

DOCUMENTO DE TRABAJO 9

Economía

**MODELOS DE DINÁMICA DE PARCHES
EN SELVAS TROPICALES**

**ELENA R. ÁLVAREZ-BUYLLA
Y RAÚL GARCÍA-BARRIOS**

Traducción del inglés de Sofia Figeman



CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DOCENCIA ECONÓMICAS

COLECCION CIDE

CIDE
DTE
9

Primera edición, 1992

**D.R.© 1992, Centro de Investigación y Docencia Económicas, A.C.
Carretera México-Toluca km 16.5, Lomas de Santa Fe, 01210 México, D.F.**

**Tipografía y cuidado editorial:
Solar, Servicios Editoriales, S.A. de C.V.
Andes 51, col. Alpes, 01010 México, D.F.
Tels. y fax 593-5748, 664-4785 y 664-4886**

ISSN 0185-3384

Impreso en México

INTRODUCCIÓN*

En 1970 Levin definió las metapoblaciones como grupos de poblaciones locales y propuso el primer modelo de dinámica de metapoblaciones (1, 2). El estudio de las metapoblaciones ha renacido recientemente a medida que el hombre fragmenta los hábitats naturales y los ecólogos y los biólogos evolucionistas se interesan más por comprender los procesos y mecanismos que sustentan los patrones observados en las poblaciones y comunidades naturales. Los ecólogos teóricos de poblaciones (2), los genetistas de poblaciones (3) y los biólogos conservacionistas (2) han propuesto nuevos modelos de metapoblaciones y han desarrollado métodos de campo para parametrizarlos. Los biólogos tropicales han comenzado recientemente a elaborar modelos de metapoblaciones para enfrentar problemas ecológicos, evolutivos y de manejo (4, 5, 6, 7, 8, 9, 10). Dichos modelos albergan grandes promesas para la investigación básica y aplicada en los bosques tropicales.

En los bosques tropicales los modelos de metapoblaciones deben comprender una población que crezca en un mosaico ambiental dinámico y cuya estructura cambie con el tiempo. En estos bosques el mosaico dinámico se crea con la caída periódica de árboles y ramas que abren claros en el dosel (11). En consecuencia, las poblaciones se encuentran segregadas espacialmente en parches de vegetación en diferentes etapas sucesivas (12). Los claros recién formados tienen condiciones contrastantes de luz, nutrientes, suelo, humedad y vegetación diferentes con respecto a los parches que no han sido alterados por mucho tiempo (13, 14, 15, 16, 17). Los claros pueden variar en tamaño y en forma pero se definen como una apertura del dosel que llega hasta dos metros de altura (18), aunque las condiciones ambientales en los bordes de los claros también pueden ser alteradas por la apertura del dosel (19, 20). Después de formados, los claros comienzan a cerrarse por crecimiento de la vegetación de los alrededores y por la germinación y crecimiento de plántulas y árboles jóvenes. Después de cierto periodo, cuya duración promedio depende de la composición florística, las condiciones climatológicas y la pendiente del suelo, un claro puede verse afec-

*Esta investigación fue financiada por una beca otorgada por la Universidad Nacional Autónoma de México (México), la beca "Dora Garibaldi" de la Universidad de California en Berkeley a EAB, una beca para investigación doctoral concedida por la Fundación Nacional para la Ciencia de Estados Unidos - National Science Foundation - (BSR88-15681) a EAB, una beca de investigación Sigma Xi y una beca de investigación doctoral del UC-MEXUS a EAB. También agradecemos el apoyo financiero de la Fundación Interamericana de Estados Unidos y del Centro de Investigación y Docencia Económicas a RGB. Agradecemos a M. Martínez-Ramos y J. Meave por la revisión cuidadosa del borrador.

tado de nuevo por otra caída de un árbol. El tiempo promedio entre dos claros consecutivos en un lugar determinado se conoce como la tasa promedio de rotación del bosque (21).

