

## INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGIA Y DINAMICA DEL BOSQUE TROPICAL

Eduard Plana Bach\*

\* Area de Política Forestal del Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Universitat Autònoma de Barcelona. Miembro de la comisión de Cooperación Internacional de la Asociación de Forestales de España (PROFOR).

### I LAS BASES PARA UNA GESTIÓN SOSTENIDA DE LOS BOSQUES TROPICALES

Como es sabido, las formaciones forestales tropicales son uno de los ecosistemas más complejos en término de diversidad de especies. Desde el ámbito de la ecología se define a los bosques tropicales húmedos, como veremos más adelante, como la vegetación 'climática' ideal. También son conocidos los factores medioambientales específicos de los trópicos como el día corto, fotoperiodicidad constante, desarrollo homogéneo de las temperaturas y la falta de estaciones térmicas compensado por la existencia de estaciones hidrológicas (Poorter y Bongers 1993, Whitmore 1983, Lamprecht 1990).

En cuanto a los suelos tropicales, aunque los suelos de "reciente" formación como los andosoles volcánicos o los suelos aluviales tiene niveles de disponibilidad de nutrientes mayores, normalmente, los suelos tropicales son suelos pobres en nutrientes resultado de prolongados periodos sin perturbaciones geomorfológicas, es decir, de edad avanzada, con temperaturas constantemente altas y con grandes volúmenes de precipitación anual que conducen a que se produzca una meteorización intensiva y una lixiviación profunda. La exuberante vegetación del bosque húmedo tropical es originada por el proceso constante de "autofertilización" o reciclaje y la facultad óptima de retener nutrientes dentro del ecosistema. Los nutrientes son retenidos principalmente en el complejo húmico por lo que la mayoría de ellos se encuentran en los primeros centímetros del suelo en lugar de en la biomasa como se asume generalmente. Por lo tanto, la biomasa forestal total ofrece pocas variaciones a lo largo de los trópicos húmedos con respecto a la fertilidad inherente de los materiales originales de los suelos (Lamprecht 1990).

Los bosques tropicales, por sus características medioambientales, resultan ser ecosistemas muy complejos pero, a su vez, de una enorme fragilidad. El uso de maquinaria pesada, por ejemplo, puede destruir la capa de humus que se encuentra en los primeros centímetros del suelo y perderse, de forma irreversible, la capacidad de retener los nutrientes necesarios para las plantas y los cultivos (Nepstad et al. 1991). Por otro lado, veremos como las relaciones que existen entre animales y plantas son muy complejas habiendo especies de árboles que necesitan de un determinado animal para la germinación de sus semillas. Para una correcta gestión y aprovechamiento sostenido de los recursos forestales es imprescindible conocer estas interrelaciones y en general la ecología y dinámica del bosque en su globalidad. Según varios autores, precisamente este desconocimiento del ecosistema tropical es una de las principales limitaciones para desarrollar una silvicultura sostenida y una de las causas del avance de la deforestación y degradación ambiental de los bosques tropicales (Jepma 1995, Steinlin 1996, 1998, Plana y Meya 2000).

Por lo tanto, previo a definir cualquier modelo de gestión forestal es imprescindible considerar los fundamentos ecológicos del bosque y entender su dinámica. Es fundamental conocer los sistemas de reproducción de las especies sobretodo en los trópicos con bajas densidades de individuos comerciales por hectárea de bosque. Factores como el periodo de floración y fructificación, la polinización y los vectores dispersantes de semillas, tipo de germinación o tolerancia a la sombra son parte de la información necesaria de las especies deseadas.

Así mismo es imprescindible conocer como afectan las diferentes perturbaciones a la estructura del bosque y a su capacidad de regeneración. Como evoluciona la sucesión primaria en bosques vírgenes o poco modificados y como avanza la sucesión secundaria un vez la cubierta original ha sido fuertemente modificada o directamente eliminada por causas antrópicas.

## II FUNDAMENTOS ECOLOGICOS PARA LA GESTIÓN SILVICOLA DE LOS BOSQUES TROPICALES; Error!

Marcador no definido.

