrenos con pendiente pronunciada) reducen la productividad de los sitios. Con frecuencia, este proceso culmina con el abandono del terreno en condiciones degradadas.

En el contexto anterior, un reto abierto es encontrar herramientas científicas que permitan la recuperación de propiedades del ecosistema nativo en áreas improductivas, degradadas y abandonadas. En la presente contribución se propone que la ecología de poblaciones, en particular la demografía de plantas, puede proveer herramientas prácticas muy importantes para este propósito. Basado en la experiencia obtenida con el estudio de la ecología de poblaciones de especies arbóreas en la región de Los Tuxtlas (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995), México, se presentan ejemplos de modelos de dinámica de poblaciones que pueden utilizarse para explorar criterios de transplante de especies de plantas nativas en ambientes degradados. Antes de presentar estos modelos, en primer lugar se describe la base conceptual sobre la cual éstos se desarrollan, tomando como marco de referencia el concepto de regeneración natural. Para ilustrar la utilidad de estos modelos, emplearemos como sistemas de estudio al árbol pionero *Cecropia obtusifolia* (Moraceae) y a la palma tolerante a la sombra *Astrocayium mexicanum* (Arecaceae). Estos dos sistemas representan especies extremas dentro de un continuo de estrategias regenerativas que ocurre en la comunidad de árboles de selva húmeda (Martínez-Ramos et al. 1989).

Regeneración natural

Un paso primordial en la búsqueda de las bases científicas, que ayuden a la restauración de propiedades ecológicas de selvas húmedas en área degradadas, es entender los procesos y mecanismos ecológicos de regeneración natural de selvas asociados a perturbaciones naturales. Desde los años treinta del siglo pasado, autores como Aubreville (1938, en Richards, 1996), Van Stennis (1958) y Richards (1996) empezaron a explorar estos procesos con la llamada “teoría del mosaico” y Schulz (1960) aportó las primeras descripciones cuantitativas al respecto. Sin embargo, Whitmore (1974), Hartshorn (1978) y Oldeman (1978) cristalizaron el concepto de sucesión cíclica involucrado en el proceso de regeneración natural de selvas, dando lugar a una área fecunda de investigación en ecología tropical (por ejemplo, Brokaw, 1983; Gómez-Pompa y Del Amo, 1985; Denslow 1987).

El proceso de regeneración natural determina que los árboles maduros sean reemplazados por otros que surgen del banco de semillas y plántulas, lluvia de semillas y rebrotes vegetativos. En conjunto, las poblaciones premaduras, que incluyen árboles juveniles (o brinzales), plántulas y semillas, constituyen la llamada “regeneración de avanzada”, a partir de la cuál se desarrollan nuevos árboles maduros. La regeneración de avanzada se encuentra en un proceso continuo de renovación. En general, la pobre disponibilidad de luz que ocurre bajo el dosel cerrado del bosque limita el crecimiento de las plántulas y

los brinzales (Chazdon y Pearcy, 1991) lo cual lleva a estas plantas a una pobre capacidad, morfológica y fisiológica, para recuperarse de daños físicos o bióticos (Dirzo, 1984; Auspurger, 1984; Langenheim *et al.*, 1984), o bien a la muerte debido a un balance negativo de carbono (Ackerly y Bazzaz, 1995). Sin embargo, existen especies, sobre todo de plantas arbóreas de talla pequeña del sotobosque, que pueden crecer y reproducirse bajo condiciones limitadas de luz (e.g., Piñero *et al.*, 1984). La muerte de las plantas en la regeneración de avanzada es compensada por plántulas que emergen de dos fuentes de semillas: (i) de aquellas que se producen por los árboles presentes en la localidad, y (ii) de aquellas provenientes de árboles externos a la localidad y que arriban al sitio a través de algún agente de dispersión (Martínez-Ramos y Soto Castro, 1993; Webb y Peart, 2001).

Una localidad del bosque se perturba cuando bajo la acción de agentes naturales (tales como vientos, sobrecargas de agua, descargas eléctricas, terremotos, ataque de herbívoros y/o patógenos) cae el árbol dominante o bien un árbol vecino. Brokaw (1983), Martínez-Ramos (1985), Clark y Clark (1994), entre otros, han descrito patrones ecológicos asociados a la caída de árboles en selvas húmedas. Al caer el árbol, se forma un claro o hueco en el dosel, aumentando al interior del bosque la cantidad de radiación solar, el material orgánico en el piso del bosque, la velocidad del viento y disminuyendo la humedad ambiental por encima del suelo (Martínez-Ramos, 1985; Denslow *et al.*, 1998). A medida que el área del claro es más grande, la diferencia ambiental entre los sitios de dosel cerrado y abierto es mayor (Denslow *et al.*, 1990). Además, la abundancia y actividad de animales granívoros, herbívoros, polinizadores y dispersores de semillas pueden modificarse de manera importante en los claros grandes (Gorchov *et al.*, 1993; Calvo-Irabién e Islas-Luna, 1999; Ghazoul y Hill, 2001).

Las plantas de diferentes especies difieren en su amplitud de tolerancia fisiológica y capacidad de asimilación de recursos lumínicos a lo largo de los gradientes de condiciones físicas y de disponibilidad de recursos que se generan en el sotobosque con la dinámica del dosel (Brokaw, 1987; Denslow, 1987). En los claros pequeños (e.g., < 50 m² producidos por la caída de ramas de un árbol grande) el aumento de luz en el sotobosque puede ser suficiente para acelerar el crecimiento y el vigor de las plantas presentes en la regeneración de avanzada (Brokaw y Scheiner, 1989). Sin embargo, estos claros se cierran rápidamente por el crecimiento lateral de las copas de árboles vecinos de modo que el aumento de luz en el sotobosque tiene una duración relativamente corta (< 2 años, Sanford *et al.*, 1986). Para especies arbóreas del dosel superior estos claros efímeros representan pulsos de crecimiento rápido intercalados entre periodos de supresión o crecimiento lento cuando el dosel se encuentra cerrado (Clark y Clark, 1992; Brienen y Zuidema, 2006). En especies arbóreas de talla pequeña, los claros chicos facilitan la maduración y la actividad reproductiva de estas plantas (Piñero y Sarukhán, 1982; Martínez-Ramos *et al.*, 1988).

A medida que el tamaño y la magnitud del disturbio aumentan, debido a la caída simultánea de varios árboles en el mismo sitio, el aporte de la regeneración de avanzada al reclutamiento de nuevos árboles se reduce debido a los daños físicos producidos sobre los brinzales y plántulas. Por lo tanto, el desarrollo de nuevos árboles en estos casos depende en mayor grado de las semillas que ingresan al sitio por dispersión (Bazzaz, 1984). Las especies fuertemente demandantes de luz sólo se establecen, sobreviven y

reproducen en los claros grandes y emergen de las semillas depositadas en el suelo poco después de la perturbación (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990, 1992). La colonización de los claros por especies pioneras inician un proceso sucesional y generan condiciones ambientales que son favorables a especies que no toleran elevados niveles de radiación (Thompson *et al.*, 1992). Al madurar, las especies pioneras dominan temporalmente el dosel en el sitio perturbado, dispersando semillas hacia otros sitios abiertos (Popma y Bongers, 1988).