Para formular un modelo de dinámica de metapoblaciones en el contexto de la dinámica de parches de vegetación en mosaicos de bosque tropical, hay que tomar en cuenta los modelos de: *i*) el comportamiento demográfico y la dinámica de poblaciones de las especies en cada tipo de parche; *ii*) la transición entre parches de vegetación por la formación de claros, la sucesión y el cierre del claro, y *iii*) el movimiento de individuos o propágulos entre diferentes tipos de parches. Además, estos tres submodelos tienen que acoplarse. La manera más sencilla de acoplar la dinámica de la población a la dinámica del mosaico del bosque es asumir que la dinámica de parches vegetales es independiente de la dinámica de poblaciones de cualquier especie determinada. El movimiento o la dispersión entre los tipos de parche se relaciona con la dinámica del mosaico del bosque, expresando el número de propágulos que entran o salen de un tipo de parche como una función de la proporción de la superficie de bosque que ocupa cada tipo de parche.

La importancia de la dinámica de parches en la dinámica de poblaciones de las especies, las interacciones ecológicas y la evolución de la historia de la vida se ha tratado ampliamente en el marco de los bosques tropicales (22, 23, 24, 25, 26). Sin embargo, sólo recientemente se han aplicado herramientas matemáticas formales para estudiar la dinámica ecológica y evolutiva de las poblaciones en los mosaicos de los bosques tropicales.

1. LOS MODELOS

Los modelos de metapoblaciones que se han propuesto para el caso de los bosques tropicales han recurrido a modelos matriciales para describir la dinámica de poblaciones dentro de cada tipo de parche, a modelos de cadenas de Markov (véase la explicación más adelante) para describir la dinámica del bosque, y a modelos lineales para la dispersión de semillas entre los diferentes tipos de parche. Los modelos matriciales de poblaciones y los modelos de Markov suponen valores discretos de tiempo y un número finito de categorías de edad o tamaño para los individuos, y un número finito de tipos de parche. Estos modelos de metapoblaciones son modelos demográficos multirregionales (véase revisión en Caswell, 28) en ambientes dinámicos.

La dinámica de poblaciones en cada tipo de parche

Se han utilizado los modelos matriciales estándar de poblaciones para analizar

la dinámica de las especies en cada tipo de parche del mosaico del bosque. Estos modelos se han revisado recientemente (27, 28). Se describe la dinámica de una población en un tipo de parche determinado como sigue:

$$\mathbf{n}^i(t+1) = \mathbf{P} \times \mathbf{n}^i(t) \quad (1)$$

donde $\mathbf{n}^i(t)$ es un vector que representa la estructura de la población (el número de individuos en las diferentes categorías de edad, tamaño o etapa) en el momento t en el parche i , y \mathbf{P} es una matriz cuadrada de constantes p_{ij} que representa las aportaciones por individuo de la categoría i a la categoría j en un determinado lapso. Las categorías relevantes se seleccionan conforme a las especificaciones del modelo; en el caso de los modelos lineales se deben considerar categorías de edad, si \mathbf{P} es una matriz de Leslie, y categorías de tamaño o estadio del ciclo de vida, si \mathbf{P} es una matriz de Lefkovitch (27, 28). Todos los modelos publicados que relacionan la dinámica de poblaciones con la dinámica de parches han utilizado un modelo de Lefkovitch para describir la primera. Sólo un estudio incorporó mecanismos densodependientes. Dicho modelo considera una dinámica no lineal que se ha analizado numéricamente (9).

En los modelos lineales, dada una composición inicial de la población, $\mathbf{n}(0)$, la composición en cualquier momento t se puede prever mediante la fórmula: $\mathbf{n}(t) = \mathbf{P}^t \times \mathbf{n}(0)$. Para valores grandes de t , la proporción de individuos que se encuentran en diversas etapas se vuelve constante (es decir, se llega a una estructura estable de edades o estadios) y la población crece a una tasa exponencial, λ , que es el máximo valor propio positivo de \mathbf{P} y la solución absoluta más alta de la ecuación: $\det(\mathbf{P} - \lambda\mathbf{I}) = 0$, donde \mathbf{I} es la matriz identidad.

Los parámetros demográficos para cada tipo de parche pueden o simularse según preposiciones teóricas o estimarse mediante estudios de campo. Por ejemplo, Horvitz y Shemske (5) probaron tres modelos teóricos del costo demográfico, en los que dicho costo se incrementa durante todos los estadios de vida en función de la edad del parche (hasta 10 años de edad) de manera: lineal, no lineal lenta y no lineal rápida. Aplicaron estos modelos a la hierba perenne *Calathea ovandensis* (*marantaceae*), utilizando los parámetros demográficos estimados para esta especie en un claro y disminuyendo las probabilidades de transición en la matriz poblacional para los parches con edad de más de un año según las tres funciones. Otros estudios han proporcionado estimaciones de campo de los parámetros demográficos de las especies en diferentes tipos de parche (6, 7, 8, 9). Las estimaciones de campo son valiosas porque la respuesta demográfica de algunas especies a los cambios sucesionales puede variar entre los diversos estadios del ciclo de vida de manera complicada (véanse ejemplos más adelante).