### Fenología

Un mal manejo puede llevar a una disminución drástica de la disponibilidad de semillas y polinizadores para más adelante del número de individuos de plantas comerciales. Pultz y otros autores (1993) recomiendan conocer previo a cualquier plan de gestión; las especies polinizadoras, cuan lejos transportan el polen y los efectos de las operaciones silvícolas en las poblaciones de los polinizadores. La sostenibilidad de una gestión forestal, por ejemplo, puede mejorarse si el aprovechamiento es llevado a cabo después de la producción de semillas. Por lo tanto, el patrón fenológico de las especies comerciales (periodo de floración, fructificación y producción de semillas) habrá que tenerlo en cuenta para una correcta gestión de los recursos forestales.

### Floración

Después de un periodo de desarrollo vegetativo, los árboles entran en la fase reproductiva. La edad de la transición es muy variable y depende de factores genéticos y ambientales. Por ejemplo, algunas especies pioneras de ciclo corto de los trópicos americanos florecen temprano como la *Trema spp.*, a los 2-3 años, o la *Cecropia spp.*, a los 3-4 años. En cambio, especies de la familia de las dipterocarpaceas, muy abundantes en los trópicos asiáticos, no florecen hasta los 20-30 años, y existen algunos casos extremos como la *Minqartia guianensis* que tarda 160 años (Poorter & Bongers 1993). Los patrones de floración son igualmente variados, desde especies que florecen continuamente asegurando una reproducción constante (caso de muchas pioneras) hasta especies que florecen anualmente (la mayoría de las climácicas). Una categoría distinta la forman las plantas monocárpicas, las que florecen masivamente y luego mueren. Este mecanismo se encuentra principalmente en monocotiledonias como palmeras y bambús. Los bambús además presentan una floración sincronizada. Janzen (1976) propone que de este modo consiguen escapar de los predadores de semillas; los predadores disponibles no pueden consumir todas las semillas y a su vez, el tiempo es demasiado corto para que la población de depredadores pueda aumentar y aprovechar toda la abundancia.

El conocimiento de los sistemas de reproducción de las especies es fundamental. Esto es sobretodo importante en los trópicos, con una baja densidad natural de individuos, acentuada o no por actividades de extracción o corta. A la hora de planificar un aprovechamiento forestal hay que tener en cuenta que (Putz et al. 1993):

- a) Muchas especies tropicales en condiciones naturales están representadas por un o pocos individuos reproductivos maduros por hectárea,
- b) la mayoría de las especies arbóreas no son auto-fértiles (dioicas pero también muchas monoicas y hermafroditas) y
- c) a menudo se da una disminuciones en las poblaciones de polinizadores (insectos, mamíferos y aves) por acción antrópica.

### Polinización

La gran mayoría de plantas forestales tropicales son polinizadas por animales frente al viento como principal vector en clima templado (en los trópicos prácticamente solo las coníferas se polinizan a través del viento). Resultado de la evolución se dan muchos casos de plantas y polinizadores especializados entre ellos, por lo que muchas especies tienen flores con características especialmente adaptadas a ciertos polinizadores ("pollination syndrome") (Whitmore 1983). Igual que en clima templado, los insectos (abejas sobretodo) juegan un importante papel. La polinización a partir de murciélagos está prácticamente restringida a los trópicos. En los paleotrópicos (Africa y Asia) pueden distinguirse los Megachirópteros (nectarívoros) y los Microchinópteros (insectívoros); en los neotrópicos (América latina) solo se encuentran estos últimos. Igualmente importante es la polinización por aves (caso de los colibrís por ej.). La fisionomía de las flores varía en función del tipo de polinizador.

## Dispersión de semillas

La dispersión de la semilla en los trópicos responde principalmente a los siguientes tipos (Whitmore 1983):

- *Baroócora*: los frutos o semillas caen por su propio peso.
- *Anemoócora*: los frutos o semillas son dispersadas por el viento.
- *Zoócora*: debido a animales vectores de semillas o animales frugívoros (principalmente aves - ornitocoria- y mamíferos como primates y murciélagos - chripterocoria- o peces -psicoria-, típico de los bosques inundados).
- *Hydroócora*: dispersión por agua. Propio de muchas especies de lianas y de mangles o del caso típico del coco, capaz de recorrer miles de kilómetros.
- *Autoócora*: debido por ejemplo a la explosión de frutos saliendo despedidas las semillas, caso del caucho (*Hevea brasiliensis*).

La mayoría de las especies tropicales presentan una dispersión zoócora. Las especies de dispersión anemoócora son más propias de los tipos de bosque estacionales y la mayoría de estas especies liberan las semillas al final de la época seca (Whitmore 1983, Poorter and Bongers 1993).