Bajo la cobertura de los árboles pioneros se desarrollan las fases juveniles de árboles de menor rapidez de crecimiento y maduración, conocidas como especies no-pioneras, persistentes o tolerantes a la sombra (Whitmore 1989). Con el tiempo, el dosel del bosque aumenta en altura y en densidad foliar y al morir los árboles pioneros son reemplazados por árboles que pueden persistir centenas o más de mil años, dependiendo de la especie y el sitio de crecimiento (Chambers *et al.* 1998, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1998). En los sitios con dosel cerrado, las especies pioneras quedan restringidas al banco de semillas, ya que las plántulas de estas especies no sobreviven bajo la sombra. A medida que la luz que llega al sotobosque se reduce, las especies tolerantes a la sombra dominan la regeneración de avanzada y conforman la estructura del dosel forestal.

A lo largo de la secuencia sucesional antes descrita, se reemplazan gremios de plantas pioneras y tolerantes que son conformados por un número elevado de especies que, en general, poseen baja abundancia. En un claro dado se reemplaza un conjunto reducido de especies, pero a través del mosaico forestal la sucesión ocurre entre una multitud de especies (Brokaw y Scheiner, 1989; Martínez-Ramos 1994). Se ha discutido de manera controversial el papel jugado por la dinámica de claros y los procesos regenerativos en el mantenimiento de la gran diversidad de especies de plantas encontradas en las selvas húmedas (Hubbell *et al.* 1999, Vandermeer *et al.* 2000).

Sucesión secundaria en campos agropecuarios abandonados

Cuando un sitio de selva es reemplazado por un campo agropecuario de uso extensivo e intensivo ocurre: i) una disminución drástica de la calidad del hábitat para las plantas nativas del bosque y ii) disminuye la disponibilidad de propágulos y fuentes regenerativas. Por ejemplo, en potreros abandonados de la región de Los Tuxtlas, México, se registró para un periodo de seis meses una lluvia de semillas que fue entre tres y cuatro veces menor en abundancia y riqueza de especies (456 semillas y 2.5 especies m^{-2} ; Martínez-Garza y Gózález-Montagut, 1999) que aquella registrada en la selva (1,454 semillas y 0.7 especies m^{-2} , Martínez-Ramos y Soto-Castro, datos no publicados). La mayoría de las especies comunes en ambos hábitats mostraron una abundancia de lluvia de semillas en la selva un orden de magnitud mayor que la registrada en los potreros.

En las áreas manejadas, la densidad del banco de semillas de las especies pioneras se reduce notablemente respecto a aquella encontrada en el suelo de la selva. Por ejemplo, en Los Tuxtlas y en la región Lacandona, México, la densidad del banco de semillas de los

árboles pioneros *Cecropia obtusifolia* y *C. peltata* (Moraceae) fue entre cinco y diez veces menor en áreas de cultivo y potreros que en el suelo de la selva (Guevara, 1986; González-Montagut, 1996; Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos, 1990). En otros estudios se ha encontrado una reducción aun más drástica en paisajes alterados, desapareciendo prácticamente el banco de semillas (Aide *et al.*, 2000).

La baja disponibilidad de semillas en las áreas alteradas se debe a varios factores. Primero, cuando ha ocurrido una fuerte reducción de la cubierta de selva por deforestación y cambio de uso del suelo se limita fuertemente la dispersión de semillas hacia el campo abandonado (Uhl *et al.* 1988, Buschbacher *et al.* 1988) ya que los dipersores evitan áreas abiertas (Cardoso da Silva *et al.*, 1996). Segundo, las semillas que llegan al sitio sufren elevada depredación. En praderas abandonadas en región Selva Lacandona se registraron niveles de depredación mayores a 80% en 48 horas para varias especies pioneras y en ocho días para especies no pioneras (X. García-Orth en preparación). Tercero, las semillas de especies no pioneras son generalmente recalitrantes (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993) y bajo la elevada radiación solar que ocurre en campos abiertos pueden experimentar deshidratación y no germinar (Rodríguez *et al.*, 2000).

Como resultado de los tres procesos anteriores, el reclutamiento de plántulas en áreas degradadas es bajo. Por ejemplo, en Marqués de Comillas, Chiapas, se encontró que la tasa anual de reclutamiento de plántulas de especies pioneras y no-pioneras es entre cuatro a seis veces menor en pastizales abandonados que en la selva madura y que la densidad de plántulas en pie de ambos tipos de especies fue tres veces menor en el pastizal que en la selva (Benitez-Malvido *et al.*, 2001). Resultados similares se han encontrado en otras regiones neotropicales (Holl y Lulow, 1997; Toh *et al.*, 1999).

Las condiciones ambientales que operan en las áreas alteradas pueden afectar de manera negativa la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de especies nativas de selva (Guevara y Laborde, 1993; González-Montagut, 1996). En los campos abandonados es común que el suelo se encuentre muy alterado con baja humedad, temperaturas elevadas, pobres nutrientes, alta compactación y con presencia de agroquímicos tóxicos (Reiners *et al.*, 1994). Además, las plántulas sufren elevada depredación y fuerte competencia con gramineas y malezas (Martínez-Ramos y García-Orth, en revisión). Bajo estas circunstancias, el proceso de sucesión puede detenerse (Mezquita *et al.*, 2001), requiriéndose entonces acciones de restauración. Una vez que se abandona un campo manejado, la recuperación de la selva depende de manera crucial del desarrollo de una cubierta vegetal conformada por especies pioneras, ya que con ello se pueden generar condiciones favorables para el establecimiento de especies no-pioneras.

Dinámica de las poblaciones y sucesión secundaria

El proceso de regeneración natural en la selva y el de sucesión secundaria en campos abandonados resultan de fenómenos poblacionales. En última instancia, la aparición, desarrollo y desaparición de una especie durante el proceso sucesional depende de balances numéricos entre las tasas de natalidad y mortalidad que operan en las poblaciones de

diferentes especies. Para ilustrar este punto puede usarse el siguiente modelo sencillo de crecimiento poblacional.