La dinámica de parches o sucesiva

Todos los investigadores han utilizado un proceso markoviano lineal finito (29) para modelar la dinámica sucesional en los bosques tropicales. Un proceso markoviano finito es un proceso aleatorio para el cual existe un número finito de estados posibles (en este caso, los tipos de parche o etapas sucesionales) y en el que las transiciones de un estado a otro son probabilidades condicionales fijas (en este caso, las probabilidades de transición entre los tipos de parche). Estas probabilidades condicionales se definen como la probabilidad de que ocurra el estado k dada la ocurrencia del estado l en el lapso anterior. Además de éstas, hay que conocer las probabilidades iniciales de ocurrencia de cada uno de los estados del sistema (en este caso, un vector con las proporciones de superficie ocupadas por cada tipo de parche o el número de parches de cada tipo "0"). Como se mencionó antes, es razonable suponer un proceso sucesional lineal para bosques ricos en especies. Representamos este proceso mediante una matriz de transición \mathbf{D} , cuyas entradas, d_{kl} , representan las probabilidades constantes de que un parche tipo l se convierta en un parche k de t a $t + 1$. Si se define un vector \mathbf{f} , cuyas entradas representan el número de parches o la superficie de bosque por tipo de parche, los cambios en el mosaico del bosque se modelan como sigue:

$$\mathbf{f}(t + 1) = \mathbf{D} \times \mathbf{f}(t) \quad (2)$$

El valor propio máximo positivo de \mathbf{D} es igual a 1 y su vector propio derecho correspondiente contiene la proporción de parches o el área por tipo de parche en condiciones estables (es decir, la estructura de mosaico estable).

Los parches en un mosaico forestal pueden clasificarse de acuerdo con diferentes criterios. Los modelos de dinámica de parches publicados para bosques tropicales han seguido una de dos alternativas, dependiendo de si asume o no un solo tamaño de parche. Horvitz y Shemske (5) supusieron que todos los claros que se abren son del mismo tamaño, de modo que diferenciaron los parches sólo de acuerdo con su edad. Calcularon las posibilidades de transición, d_{kl} , según una función logística de la probabilidad de formación del claro, d_{ll} , versus la edad del parche. Si los parches se clasifican por categorías de n edades, esta suposición genera una matriz ($n \times n$) compuesta de ceros, excepto en el primer renglón (cuyas entradas representan la tasa de formación de claros en los parches de edad 1 a edad n), la subdiagonal (estas entradas representan la probabilidad de transición de los parches de una categoría de edad a la siguiente) y el extremo inferior derecho, d_{nn} (que representa la probabilidad de que parches de la categoría más antigua queden como tal de t a $t + 1$).

Sin embargo, no todos los claros en los bosques tropicales son del mismo tamaño, y su formación y tasa de cierre varían según el tamaño (30). Más aún,

el tamaño del claro tiene efectos significativos en la demografía de las especies (31). De aquí que sean necesarios los modelos que consideran la formación de claros de diferentes tamaños. Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero (6) distinguieron dos tipos de parche (abierto, ≥ 1 año y aún con pioneros, y cerrado, sin especies pioneras) y emplearon simulaciones numéricas para estudiar el efecto del tamaño del claro en la tasa de crecimiento de la población de una especie de palma del sotobosque. Álvarez-Buylla y García-Barrios (8) clasificaron los tipos de parche según el tamaño y la edad. Distinguieron cuatro tipos de parches: *i*) claros pequeños: < 1 año de formación, $< 100 \text{ m}^2$ y se cierran en un año por crecimiento lateral de la vegetación circundante; *ii*) claros grandes, < 1 año de formación, $> 100 \text{ m}^2$ y se transforman en parches sucesionales después de un año; *iii*) parches sucesionales, de 1 a 35 años desde la formación del claro y *iv*) parches maduros, > 35 años desde la formación del claro. Esta clasificación da una matriz de dinámica del bosque de 4×4 . Álvarez-Buylla (9) diferenció más tarde dos tipos de claros pequeños; los que se abrieron en parches sucesionales y los abiertos en parches maduros, con lo que se incorporó un quinto tipo de parche al análisis. En estos tres casos el vector de mosaico del bosque, \mathbf{f} , registra el área ocupada por cada tipo de parche en vez del número de parches por tipo. En estos últimos estudios los modelos se parametrizaron con base en datos de campo obtenidos mediante censos periódicos del mosaico forestal (32).