Respecto a las aves como agentes de dispersión cabe distinguir (Snow 1981):

- a) los *frugívoros especializados*, que se alimentan de frutos de alta calidad ricos en grasas y proteínas y que aportan una dieta completa, típicamente grandes con pocas pero relativamente grandes semillas.
- b) los *frugívoros no especializados* o oportunistas que se alimentan de frutos menos nutritivos y que proveen prácticamente carbohidratos. Los frutos son pequeños y contienen pequeñas semillas, a menudo muchas en cada fruto. Para los especialistas el fruto de algunas especies ofrecen toda su base alimenticia, mientras que los no especializados necesitan de otras fuentes de alimento. Igualmente esta diferenciación influye en los patrones de distribución de las especies vegetales.

Existe una relación entre el tipo de fruto y el grupo ecológico al que pertenece la especie vegetal y por ende con los vectores. Los frutos pequeños y en gran cantidad típicos de los no especializados son los propios de la vegetación secundaria, para la que es aventajoso atraer cuantos diferentes tipos de frugívoros mejor para favorecer la dispersión de las semillas. Las inversiones de recursos en cada semilla son pequeñas. En cambio, los frutos adaptados a la dispersión por frugívoros especializados, pertenecen a especies que necesitan producir semillas con grandes reservas para cuando la semilla tenga alguna posibilidad de establecerse en el suelo forestal. Si las semillas son grandes, la única manera de atraer aves frugívoras es envolviendo la semilla con un buen abrigo carnososo; la inversión de la planta en cada semilla es considerable y repercute en atraer a un agente dispersante más seguro. Las características del fruto y del hábitat de estas especies se acerca más a las especies primarias.

Igualmente cabe diferenciar entre las aves que se alimentan del pericarpo o de otras partes suaves del fruto, dejando intacta la semilla por defecación o regurgitación, llamados *frugívoros legítimos*, de los que comen frutos para digerir las semillas, llamados más correctamente *depredadores de semillas*. En estos últimos se distinguen los que comen semillas adaptadas a la dispersión por animales de los que comen semillas adaptadas a la dispersión por otros medios (por ejemplo el viento). Aun habría que considerar los *acumuladores de semillas*, que aun siendo depredadores de semillas, acumulan más de la que recuperan favoreciendo su dispersión. A diferencia de los depredadores de semillas, estos últimos están mutuamente adaptados con las plantas suministradoras de semillas, de un modo análogo a la adaptación entre frugívoros legítimos y la planta alimento.

Snow (1981) en su artículo trata extensamente la ornitocoria en los trópicos.

Según el patrón fenológico y el modelo de dispersión la disponibilidad de semillas sobre el territorio es diferente. Una fructificación prolongada a lo largo del año junto con el pequeño tamaño de las semillas permite que muchas especies pioneras puedan diseminar semillas a muy grandes distancias. En cambio, especies diseminadas por el viento como *Jacaranda copaia* o *Vochysia maxima* tienden a poseer bancos de semillas más uniformes. Especies diseminadas por animales como *Didymopanax morottoni* tienden a formar manchones de semillas de tamaños y densidades diferentes, como resultado del patrón espacial de defecación y regurgitación de los animales. Bajas densidades de las poblaciones de animales, tienden a aumentar la agregación de las semillas alrededor de los árboles semilleros.

## Germinación

Respecto a la germinación se pueden distinguir tres tipos de categorías:

- a) *Vivipara*: Especies que se desarrollan como plántulas aun unidas al árbol madre y solo cuando están bien desarrolladas se sueltan. Es típico de especies de manglar como *Bruguera ssp.* o en bosques inundados estacionalmente como las "varzeas" de Brasil. En ambos casos se asegura la dispersión por el agua.
- b) *Germinación temprana*: una vez la semilla llega al suelo inicia el proceso de la germinación tan pronto como la semilla absorbe agua (imbibición; rehidratación de proteínas y activación de los enzimas). Estas semillas son normalmente grandes (reservas suficientes), húmedas y no pueden soportar bajas temperaturas ni desecaciones. Con una germinación inmediata aumenta la posibilidad de escapar de la depredación o degradación por microorganismos. A este grupo pertenecen las *semillas recalcitrantes*, las que de modo natural no presentan dormancia y ésta no puede ser inducida.
- c) *Dormancia*: La germinación se retrasa hasta que las condiciones ambientales son más favorables para el crecimiento y el riesgo de mortalidad de todo el cohorte de plántulas disminuye con la formación de un banco de semillas y una distribución de la germinación más homogénea en el tiempo. Las semillas con dormancia se denominan *ortodoxas*. Los factores ambientales que pueden romper la dormancia e iniciar la germinación son:
  - ⇒ un mayor ratio del espectro Rojo lejano / Rojo (cosa que sucede con la apertura del dosel dada la filtración selectiva de la luz roja por la vegetación) imprescindible para la germinación de las especies heliófitas que no inician la germinación hasta la formación de un claro.
  - ⇒ fluctuaciones grandes de temperatura o temperaturas extremas (ruptura del pericarpo impermeable al agua y al oxígeno), también favorecidas en la apertura de claros
  - ⇒ precipitación y humedad disponibles (lavado de los inhibidores metabólicos, típico en plantas de climas áridos)
  - ⇒ por actividad animal (ruptura del pericarpo por abrasión mecánica a través del aparato digestivo típico de monos araña, elefantes o varias aves y por actividad microbiológica).

Varios autores postulan la relación entre el tipo de germinación, la composición de las comunidades y las estrategias de las plantas (Budowsky 1965, Pultz 1990, Whitemore 1983, etc.). Las especies tolerantes a la sombra normalmente presentan semillas recalcitrantes, de gran tamaño, germinación temprana y un banco de brinzales que se muestran aletargados hasta que por ejemplo un incremento de luz acelera su crecimiento. La mayoría de especies pioneras se caracterizan por semillas ortodoxas de tamaño pequeño de semillas que presentan dormancia y perduran en el banco de semillas.

La formación del banco de semillas depende de la longevidad de las semillas. Las especies tropicales, en general presentan una longevidad menor que la propia de especies de clima templado, seguramente debido a que las circunstancias favorables para la germinación son más frecuentes a lo largo del año en los trópicos (Putz et al. 1993).

Se reconocen 4 patrones de disponibilidad de semillas y brinzales; en el espacio (*aislada o superpuesta*) y en el tiempo (*transitoria o persistente*). La mayoría de especies pioneras al presentar latencia y una amplia diseminación, dominan el banco de semillas (persistentes). Después de una perturbación, la regeneración a partir del banco de semillas es mayor que la originada a partir de semillas transportadas de otros lugares. Para el resto de especies (pioneras restantes y primarias), en general las semillas son de vida corta y la diseminación ocurre durante un periodo corto, por lo que poseen bancos de semillas transitorios. Una disposición aislada o superpuesta está en relación con el patrón fenológico y el tipo e intensidad de diseminación como vimos anteriormente.

Los brinzales forman poblaciones que varían con el tiempo en función de la germinación de semillas (incorporación de nuevos individuos) y el mortalidad de brinzales (desaparición de individuos). *Cedrela odorata* y *Tabebuia serratifolia* tienen bancos transitorios de brinzales; producen olas sucesivas de efímeros brinzales (de medio a un año) que se mueren si no se dan los claros propicios. En cambio, los brinzales de *Pentaclethra maculosa* poseen elevada supervivencia bajo la sombra y forman un banco persistente de brinzales (Viana 1990).

Entender los patrones de disponibilidad de semillas y brinzales, es un paso necesario hacia el desarrollo de sistemas viables de gestión basados en la regeneración natural.

## Requerimientos de luz y nutrientes. Respuestas a la competencia

Las distintas especies defieren en lo que respecta a los requerimientos de microhábitat definidos a partir de la topografía, tipo de suelo, microclima y disponibilidad de agua y luz. Respecto al tipo de suelo, la distribución de algunas especies tropicales está altamente correlacionada con la fertilidad del suelo (Pultz 1993, Whitmore 1990). Por otro lado, la luz como factor ambiental también se la ha tenido muy en cuenta como regulador de la regeneración y el crecimiento. Según los requerimientos de luz existe la siguiente caracterización de las especies (Lamprecht 1990):