$$N_{t+1} = N_t + n(t)(N_t) - m(t)(N_t) \quad (1),$$

o bien,

$$N_{t+1} = N_t (1-r(t)) \quad (2),$$

donde $r(t) = n(t)-m(t)$,

N_t es la densidad de la población en un tiempo sucesional t (año), N_{t+1} es la densidad de la población un año después, $n(t)$ es la tasa anual de natalidad *per capita*, m la tasa anual de mortalidad *per capita*, ambas variando en función del tiempo sucesional. Finalmente, $r(t)$ es la tasa instantánea de crecimiento de la población que en este caso también varía en función del tiempo sucesional. Reconociendo que las funciones $n(t)$, $m(t)$ y $r(t)$ pueden ser complejas y no lineales, por simplicidad puede suponerse que n y m varían de manera lineal con el tiempo de abandono. Por ejemplo, puede pensarse que las especies pioneras tienen una tasa de natalidad máxima al inicio de la sucesión la cuál se reduce proporcionalmente a medida que el tiempo transcurre. De la misma manera, puede suponerse que la tasa de mortalidad de estas especies es mínima al inicio de la sucesión pero aumenta proporcionalmente a medida que el tiempo transcurre. Bajo estos supuestos tenemos que:

$$n(t) = n_0 - A^*t \quad (3),$$

$$m(t) = m_0 + B^*t \quad (4)$$

y

$$r(t) = (n_0 - A^*t) - (m_0 + B^*t), \text{ o bien}$$

$$r(t) = r_0 - t^*(A+B), \text{ donde } r_0 \text{ es la tasa máxima de la población.}$$

Los niveles de radiación solar a nivel del suelo se reducen a medida que se desarrolla la cubierta de vegetación en un campo abandonado (Guimaraes-Vieira, 1994; Kabakoff y Chazdon, 1996). Con ello disminuyen las condiciones ambientales que son propicias para la germinación de semillas de plantas pioneras, tales como elevados valores de la relación rojo/rojo lejano y fuertes fluctuaciones de temperatura (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Por lo tanto, la tasa de emergencia de plántulas de especies pioneras tendería a disminuir a una cierta velocidad (parámetro A en ecuación 3) a medida que se desarrolla la comunidad sucesional, dependiendo del grado de dependencia de la natalidad a factores que operan en los campos abiertos. Por otro lado, puede pensarse que la tasa de mortalidad en las fases juveniles de las especies pioneras aumenta a una cierta velocidad (parámetro B en ecuación 4) a medida que el follaje del dosel se hace más denso y la disponibilidad de luz decrece a nivel del suelo. Este aumento en mortalidad es acompañado por la muerte de los árboles adultos cuya longevidad tiende a ser corta (< 50 años, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1998).

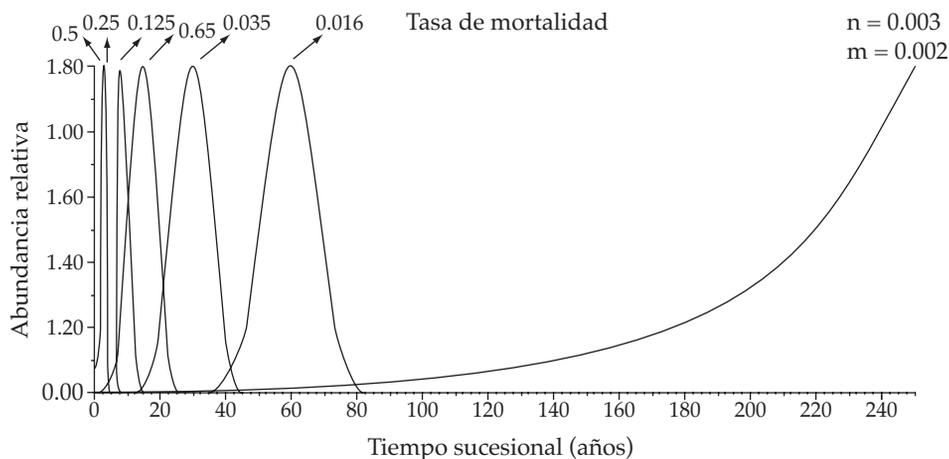


Figura 1: Hipótesis de la composición florística inicial.

Bajo estas ideas simples, el modelo descrito por la ecuación (1) muestra una trayectoria inicial ascendente de la densidad de plantas hasta alcanzar un valor máximo y posteriormente una tendencia de reducción hasta la desaparición de la población. El tiempo de aparición, pico de abundancia y tiempo de extinción depende de los valores de los parámetros A y B (Figura 1). El modelo simula especies pioneras de pronta aparición y desaparición en la sucesión cuando A y B tienen valores elevados, es decir, cuando la tasa de natalidad se reduce rápidamente y la de mortalidad aumenta rápidamente con el tiempo. Este sería el caso de especies heliófilas. A medida que los parámetros A y B toman valores menores (lo cual puede sugerir mayor capacidad de tolerancia a la sombra) el pico de abundancia y el tiempo previo a la desaparición de la población se retarda. Así, este modelo sugiere que diferencias biológicas, que determinan los valores de A y B (por ejemplo, en el grado de tolerancia fisiológica a la sombra y el nivel de resistencia a agentes de mortalidad que operan bajo doses cerrados), entre las especies pueden generar una secuencia temporal de sustitución de especies.

Las especies no-pioneras tolerantes a la sombra se encuentran en un extremo de bajas tasas de natalidad y mortalidad y persisten por largos periodos de tiempo durante el proceso sucesional. Las semillas de estas especies ingresan al campo abandonado en cantidades reducidas y experimentan condiciones adversas para la germinación (por ejemplo, elevada carga evaporativa que conduce a la pérdida de agua de las semillas, Holl, 1998, 1999), puede pensarse que las especies tolerantes a la sombra presentan valores mínimos de natalidad al inicio de la sucesión. A medida que la cubierta vegetal se desarrolla, las condiciones de humedad mejoran y una mayor cantidad de perchas pueden facilitar la presencia de dispersores que aumentan la llegada de semillas al sitio (Holl, 1998). Finalmente, algunos árboles alcanzan la madurez convirtiéndose en focos de producción local de semillas aumentando la tasa de natalidad.

Por otro lado, la elevada radiación solar en los campos abiertos produce mayor riesgo de muerte para las plantas tolerantes a la sombra. Por ejemplo se sabe que las plántulas de estas especies pueden morir debido a fotoinhibición y a escasez de agua (Loik y Holl, 2001, sin embargo ver Martínez-Garza *et al.*, 2005). Al desarrollarse una cubierta vegetal, tal riesgo de muerte disminuye y el ambiente aún rico en luz favorece el crecimiento rápido de estas plantas hacia su madurez. La mayoría de las especies arbóreas que se desarrollan en la sombra presentan, durante la fase adulta, lentas tasas de mortalidad ($< 2\%$ año) y poseen larga longevidad (> 200 años, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1998). Por lo tanto, se esperaría que la tasa de mortalidad de plantas no-pioneras disminuya con la edad sucesional del sitio abandonado.

Por lo tanto, entender cómo cambian a través del tiempo las tasas de nacimientos y muertes de las especies en ambientes sucesionales es importante en la aplicación de técnicas de recuperación de un bosque en áreas alteradas.