Dinámica de las metapoblaciones

Para modelar la dinámica de la población total se acopla el modelo de poblaciones en cada tipo de parche con el modelo markoviano de la dinámica forestal. Todas las transiciones posibles entre los estadios de vida y los tipos de parche se encuentran en una matriz \mathbf{G} con una dimensión igual al número de estadios de vida (s) multiplicado por el número de tipos de parche (n) (9×9 por ejemplo, si se distinguen tres tipos de parche y tres estadios del ciclo de vida), que se compone de n^2 (en este ejemplo 9, el número de todas las posibles transiciones entre tipos de parche) submatrices $s \times s$ (3×3 en este ejemplo). Entonces, la dinámica de la metapoblación se modela como sigue:

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{G} \times \mathbf{n}(t) \quad (3)$$

donde $\mathbf{n}(t)$ y $\mathbf{n}(t + 1)$ representan vectores de población $(s \times n) \times 1$ en lapsos sucesivos que contienen (n_i^l) individuos por categoría del estadio i y por tipo de parche l y los elementos de \mathbf{G} , g_{ij}^{kl} , son las probabilidades de transición del estadio j al estadio i y del tipo de parche l al tipo de parche k . Si se incluye la heterogeneidad espacial sin la dinámica tanto de parches como sucesional, la matriz de la metapoblación tendría las matrices para cada tipo de parche en la diagonal y

todos los otros valores serían iguales a cero. Una matriz que incorpore la dinámica de parches tendría elementos de todas las submatrices para las cuales se encontraron transiciones válidas entre tipos de parche de acuerdo con la matriz de Markov que se hubiera definido. Las probabilidades g_{ij}^{kl} se estiman multiplicando la probabilidad de transición del estadio j al estadio i por la transición de un tipo de parche l a un tipo de parche k , ya que se supone que estas dos transiciones son independientes una de la otra (véase *supra*). En principio, se podría usar tanto la transición demográfica del parche l como la del parche k para calcular el valor de g_{ij}^{kl} . Si la transición entre los tipos de parche ocurre inmediatamente después del censo de la población, entonces la transición demográfica que se considera es la del tipo de parche l ; si ocurre poco antes del censo, entonces la transición demográfica que se toma es la del tipo de parche k .

Dispersión

El modelo de metapoblación arriba señalado no proporciona una formalización explícita del movimiento de individuos entre los tipos de parche a causa del movimiento activo en el caso de los animales, o de la dispersión de las semillas en el caso de las plantas. En este ensayo nos referimos únicamente a estas últimas, porque todos los modelos de metapoblaciones para bosques tropicales que se han publicado han sido aplicados a plantas. Tanto el número total de semillas que produce un bosque, como el número de semillas que se dispersan hacia diversos tipos de parche varían conforme cambia el mosaico del bosque antes de que éste alcance condiciones estables.

Horvitz y Shemske (5) simularon el efecto de diversas tasas de dispersión, restando a los elementos de la matriz de la metapoblación G la fracción de semillas que se dispersan del parche natal y sumándoles la fracción que se dispersó hacia el parche nuevo. La probabilidad de que llegue una semilla a un parche tipo k depende, en este estudio, de la frecuencia del mismo parche de tipo k .

La dispersión de semillas como función de la estructura del mosaico forestal se ha formalizado explícitamente en dos de los modelos publicados para bosques tropicales (8, 9). En los modelos aplicados a la especie arbórea pionera *Cecropia obtusifolia* los autores consideraron la dispersión de semillas a los diferentes tipos de parches como función de las áreas ocupadas por diferentes parches conforme éstas cambiaron de acuerdo con el proceso de Markov. También consideraron la dispersión de diferentes semillas en cada tipo de parche e introdujeron constantes que representan el número de semillas por metro cuadrado que llegan a cada parche tipo k (éstos se calcularon en el campo, pero también se pueden simular), e incorporaron una constante de proporcionalidad para modelar la relación entre el área de parches donde crecen los individuos reproductivos y la producción de semillas.