- a) *Especies heliófitas*: Requieren plena insolación durante toda su vida. Se encuentran todas las colonizadoras de campo abierto y alcanzan precozmente el estadio reproductivo. También denominadas *pioneras efímeras* o *de ciclo corto*. Muy adaptadas al transporte (diseminación). Estrategia r. Presentan latencia fotoblástica y/o termoblástica que les permite sobrevivir en el banco de semillas hasta que las condiciones ambientales promuevan la germinación.
- b) *Especies hemisciófitas*: Se regeneran tanto a la luz como a la sombra pero ya a edad temprana necesitan plena luz. Pueden regenerarse en el interior del bosque pero si las condiciones de luz no mejoran estas perecen. También se las denomina *nómadas* o *oportunistas*. Pueden igualmente regenerarse en zonas deforestadas grandes pero son menos competitivas que las pioneras. Algunas especies oportunistas/nómadas pueden ser *especies secundarias tardías* o *pioneras longevas* o de ciclo largo cuando se encuentran formando parte del vuelo superior de bosques maduros.
- c) *Especies esciófitas*: Se regeneran a la sombra del vuelo donde pueden eventualmente desarrollar todo su ciclo vital o cuando menos requieren sombra en su juventud. A menudo pueden sobrevivir en el interior del bosque durante muchos decenios, prácticamente sin crecer. En estado latente mantienen la capacidad de reaccionar con un fuerte crecimiento ante cualquier mejora en las condiciones de luz (regeneración latente o banco de brinzales).

Algunas especies colonizadoras típicas de cada región tropical son:

- África: *Musanga cecropioides*, *Terminalia superba*, *Aucomea klenieana*.
- Asia Sudoriental: *Macaranga ssp.*, *Trema ssp.*, *Homalium ssp.*
- América: *Ochroma ssp.*, *Cecropia ssp.*, *Trema ssp.*

El grupo de oportunistas muestra un patrón de comportamiento similar al de los árboles esciófitos de primer porte aunque se diferencia de estos por tolerar menos y durante menos tiempo la sombra, pero también por una fase joven mucho más corta y por un surgimiento más rápido. Si se producen suficientes condiciones de insolación, las oportunistas alcanzan posiciones dominantes mucho más rápido que las especies esciófitas y las pueden mantener por igual tiempo que estas. Ejemplos de especies oportunistas con maderas preciosas son *Cedrela ssp.* (cedro), *Corida allidora* (laurel), diversas dipterocarpaceas, *Agathis ssp.*, *Araucaria ssp.* entre otras.

## Regeneración

Las especies de los distintos grupos ecológicos presentan diferentes estrategias de regeneración y supervivencia de propágulos.

La mayoría de las semillas presentes en el banco de semillas en el bosque tropical pertenecen a las especies pioneras de ciclo corto o heliófitas efímeras. La dinámica del banco de semillas varía entre poblaciones persistentes de semillas de larga vida y poblaciones con alto índice de reposición de semillas de vida corta continuamente reemplazadas. Cambios en la calidad de luz o de temperatura asociado con grandes áreas promueven la germinación, que se inicia rápidamente después de una perturbación. Una alta capacidad fotosintética relativa e inversiones recursos bajas en tallos y ramas, supone un crecimiento muy rápido en diámetro y altura, pero conlleva una baja esperanza de vida. Al contrario que en el caso de las pioneras de ciclo corto, las pioneras de ciclo largo o heliófitas durables, en general presentan semillas grandes con viabilidad corta, tienen una baja capacidad fotosintética y eleva inversión de recursos en estructuras permanentes (crecimiento relativamente lento y elevada esperanza de vida) y consiguen el tamaño más grande en la madurez.

La regeneración de las pioneras de ciclo largo es a menudo abundante en los primeros años de la

sucesión. Algunas especies del grupo son comunes en el banco de semillas (*Apeiba spp.*, *Goethalsia meiantha*, *Goupia glabra*, *Laetia procera*, etc.) y como en el caso de las pioneras de ciclo corto, contribuyen en la rápida colonización de lugares perturbados recientemente. Sin embargo, la capacidad de sobrevivir en el banco de semillas (1 o 2 años) parece estar más asociado simplemente a dura cobertura de la semilla, que no a una dormancia determinada por las condiciones microclimáticas, propio de la heliófitas efímeras (Finegan 1996). Otras pioneras de ciclo largo presentan semillas de vida corta y rápida germinación (p.ej. *Vochysia spp.*) por lo que parece que a nivel de semilla y plántula, las pioneras de ciclo largo presentan una mayor diversidad de estrategias de regeneración que en pioneras de ciclo corto.