Modelos matriciales y regeneración en campos abandonados

La dinámica de poblaciones de especies arbóreas depende de tasas demográficas que varían con la edad y el tamaño de los individuos. En estas poblaciones, coexisten individuos que nacieron en diferentes años, provenientes de varias cohortes. El hecho de que las plantas expresen gran plasticidad en su tamaño, es decir, se desarrollan a diferentes velocidades dependiendo de las circunstancias ambientales locales, contribuye a generar mayor heterogeneidad demográfica en las poblaciones. Por lo tanto, para cuantificar la velocidad con la que crece una población de árboles se requieren modelos que incorpore tal heterogeneidad. Los modelos matriciales de proyección lineal son muy útiles en este sentido (Caswell, 1989). Para selvas húmedas, existe un buen número de estudios que han hecho estimaciones de la tasa de crecimiento de las poblaciones utilizando estos modelos (e.g., Alvarez-Buylla *et al.*, 1996). En contraste, en un área agropecuaria que ha sido abandonada, las poblaciones colonizadoras se componen de individuos limitados a uno o unos cuantos estadios tempranos de desarrollo (por ejemplo, semillas y/o plántulas). La dinámica de la población a largo plazo depende entonces del éxito de establecimiento y desarrollo de estas cohortes.

El proceso de recuperación de bosque en un área degradada debe imitar la secuencia sucesional, comenzando con el trasplante de especies pioneras (pero ver Martínez-Garza *et al.*, 2005). Una vez desarrollada esta comunidad inicial, las condiciones se vuelven propicias para el trasplante de especies persistentes. Para ilustrar este proceso, usaremos modelos demográficos de árboles pioneros y tolerantes a la sombra. En Los Tuxtlas, México, poblaciones del árbol pionero *Cecropia obtusifolia* (longevidad máxima 35 años) y la palma tolerante del sotobosque *Astrocaryum mexicanum* (longevidad máxima 130 años) han sido objeto de estudios demográficos a largo plazo (Piñero *et al.* 1984, Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992). Con esta base de datos se desarrollaron modelos matriciales de la dinámica de poblaciones de cada especie (Martínez-Ramos *et al.* 1988, Alvarez-Buylla, 1994). Ambas especies están sujetas a mecanismos de regulación dependiente de la densi-

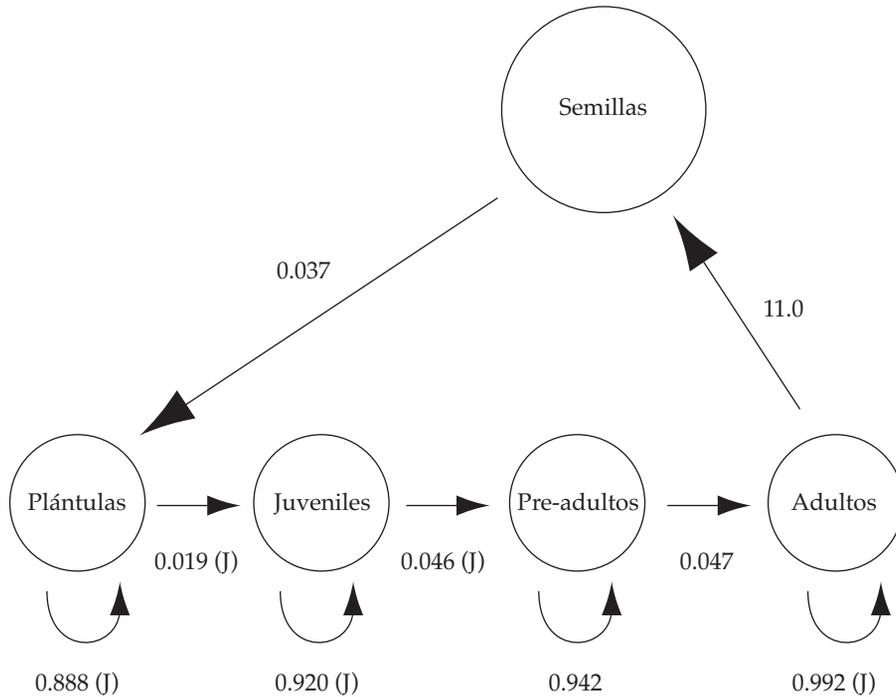


Figura 2: Ciclo de vida de *Astrocarium mexicanum*.

dad. En *C. obtusifolia*, la supervivencia y fecundidad de los individuos adultos disminuyen al aumentar la densidad de la población adulta (Alvarez-Buylla, 1994). En *A. mexicanum*, la supervivencia de las semillas, plántulas, palmas jóvenes y palmas adultas disminuye al aumentar la densidad de palmas juveniles (Figura 2, Martínez-Ramos et al. 1988). Al modelar la dinámica poblacional de éstas especies, incorporando estas funciones densodependientes, se encontraron densidades en el equilibrio (K) cercanas a las observadas en el bosque natural ($K_{C. obtusifolia}^a$ 60 ind ha⁻¹; $K_{A. mexicanum}^a$ 1,000 ind ha⁻¹).

Usando los modelos antes descritos pueden emplearse para explorar acciones que podrían favorecer la recuperación de poblaciones de árboles en áreas alteradas. En este contexto, se considerarán a continuación ejercicios de simulación considerando dos "acciones de manejo" hipotéticas: i) cuantitativo, cambiando la densidad de propágulos sin modificar el medio de desarrollo y ii) cualitativo, modificando factores ambientales (i.e., aumentando la supervivencia de los propágulos) sin cambiar la cantidad o tipo de los propágulos (por ejemplo, semillas vs plántulas) a trasplantarse (Figura 3). Como resultado, el modelo simula un crecimiento logístico de las poblaciones y los efectos de los tratamientos se pueden evaluar en tres parámetros: K (número de árboles en equilibrio), R_{max} (tasa máxima de crecimiento de la población), T_k (tiempo requerido para alcanzar la densidad en equilibrio; Figura 4).

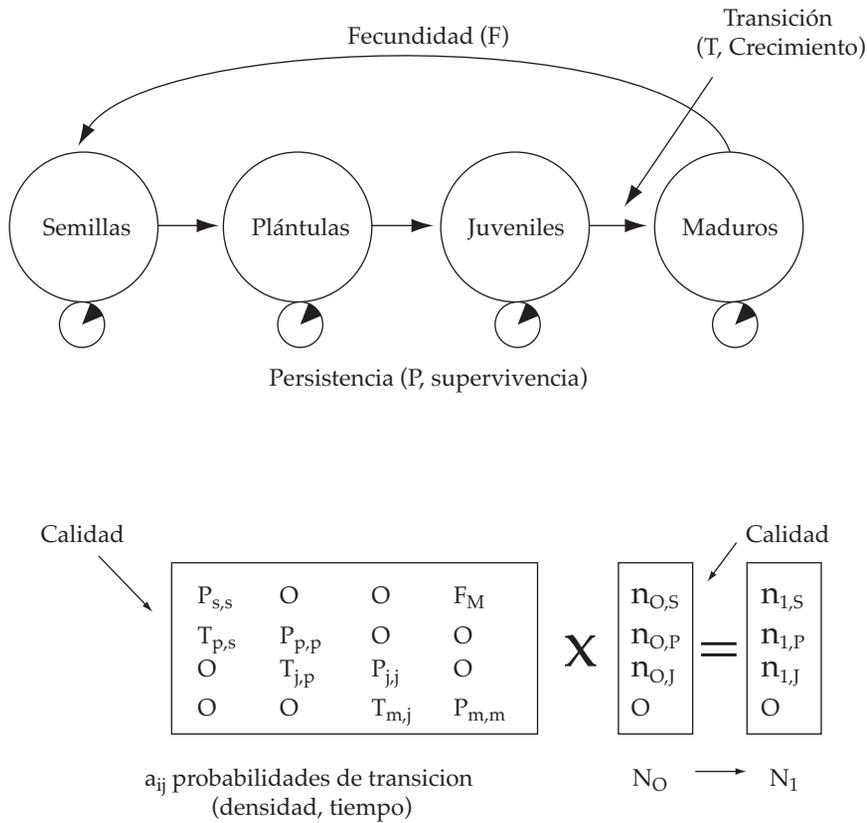


Figura 3: Ciclo de vida de *Cecropia obtusifolia* y el modelo matricial de crecimiento poblacional.