2. APLICACIONES DE LOS MODELOS

Los modelos de dinámica de parches en bosques tropicales, tal como han sido descritos antes, se han empleado para enfrentar cuestiones concernientes a: *i*) la dinámica, regulación y estructura de las poblaciones de plantas (5, 6, 8, 9), *ii*) la evolución convergente de las especies de árboles y la evolución de los rasgos de la historia de la vida de las especies de plantas en ambientes heterogéneos (4, 5, 7, 9, 10), y *iii*) el manejo y conservación de las especies de árboles tropicales (8, 9).

La dinámica y la estructura de la población

Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero (6) estudiaron la demografía de la palma del sotobosque *Astrocaryum mexicanum* en dos claros abiertos recientemente (parches abiertos de 3 y 8 años de edad) en un parche maduro (parche cerrado >30 años de edad). Calcularon la tasa de crecimiento de la metapoblación en un bosque con dos tipos de parche y simularon el efecto de los cambios en la frecuencia y el tamaño de los claros en la tasa de crecimiento de la metapoblación (λ_m). Encontraron diferencias significativas en las tasas demográficas para la mayor parte de los estadios de vida entre las palmas que crecen en claros y las que crecen en parches maduros. Los claros favorecieron unas etapas de vida pero no todas. Sin embargo, las tasas de crecimiento poblacionales en los claros y en los parches maduros no se pudieron distinguir estadísticamente y ambas fueron igual a 1 (véase 9). Sus simulacros demostraron que para los claros suficientemente grandes (el efecto sobre las palmas dura alrededor de 66 años), λ_m baja a valores menores que 1 con tasas muy bajas de formación de claros. Mientras tanto, para claros pequeños, λ_m sigue siendo mayor que 1, aun cuando las tasas de formación de claros son muy altas (hasta 0.2 de área de claros al año, ¡tasa de rotación = 5 años!). Por lo tanto, las poblaciones de esta especie pueden presentar un equilibrio o pueden aumentar bajo una amplia gama de regímenes de perturbación del bosque.

Álvarez-Buylla y García-Barrios propusieron un modelo de metapoblaciones para estudiar la aportación relativa de la lluvia de semillas y del banco de semillas en la regeneración de claros por especies pioneras de árboles (8). Suponiendo una lluvia de semillas constante obtuvimos una solución analítica para el equilibrio del número de semillas del suelo en cada tipo de parche. Este modelo mostró que en general: *i*) la tasa a la que el contenido de semillas del suelo alcanza el equilibrio depende de las tasas promedio de supervivencia de las semillas en el suelo. Esto implica que las alteraciones permanentes o temporales en el régimen de perturbación del bosque, las cuales afectan la lluvia de semillas, se reflejará en los bancos de semillas cuyas semillas tengan tasas bajas de supervivencia más rápidamente que en los bancos de semillas de vida

larga, y *ii*) el equilibrio del contenido de semillas en el suelo aumenta linealmente en función de la esperanza de vida de las semillas en el suelo, y no linealmente en función de la tasa anual promedio de supervivencia de las semillas, y linealmente en función a la lluvia de semillas anual. Cuando se utilizaron estimaciones de campo de los parámetros para el caso de *Cecropia obtusifolia* para la selva tropical de Los Tuxtlas (México), este modelo: *i*) predijo densidades de semillas de equilibrio en diferentes tipos de parche que se asemejaban mucho a estimaciones de campo, y *ii*) estimó que de un total de 9 796 plántulas que se establecen en un año en un área de 5 hectáreas, 8 602 se originan de semillas de menos de un año y únicamente 194 de semillas de más de un año. Entonces, pese a las bajas tasas de supervivencia de las semillas en el suelo, las especies pioneras pueden depender de la dispersión abundante y a larga distancia para su regeneración en las selvas.