En el bosque maduro, los requerimientos microclimáticos para la regeneración de pioneras longevas parecen similares a los propio de las pioneras efímeras; plántulas y brinzales de las primeras son significativamente más frecuente en micrositios mejor iluminados que en lugares sombreados bajo dosel, y su crecimiento es igualmente más rápido (p.ej. *Cordia spp.*, *Simarouba amara*, *Spondias spp.*). El proceso de regeneración de los dos grupos de pioneras está mucho más claramente diferenciado en la sucesión secundaria, donde es frecuente encontrar plántulas y brinzales del primer grupo bajo el dosel formado por las pioneras efímeras. Dada la intolerancia a la sombra de muchas pioneras longevas, la primera fase de la sucesión es un momento crítico para su establecimiento. Como en un par de años las condiciones nemorales bajo el dosel del bosque secundario pueden ser ya bastante parecidas a las propias del bosque primario, la rápida colonización por parte de las pioneras longevas puede ser un prerequisite indispensable para tener alguna oportunidad de alcanzar la madurez (Finegan 1992, 1996).

**TABLA Cuadro resumen de algunas características de los distintos grupos ecológicos (a partir de Lamprecht 1990, Whitmore 1990 y Budowsky 1965)**

Característica	Grupo ecológico		
	Heliófitas	Hemiesciófilas	Esciófilas
Otros nombres	Pioneras efímeras, pioneras de ciclo corto	Pioneras longevas o de ciclo largo, especies secundarias tardías, nómadas, oportunistas	Climácias
Germinación	Intolerantes a la sombra	Tolerantes a la sombra	Tolerantes a la sombra
Brinzales	Intolerante a la sombra	Variable	Tolerantes a la sombra
Semillas	Pequeñas, abundantes, temprana	continuas, fructificación	Variable
Dispersión	Viento, animales, distancias	Largas	Variable
Crecimientos en altura	Rápido o muy rápido	Variable	Diversos vectores. Distancias cortas.
Longevidad	Rápido - lento	Rápido - lento	Lento o muy lento
Longevidad	10-30 años	40 - 175 años	100 - 1000 años
Ejemplos (géneros comunes)	Cecropia, Ochroma, Tremma, Vismia, ...	Vochysia, Laetia, Goupia, Simarouba, ...	

### III DINAMICA DEL BOSQUE TROPICAL LA SUCESIÓN SECUNDARIA Y LA RESTAURACIÓN DE LA CUBIERTA FORESTAL ELEMENTOS DE GESTION

#### Conceptos de la dinámica del ecosistema forestal tropical

##### Clasificación de los grupos ecológicos

Hay diversos trabajos donde, considerando más o menos elementos, se intenta hacer una clasificación y descripción de los principales grupos ecológicos presentes en los bosques tropicales según sea su participación en el estadio de la sucesión. Budowsky (1965) hacía distinción entre especies pioneras, secundarias tempranas, secundarias avanzadas y climácicas. Martínez-Ramos (1985) separa en pioneras tempranas y tardías, nómadas y tolerantes. Whitmore (1990) presenta un cuadro de características entre climácias y pioneras. Otros ejemplos son Whitmore (1975) en Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) y Vázquez-Yanes y Guevara (1985). Igual que en el caso de la clasificación sistemática de la vegetación, en este caso tampoco se han homogeneizado criterios para llegar a una única clasificación ampliamente reconocida. En el punto anterior se ha hablado de la clasificación y caracterización que hace Lamprecht de las especies partiendo de sus requerimientos de luz. Finegan (1992) distingue entre *heliófitas efímeras o pioneras*, *heliófitas durables o secundarias tardías* y *especies esciófitas* en lo que parece la clasificación más actualizada. Para este artículo utilizaremos esta terminología y mas adelante expondremos el modelo de sucesión que él propone.

### Sucesión primaria y sucesión secundaria

La *sucesión primaria* ocurre en el sustrato mineral desnudo de una nueva superficie de terreno, faltando humus orgánico en el terreno y propágulos de plantas. La *sucesión secundaria*, más rápida generalmente, siempre sigue a la perturbación (natural o antrópica) de la vegetación precedente.