Usando el modelo matricial antes descrito podemos evaluar cuál sería la trayectoria de una población de plantas pioneras si suponemos que: i) al abandonarse el área alterada la densidad de trasplante de semillas (o la densidad de plántulas) es similar a la registrada en la lluvia de semillas de *C. obtusifolia* en pastizales ganaderos en Los Tuxtlas (ca. 90 semillas m^{-2} ; Martínez-Garza y González-Montagut, 1999) y ii) las tasas demográficas observadas en la selva de Los Tuxtlas (Álvarez-Buylla, 1994) no se modifican en el área alterada, suposición que en el mejor de los casos es una hipótesis optimista.

Al iniciar con esta densidad de semillas, el modelo simula un crecimiento logístico de la población de *C. obtusifolia* alcanzando la densidad de equilibrio en 250 años. ¿Cuál sería el efecto sobre esta trayectoria al manipular la densidad inicial de propágulos? El modelo muestra que R_{max} y T_k se modifican en mayor grado cuando multiplicamos la densidad inicial de semillas por un factor de entre 30 y 40 veces (Figura 5A). Esto sugiere que la estrategia recomendable es la densidad en valores relativamente altos. ¿Cuál sería el efec-

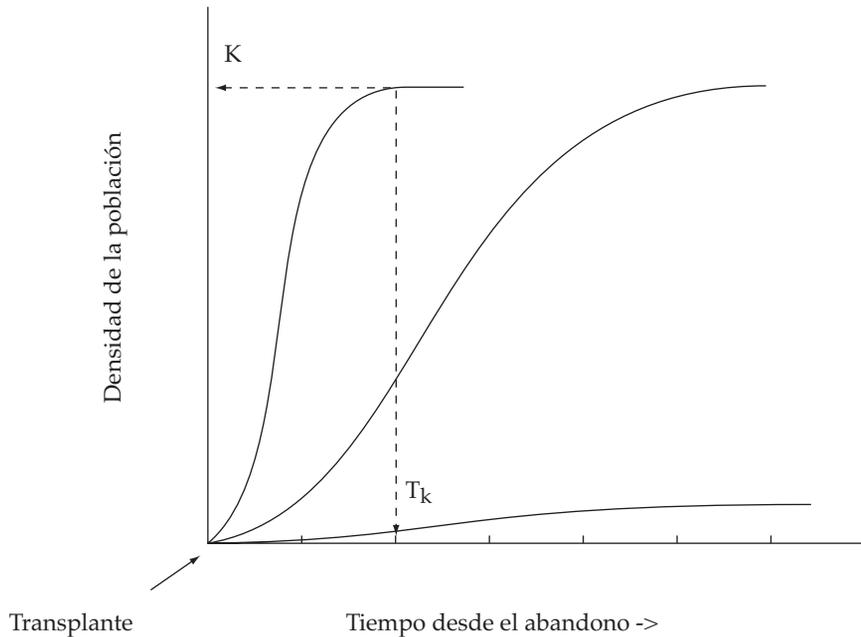


Figura 4: Trayectoria de crecimiento de una población con denso-dependencia.

to cuando se manipula la calidad del ambiente favoreciendo un aumento en la supervivencia de los propágulos? En este caso, en las simulaciones mantuvimos constante la densidad de propágulos y aumentamos la supervivencia de las semillas (ó plántulas) hasta un máximo de 100%. Los resultados sugieren un aumento exponencial en K y R_{max} y negativo en T_k al aumentar la tasa de supervivencia (Figura 5B). En general, entonces, nuestras simulaciones sugieren que los parámetros de la dinámica poblacional cambian en mayor grado cuando se modifica la calidad del ambiente (aumentando la supervivencia), que cuando se modifica la densidad de los propágulos.

Un segundo aspecto que puede abordarse con el modelo es determinar las equivalencias de densidad de trasplante según el tipo de propágulo considerado (semillas, plántulas ó árboles juveniles). Realizamos simulaciones con el fin de abordar este punto. En este caso, modificamos la densidad de semillas, plántulas y juveniles hasta obtener un valor de K de 60 árboles adultos de *C. obtusifolia* por hectárea en 33 años, bajo la suposición de que este tamaño de población y lapso son ideales para la recuperación de un dosel forestal. En la Figura 6 se muestra que el trasplantar juveniles (de cuatro meses de edad y ca. 50 cm altura) reduce en cuatro órdenes de magnitud la densidad de siembra respecto a aquella con semillas y en dos órdenes de magnitud respecto a aquella con plántulas (menos de 1 mes de edad y < 10 cm de altura). Claramente, existe una disyuntiva entre trasplantar un número reducido de propágulos, con elevado costo de crianza y alta supervivencia

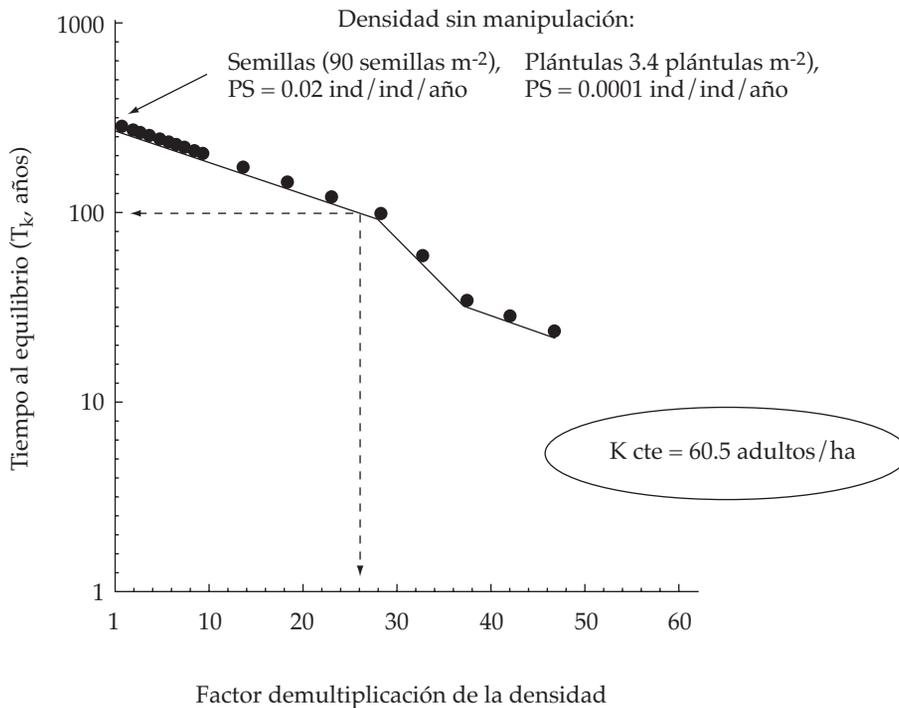


Figura 5A: Efecto del aumento en la **cantidad** de semillas o plántulas trasplantadas al campo abierto para *Cecropia obtusifolia*.