Álvarez-Buylla (9) aplicó cuatro modelos matriciales que incorporaron las posibles combinaciones de dos factores que afectan a las poblaciones de árboles en los bosques tropicales: la presencia o ausencia de tasas demográficas densodependientes y la presencia o ausencia de la dinámica de parches. Se cuantificaron los efectos combinados y aislados de la densodependencia y de la dinámica de parches mapeando los resultados contrastantes de la tasa de crecimiento de la población, de su tamaño y de su estructura contra los supuestos de estos cuatro modelos. Los modelos se aplicaron a la misma especie pionera de árbol, *C. obtusifolia*, y se estimaron los parámetros a partir de datos de campo. Los dos modelos que incorporaron la dinámica de parches fueron modelos de metapoblaciones que consideraron de forma explícita la dispersión entre tipos de parche. La aplicación de estos modelos proporcionó resultados importantes referentes a los factores que determinan la dinámica y la estructura de esta población en Los Tuxtlas: *i*) esta especie parece regularse por medio de mecanismos densodependientes a nivel de la fecundidad y de la sobrevivencia de los adultos, y éstos afectan la estructura de la población de manera significativa; *ii*) el régimen de la dinámica de parches afecta considerablemente el tamaño de la población y la tasa de crecimiento de la población, y *iii*) la población es sensible a cambios tanto en el tamaño como en la frecuencia de apertura de los claros. Además, la aplicación de estos modelos ilustró implicaciones teóricas generales. Por ejemplo, mostraron que se pueden cometer errores en la evaluación del efecto de la densodependencia si no se tiene en cuenta la dinámica de parches.

Evolución de historias de vida

Martínez-Ramos y colaboradores (4, 7) han señalado la importancia de considerar las rutas demográficas que pueden seguir las especies a lo largo de las diferentes etapas sucesionales, para describir y comprender los patrones de

historia de vida de las especies de árboles (véase también 10). Martínez-Ramos propuso tres gremios de especies arbóreas: *i*) especies pioneras, las cuales, al igual que *C. obtusifolia*, tienen tiempos de vida más cortos que la tasa de rotación de la mayor parte de los bosques tropicales (<50 años) y cuyos individuos establecidos no pueden encontrarse en parches maduros más antiguos que el periodo de vida de la especie; *ii*) nómadas o especies sucesionales tardías (por ejemplo, *Omphalea oleifera*), cuyos periodos de vida son más largos que las tasas de rotación del bosque y dependen en alguna etapa de su vida de la formación de claros (por lo general pequeños); y *iii*) especies primarias o tolerantes a la sombra, que también tienen periodos de vida mayores que la tasa de rotación del bosque (por ejemplo, *Astrocaryum mexicanum*), pero que pueden completar todo su ciclo de vida sin ser afectadas por la caída de los árboles.

También se pueden emplear los modelos de metapoblaciones para cuantificar las consecuencias demográficas de la variación en la historia de vida de las plantas que ocupan ambientes variables y heterogéneos como son los bosques tropicales. La tasa de crecimiento de la población (λ) puede ser interpretada como la adecuación promedio en organismos de larga vida con generaciones superpuestas (33). Si suponemos que las condiciones son constantes, se pueden interpretar los coeficientes de sensibilidad de λ en términos del potencial evolutivo de las variaciones genéticas que podrían aparecer en los diferentes estadios del ciclo de vida de las especies (28). Esto equivale a examinar la respuesta de λ a cambios cuantitativos en parámetros particulares de la historia de vida.

Horvitz y Shemske (5) propusieron un modelo de dinámica de parches para examinar los efectos de la dispersión de semillas en la adecuación promedio de una población de la hierba perenne *Calathea ovandensis* en Los Tuxtlas (México). Emplearon simulaciones numéricas de un modelo matricial del tipo que se muestra en la ecuación 3 para evaluar el efecto en λ de: *i*) dispersión dentro del parche, *ii*) dispersión a larga distancia, y *iii*) latencia de las semillas en el suelo. Una de las contribuciones importantes de su estudio es que, mediante la prueba del efecto en λ de diferentes funciones teóricas de costo demográfico, a medida que se da la sucesión y mediante la prueba de diferentes regímenes de disturbio, nos muestra que el resultado depende de la manera en que las poblaciones responden a la sucesión y, en algunos casos, de la dinámica de parches que realmente se utilizó. Los cambios sutiles en el costo demográfico o en la tasa de formación de claros modificaron significativamente los efectos que tuvieron los diferentes modelos de dispersión en λ . Para el modelo no lineal lento de decaimiento demográfico (véase la descripción de los modelos anteriores), que de acuerdo con los autores es el que mejor se ajusta a la biología de *Calathea ovandensis*, pronosticaron una selección fuerte para la dispersión local a lugares seguros, una selección débil para la latencia prolongada de la semilla y una selección en contra de la dispersión a larga distancia. Estos resultados

son congruentes con los datos de campo acerca de las características de historia de vida de la especie.