(juveniles), y trasplantar un alto número de propágulos de bajo costo y baja supervivencia (semillas). Además, debe considerarse que sembrar una elevada densidad de semillas no es garantía del éxito en el establecimiento de la población. Para ejemplificar lo anterior, en Marqués de Comillas, Chiapas, se sembraron elevadas densidad de semillas de *Cecropia peltata* (ca. 500 semillas por 100 cm²) y de *Ochroma pyramidale* (75 semillas por 100 cm²) en pastizales recién abandonados. Después de un mes, el reclutamiento fue prácticamente cero debido, en gran medida, a elevadas tasas de depredación por insectos (ver también Aide *et al.*, 2000; Holl 1998). Igualmente, las plántulas de árboles pioneros sufren de elevadas tasas de mortalidad en pastizales. Rodríguez-Velázquez (2005) encontró porcentajes de supervivencia menores a 2% a un año del trasplante de plántulas de diferentes especies pioneras en pastizales abandonados en Marqués de Comillas.

El uso de los juveniles como propágulos de trasplante puede evitar las etapas más vulnerables del desarrollo de los árboles. Sin embargo, el uso de árboles juveniles implica mayor costo de producción, incluyendo: la infraestructura y mano de obra para colecta de semillas, la siembra y crianza en vivero y el posterior transporte de los propágulos. Por lo tanto, habrá que considerar que existe una inversión importante en el uso de juveniles que

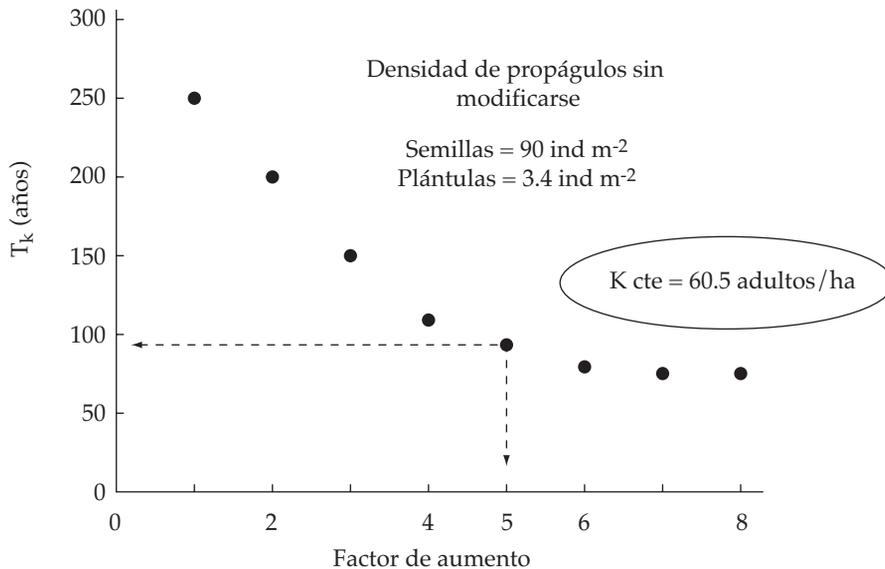


Figura 5B: Efecto del aumento en la **supervivencia** de las semillas o plántulas trasplantadas al campo abierto para *Cecropia obtusifolia*.

debe ser asegurada. Así, una vez trasplantados, los juveniles requieren de acciones de protección contra diferentes factores de mortalidad. La densidad de trasplante puede reducirse al mínimo si se asegura la supervivencia de los juveniles al 100%. Nuestro modelo sugiere que cuando la supervivencia anual de los juveniles es del 100% la densidad de trasplante es un orden de magnitud menor que cuando la supervivencia es igual a aquella observada en condiciones naturales (18%). Existen estudios experimentales que muestran que la eliminación manual de pastos exóticos y ruderales (que compiten con las plantas trasplantadas) aumenta la supervivencia de los juveniles en 10 veces (González-Montagut, 1996). También se ha encontrado que la protección contra herbívoros es crucial para la supervivencia de los trasplantes (Holl *et al.*, 1999).

La decisión de proveer cuidados posteriores a las plantas trasplantadas que permitan la máxima probabilidad de supervivencia (S_{max}) hasta un estado de mínima mortalidad natural depende de los costos de crianza ponderados por la capacidad innata de estas plantas para desempeñarse exitosamente en el campo a restaurar, como se discute en Martínez-Ramos y García-Orth, en revisión. Cuando la supervivencia natural de los propágulos en el campo abandonado es alta y el costo y crianza es elevado, no es recomendable llevar a cabo acciones de restauración. Por el contrario, cuando la supervivencia de los mismos es baja y el costo de crianza resulta en un aumento substancial de la supervivencia, entonces se recomienda proveer cuidados.

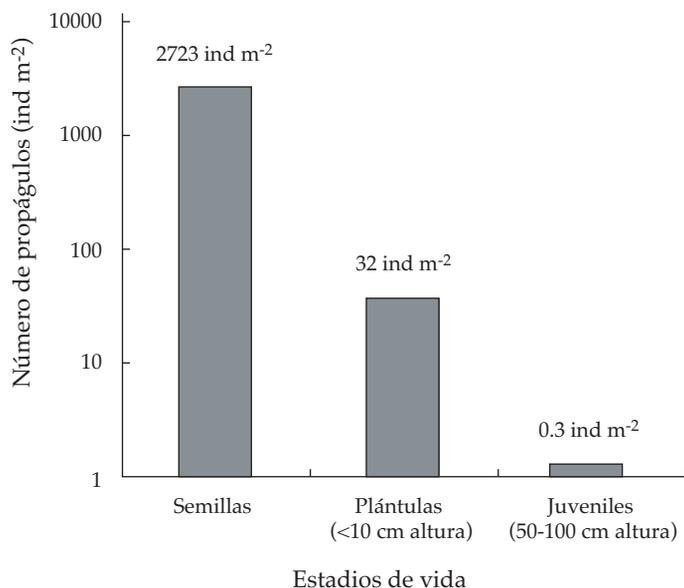


Figura 6: Número de propágulos de *Cecropia obtusifolia* necesarios para alcanzar una densidad de 60 adultos ha⁻¹ en un período de 33 años, considerando las tasas de mortalidad naturales.