Álvarez-Buylla (9) empleó análisis de sensibilidad de un modelo de metapoblaciones para *Cecropia obtusifolia*, para mostrar que las respuestas de λ a las posibles presiones de selección son diferentes según si la dinámica de parches se incorpora o no al modelo. En un medio ambiente estático y homogéneo, se espera que la selección más fuerte ocurra en la transición de plántulas a plantas jóvenes. En contraste, cuando se incorpora la dinámica de parches en el modelo, se espera que las presiones de selección sean mayores durante la germinación.

Manejo y conservación

Los modelos de dinámica de parches que aquí se describen también son útiles para investigar el efecto de los diferentes regímenes de fragmentación y cosecha en la persistencia y dinámica de las poblaciones de especies del bosque tropical. Mediante un modelo de metapoblaciones de dinámica de semillas que incorporaba la dispersión de semillas como una función de la estructura del mosaico forestal, Álvarez-Buylla y García-Barrios (8) observaron que: *i*) un incremento en la tasa de formación de claros en parches de 2 a 35 años de edad alteraría la disponibilidad de las semillas y de la estructura del mosaico con menos fuerza que un incremento igual en la tasa de formación de claros en parches maduros (>35 años de edad) y que, *ii*) una deforestación extensiva que altere los regímenes de dispersión de semillas evitaría la regeneración de especies pioneras que, al igual que *C. obtusifolia* dependen de claros para llegar a la madurez. Se necesita mayor investigación para explorar el efecto de los diferentes regímenes de cosecha y fragmentación de los bosques en la dinámica de poblaciones de las especies con historias de vida contrastantes.

3. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

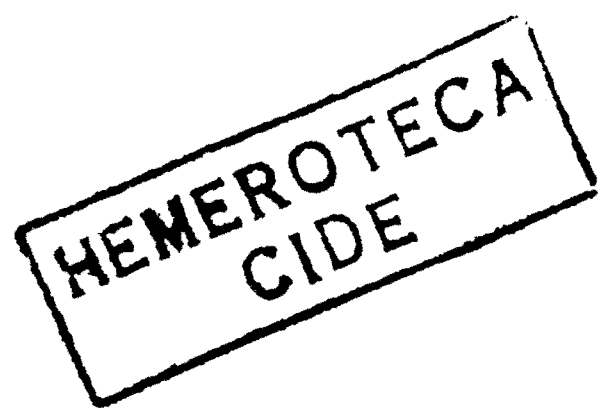
Las pocas aplicaciones disponibles de los modelos de metapoblaciones para estudiar la dinámica poblacional, la evolución y el manejo de las especies de plantas tropicales han demostrado la utilidad de estos modelos. Pero también marcan sus limitaciones y la necesidad de un desarrollo futuro. Ciertamente, se necesita mayor investigación de modelos no lineales para analizar el efecto de factores densodependientes y de la dispersión de la semilla. Es probable que los patrones espaciales de las plantas y de las perturbaciones tanto naturales como artificiales en un bosque afecten a la dinámica de las poblaciones y de la comunidad. De aquí que sean necesarios los modelos con espacio explícito (por ejemplo 34) que incluyan la dinámica de parches. También se deberían incorpo-