Respecto a especies tolerantes a la sombra, suponiendo una densidad de una semilla por metro cuadrado (similar a aquella que ocurre en el bosque), *Astrocarium* alcanzaría su densidad poblacional en equilibrio en cerca de 500 años. Cuando se cambiaron los valores de densidad o supervivencia de propágulos, al igual que en el caso de *Cecropia*, la población fue más sensible a cambios en la supervivencia (cambios en la calidad del ambiente) que en la densidad de propágulos (semillas ó plántulas). En este caso, sin embargo, se observó que la sensibilidad de K , T_k y R_{max} en las semillas ocurrió en un ámbito menor de valores de supervivencia ($< 15\%$), mientras que para las plántulas ocurre en valores altos de supervivencia ($> 80\%$ anual; Figura 7). Para el desarrollo de poblaciones de especies tolerantes se sugiere favorecer el aumento en la supervivencia de semillas introducidas (por ejemplo, protegiéndolas de depredadores) y cuidar a las plántulas emergidas disminuyendo su riesgo de muerte (por ejemplo, protegiéndolas de herbívoros y daños físicos). El aumento en la densidad y supervivencia de las semillas pueden lograrse con bajos costos de inversión. Acciones como extraer individuos ya establecidos (sobre todo en la fase adulta) o provocar daños que aumenten en un porcentaje pequeño la tasa de mortalidad pueden resultar en fuertes limitantes del crecimiento, e inclusive en la extinción, de la población. Por ejemplo, un aumento de tan solo 7% en la tasa natural de mortalidad que opera en la población adulta puede llevar a la extinción total de la misma.

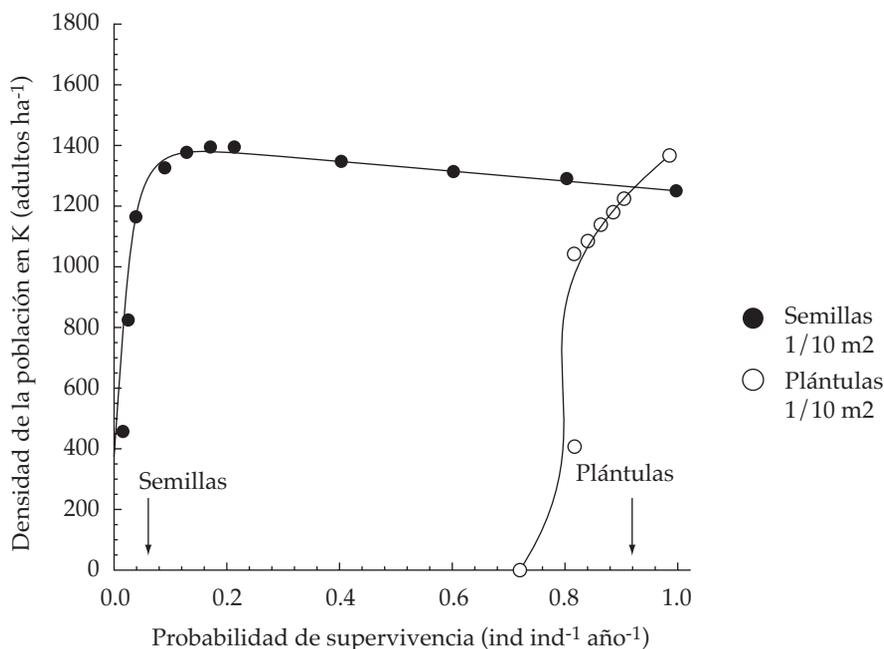


Figura 7: Efecto del aumento en la **supervivencia** de las semillas trasplantadas al campo abierto para *Astrocarium mexicanum*.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

La información demográfica de especies que representan a diferentes gremios regenerativos es valiosa en la exploración de acciones de restauración. El resultado de dichas acciones puede llevar a la recuperación rápida de poblaciones de plantas que juegan un papel importante en la estructura, dinámica y funcionamiento de la selva. Sería recomendable explorar experimentalmente el comportamiento de poblaciones de diferentes gremios bajo las sugerencias surgidas del análisis de los modelos aquí presentados. También sería importante explorar el desarrollo de poblaciones de especies con características ecológicas complementarias, sobre todo al inicio de la sucesión. Por ejemplo: a) especies pioneras que producen frutos carnosos y que son atractoras de frugívoros y b) especies que se asocian con organismos mutualistas y que facilitan la recuperación de propiedades del suelo, lo que a su vez favorece el crecimiento de la vegetación de bosque (por ejemplo, leguminosas asociadas a bacterias nitrificantes, especies asociadas a hongos micorrizicos, etc). Además, la mezcla de especies puede ser un mecanismo para disminuir problemas asociados al desarrollo de cubiertas mono-específicas, como la propensión a enfermedades y fenómenos de competencia intra-específica. Es importante llevar a cabo estudios con

el fin de identificar especies nativas que puedan desarrollarse en ambientes de alteración extrema y cuyos costos de producción, trasplante y cuidados sean mínimos.

LITERATURA CITADA

- Alvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rainforests: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* **143**: 155-191.
- Alvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**: 314-325.
- Alvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of a neotropical pioneer tree: an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical trees. *Journal of Ecology* **80**: 275-290.
- Alvarez-Buylla, E., R. García-Barrios, C. Lara y M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **27**: 387-421.
- Ackerly, D.D. y F.A. Bazzaz. 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **101**: 289 – 298.
- Aide, T.M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera y H. Marcano-Vega. 2000. Forest Regeneration in a Chronosequence of Tropical Abandoned Pastures: Implications for Restoration Ecology. *Restoration Ecology* **8**: 328.
- Aubreville, A. 1938. La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique Occidentale Française. *Annals of the Academy of Sciences. Coloniale, Paris*. 9pp. En: Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species - interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* **65**: 1705-1712.
- Bazzaz, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. In: Medina, E.; Mooney, H.A.; Vázquez-Yanes, C., eds. *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers: 233-243.
- 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. In: *Life forms and Dynamics in tropical forests*. F. Gottsberger and S. Liede (eds). J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Vertagbuchhandlung, Berlin.
- Brienen, R. y P. Zuidema. 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology*, **94**(2): 481- 493.
- Brokaw, N. V. L. 1983. Groundlayer dominance and the apparent inhibition of tree regeneration by *Aechmea magdalenae* (Bromeliaceae) in a tropical forest. *Tropical Ecology* **24**: 194-200.
- Brokaw, N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* **75**: 9-19.
- Brokaw, N.V.L: y S.M. Scheiner. 1989. Species Composition in Gaps and Structure of a Tropical Forest (en la Edición Especial: Treefall Gaps and Forest Dynamics). *Ecology* **70**: 538-541.
- Buschbacher, R., C. Uhl, E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* **76**: 682-699.
- Calvo-Irabién, L.M. e Islas-Luna, A. 1999. Predispersal predation of an understory rainforest herb *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) in gaps and mature forest. *American Journal of Botany* **86**: 1108-1113.