rar factores aleatorios que afecten a la respuesta demográfica de las plantas a la sucesión y a sus tasas de colonización en diferentes parches. Esto permitiría explorar los efectos de los distintos regímenes de disturbio en las probabilidades de extinción de las especies con historias de vida contrastantes (2). Hasta ahora sólo se han propuesto modelos de una sola especie. Los modelos de dinámica de parches pueden ser útiles también para abordar preguntas acerca de la diversidad de especies y la coexistencia de especies con historias de vida contrastantes en los bosques tropicales. Los diferentes patrones de variación temporal serán útiles para probar el efecto de los regímenes variables de cosecha y fragmentación, y también para proponer hipótesis relacionadas con la coexistencia de las especies. Por último, los futuros modelos deben considerar las consecuencias de la dinámica de parches en la composición genética y evolución de las especies en bosques tropicales (3).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Levins, R., 1970, *Lect. Math, Life Sci.*, núm. 2, pp. 75-107.
2. Hanski, I., 1989, *Trends Ecol. Evol.*, núm. 4, pp. 113-114.
3. Olivieri, I., D. Couvet y P-H. Gouyon, 1990, *Trends Ecol. Evol.*, núm. 5, pp. 206-210.
4. Martínez-Ramos, M., 1985, en A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*, México, Alhambra Mexicana, pp. 191-240.
5. Horvitz, C. C. y D. W. Shemske, 1986, en A. Estrada y T. H. Fleming (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*, Junk Publishers, pp. 169-186.
6. Martínez-Ramos, M., J. K. Sarukhán y D. Piñero, 1985, en D. J. Davy, M. J. Hutchins y A. R. Watkinson (eds.), *Plant Population Ecology*, Blackwell, pp. 293-313.
7. Martínez-Ramos, M., E. R. Álvarez-Buylla y J. K. Sarukhán, 1989, *Ecology*, núm. 70, pp. 555-557.
8. Álvarez-Buylla, E. R. y R. García-Barrios, 1991, *Am. Nat.*, núm. 137, pp. 133-154.
9. Álvarez-Buylla, E. R., 1992, *Dynamics of Tropical Rain Forests: Models for Populations and Genes*, tesis de doctorado, Universidad de California en Berkeley.
10. Viana, V., y C. Samper, 1992, *Oikos* (en prensa).
11. Clark, D., 1990, en K. S. Bawa, Hutchins y M. Hadley (eds.), *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*, UNESCO, pp. 291-315.
12. Brokaw, N. V. L., 1985, en T. A. Pickett y P. S. White (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, pp. 53-69.
13. Canham, C. D., J. S., Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies y P. S. White, 1990, *Can. J. For. Res.*, núm. 20, pp. 620-631.
14. Lawton, R. O., 1990, *Can. J. For. Res.*, núm. 20, pp. 659-667.
15. Becker, P., E. Rabenold, J. R. Indol y A. P. Smith, 1988, *J. Trop. Ecol.*, núm. 4, pp. 173-184.
16. Vitousek, P., y J. S. Denslow, 1986, *J. Ecol.*, núm. 74, pp. 1167-1178.
17. Uhl, C., K. Clark, N. Dezzeeo y P. Maquirino, 1988, *Ecology*, núm. 69, pp. 751-763.
18. Brokaw, N. V. L., 1982, *Biotropica*, núm. 11, pp. 158-160.
19. Popma, J., F. Bongers, M. Martínez-Ramos y E. Veneklaas, 1988, *J. Trop. Ecol.*, núm. 4, pp. 77-88.
20. Canham, C. D., 1989, *Ecology*, núm. 70, pp. 548-550.
21. Pickett, T. A. y P. S. White, 1985, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press.

22. Feinsinger, P., W. H. Busby, K. G. Murray, J. H. Beach, W. Z. Pounds y Y. B. Linhart, 1988, *Am. Nat.*, núm. 131, pp. 33-57.
23. Swaine, M. D. y T. C. Whitmore, 1988, *Vegetatio*, núm. 75, pp. 81-86.
24. Schupp, E. W., H. F. Howe, C. K. Augspurger y D. J. Levey, 1989.
25. Denslow, J. S., J. C. Schulz, P. M. Vitousek y B. R. Stain, 1990, *Ecology*, núm. 71, pp. 165-179.
26. Braker, E., 1991, *Biotropica*, núm. 11, pp. 158-160.
27. Van Groenendael, J., H. de Kroon y H. Caswell, 1988, *Trends Ecol. Evol.*, núm. 3, pp. 264-269.
28. Caswell, H., 1989, *Matrix Population Models*, Sinauer.
29. Feller, W., 1983, *Introducción a la teoría de probabilidades y sus aplicaciones*, vol. I, Limusa.
30. Denslow, J. S., 1987, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 18, pp. 432-451.
31. Martínez-Ramos, M., E. R. Álvarez-Buylla, 1986, en A. Estrada y T. H. Fleming (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*, Junk Publishers, pp. 333-346.
32. Martínez-Ramos, M., E. R. Álvarez-Buylla, J. K. Sarukhán y D. Piñero, 1988, *Journal of Ecology*, núm. 76, pp. 700-716.
33. Fisher, R. A., 1930, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford University Press.
34. Hubbell, S. P., R. Condit y R. B. Foster, 1990, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, núm. 330, pp. 269-281.



ÍNDICE

Introducción	5
1. Los modelos	6
2. Aplicaciones de los modelos	11
3. Conclusiones y perspectivas	14
Referencias bibliográficas	15