- Cardoso da Silva, J.M., C. Uhl, G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* **10**: 491-503.
- Caswell, H. 1989. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Chambers, J. Q., N. Higuchi y J.P. Schimel. 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature* **391**: 135-136.
- Chazdon, R.L y T.W. Pearcy. 1991. The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. *BioScience* **41**: 760-766.
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* **62**: 315-344.
- Clark, D.A. and D.B. Clark. 1994. Climate-induced variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology* **82**: 865-872.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 431-451.
- Denslow, J.S., A.M. Ellison y R.E. Sanford. 1998. Treefall gap size effects on above and below processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* **86**: 597.
- Denslow, J.S., J.C. Schultz, P.M. Vitousek y B.R. Strain. 1990. Growth Responses of Tropical Shrubs to Treefall Gap Environments. *Ecology* **71**: 165-179.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. En: *Perspectives on plant population ecology*. Dirzo, R. and J. Sarukhán (eds.) Sinauer A. Publishers. pp. 141-165.
- Ghazoul, J. y J. Hill. 2001. The Impacts of Selective Logging on Tropical Forest Invertebrates. En: Fimbel, R.A., J.G. Robinson y A. Gramal (Eds.). *The Cutting Edge - Conserving Wildlife in Logged Tropical Forests*. Columbia University Press.
- Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.). 1985. *Investigaciones sobre regeneración de selvas*. Vol. II. Editorial Alhambra. México, D. F.
- González-Montagut, R. 1996. Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México. Tesis Doctoral. Universidad de Harvard.
- Gorchov, D.L., Cornejo, F., Ascorra, C. and Jaramillo, M. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* **107/108**: 339-349.
- Guevara-Sada, S. 1986. Plant species availability and regeneration in Mexican tropical rain forest. Tesis doctoral. Universidad de Uppsala.
- 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.
- Guimaraes-Vieira, I.C., C. Uhl y D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a succession facilitator in an abandoned pasture, Paragominas, Amazônia. *Plant Ecology* **115**: 91 - 99.
- Hartshorn, G. S. 1978. Tree fall and tropical forest dynamics. En Tomlinson, P. B. and Zimmerman, M. A. (eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 617 - 638.
- Holl, K.D. 1998. Do Bird Perching Structures Elevate Seed Rain and Seedling Establishment in Abandoned Tropical Pasture? *Restoration Ecology* **6**: 253.
- Holl, K.D. 1999. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. *Biotropica* **31**: 229-242.
- Holl, K.D. y M.E. Lulow. 1997. Effects of Species, Habitat, and Distance from Edge on Post-Dispersal Seed Predation in a Tropical Rainforest. *Biotropica* **29**: 459-468.

- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechler, B., Wright, S.J. y Loo de Lao, S. 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* **283**: 554-557.
- Kabakoff R.P. y R.L. Chazdon. 1996. Effects of Canopy Species Dominance on Understorey Light Availability in Low-Elevation Secondary Forest Stands in Costa Rica *Journal of Tropical Ecology* **12**: 779-788.
- Langenheim, J.H., C.B. Osmond, A. Brooks y P.J. Ferrar. 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. *Oecologia* **63**: 215 – 224.
- Loik, M.E. y K. D. Holl. 2001. Photosynthetic responses of tree seedlings in grass and under shrubs in early-successional tropical old fields, Costa Rica. *Oecologia* **127**: 40-50.
- Martínez-Garza C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* **145**: 255-265.
- Martínez-Garza, C., V. Peña, M. Ricker, A. Campos y H.F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* **217**: 365–379.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. En revisión. Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Bontánica de México*.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez-Buylla. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science* **3**: 400-105.
- Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez-Buylla. 1995. Seed dispersal and patch dynamics: a demographic approach. *Ecoscience* **2**: 223-229.
- Martínez-Ramos, M. y A. Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* **108**: 299-318.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* **76**: 700-716.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla y J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* **70**: 555-558.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México (A. Gómez-Pompa & S. del Amo, eds.) pp: 191-239. Editorial Alhambra Mexicana, S.A., México.
- Mesquita, R.C.G., K.Ickes, G. Ganade y G. B. Williamson. 2001. Alternative Successional Pathways in the Amazon Basin. *The Journal of Ecology* **89**: 528-537.
- Oldeman, R.A.A. 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. En: Tomlinson, P.B. y M.H. Zimmermann (Eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. pp. 535-560. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reiners W.A., Bowman A.F., Parsons W.F.J. y Keller M. 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* **4**: 363-377.
- Richards P.W. 1996. *The tropical rain forest*. 2a Edición. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodríguez-Velázquez, J.E. 2005. Desempeño de plántulas trasplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, UNAM. 103 pp.
- Rodríguez, M. C., Orozco-Segovia, A., Sánchez-Coronado, M. E. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Seed germination in six mature neotropical rain forest species under different dehydration treatments. *Tree Physiology*. **20**: 693-700.

- Piñero, D. y J. Sarukán. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm *Astrocaryum mexicanum*, J. Ecology, **70**: 461-472.
- Piñero D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* Liebm. and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* **72**: 977-989.
- Popma, J. y F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* **75**: 625-632.
- Sanford Jr., R.L., H.E. Braker y G.S. Hartshorn. 1986. Canopy Openings in a Primary Neotropical Lowland Forest (in Short Communication). *Journal of Tropical Ecology* **2**: 277-282.
- Schulz, J.P. 1960. Ecological studies of rain forest in northern Surinam. *Proceedings Koninklike Nederlandse Akademie von Wesenchappen* **253**: 1-267.
- Thompson, W.A., P.E. Kriedemann y I.E. Craig. 1992. Photosynthetic Response to Light and Nutrients in Sun-Tolerant and Shade-Tolerant Rainforest Trees. I. Growth, Leaf Anatomy and Nutrient Content. *Australian Journal of Plant Physiology* **19**: 1 – 18.
- Toh, I., M. Gillespie y D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* **7**(3): 288.
- Uhl C., Buschbacher R. y Serrao E.A.S. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* **76**: 663-681.
- Vandermeer, J., I. Granzow de la Cerda, D. Boucher, I. Perfecto y J. Ruiz. 2000. Hurricane Disturbance and Tropical Tree Species Diversity. *Science, New Series* **290**: 788-791.
- Van Steenis C.G.G.J. 1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: The biological nomad theory. En: Chazdon, R. L. and T. C. Whitmore (Eds.). *Foundations of Tropical Forest Biology: Classic Papers with Commentaries*. Publicado en asociación con Association for Tropical Biology. 862 p.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 69-87.
- Webb, C.O. y D.R. Peart. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* **4**: 491-499.
- Whitmore T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**: 536-538.
- Whitmore T. C. 1974. Excerpts from Change with Time and the Role of Cyclones in Tropical Rain Forest on Kolombangara, Solomon Islands. En: Chazdon, R. L. and T. C. Whitmore (Eds.) *Foundations of Tropical Forest Biology: Classic Papers with Commentaries*. Publicado en asociación con Association for Tropical Biology. 862 p.