### El bosque primario y el bosque secundario

Finegan (1992) se refiere al *bosque secundario* como a la vegetación leñosa que se desarrolla en tierras que son abandonadas después de que su vegetación original o *bosque primario*, es destruida por la actividad humana. La estructura y composición del bosque secundario cambia ampliamente respecto al bosque primario e igualmente cambia a lo largo de la sucesión. Algunos de estos cambios, como por ejemplo el área basal o el volumen de madera son relativamente rápidos y, en general, se puede hablar de que la regeneración y crecimiento de los bosques secundarios es relativamente rápida (Finegan 1992, Wijdeven 1994). Más adelante explicaremos las fases de la sucesión y los cambios que se producen en cada una de ellas, y su relación temporal.

Lamprecht (1990) presenta una extensa sinopsis sobre los bosques primarios y los bosques secundarios. Según el autor, para los bosques vírgenes o climácicos poco afectados;

- No existen "recetas" de validez general para el manejo silvicultural.
- La riqueza en especies es extraordinariamente alta.
- La abundancia de la mayoría de las especies es baja, la mezcla de especies es muy intensa horizontal y verticalmente predominando las mezclas pie a pie.
- En cada tipo de bosque se dan sin embargo especies de distribución continua horizontal o vertical (altas abundancias y dominancias).
- Heterogeneidad en las dimensiones de los árboles en pequeñas superficies.
- La distribución diamétrica de los árboles indica una estructura irregular.
- Muchos árboles gruesos tienen el duramen podrido.
- Pocas (0 a 20%) especies arbóreas producen madera con valor comercial.
- Los volúmenes de madera son a menudo de sólo 0-20m<sup>3</sup>/ha. A excepción de los bosques de dipterocarpáceas (bajo número de especies e individuos comerciales aprovechables/ha).
- Aunque hay regeneración, las especies comercialmente interesantes están subrepresentadas.

El concepto de bosque secundario abarca todos los estadios de la sucesión desde la perturbación hasta la formación del bosque climax o maduro. Sin embargo, los bosques secundarios viejos son difíciles de distinguir de un bosque climácico original. Por *bosque secundario natural* se entiende aquel que sucede a una perturbación natural. Algunas características de los bosques secundarios según el mismo autor son:

- La composición y estructura varía con la sucesión.
- Sobre todo en estado joven, son más pobres en especies, más homogéneos en edad y dimensiones y están más simplemente estructurados que los primarios del mismo medio ambiente.
- Entre las especies secundarias típicas no se encuentran las productoras de maderas preciosas tropicales de alto valor aunque sí de apreciadas comercialmente como *Ochroma*, *Aucoumea kleineana*, *Triplochiton scleroxylon*, *Cordia alliodora*, *Terminalia superba*, etc.
- En los primeros estadios el crecimiento es considerable aunque luego decrece.

Según Brown y Lugo (1990) la vegetación del bosque secundario es menos compleja que la del bosque maduro y otras de sus características son:

- Densidad total de pies elevada pero baja densidad de árboles que superen los 10cm de DAP<sup>1</sup>
- Área basal baja
- Árboles pequeños con pequeños diámetros
- Volumen total de madera bajo
- Elevado índice foliar

Ya se ha mencionado anteriormente que el número de especies en el bosque secundario va variando según el avance del proceso de la sucesión. A menudo el dosel del bosque secundario está formado por especies secundarias mientras que las especies primarias o las secundarias tardías están presentes en el sotobosque. En las fases iniciales dominan unas pocas especies que rápidamente se incrementan hasta

---

<sup>1</sup> Diámetro del tronco a la altura del pecho, aproximadamente a 120 cm del suelo

igualar el número de especies del bosque maduro. En la siguiente tabla se ilustran algunos cambios que se producen en el bosque secundario durante el proceso de la sucesión.

**CUADRO : Evolución de algunas características del bosque según el estadio de la sucesión.**

	<b>Estadio pionero</b>	<b>Estadio maduro</b>
<b>Dosel</b>	Pocas especies de distribución amplia	Muchas especies
<b>Sotobosque</b>	Denso	Menos denso
<b>Composición de edades</b>	Irregular	Regular
<b>Semillas</b>	Pequeñas	Grandes
<b>Regeneración de dominantes</b>	Ausente	Común
<b>Crecimiento en diámetro y altura</b>	Rápido	Lento
<b>Esperanza de vida dominantes</b>	Corta	Larga

La cantidad de especies que se establecen en un bosque secundario depende de varios factores (Poorter and Bongers 1993):

- disponibilidad de semillas
- disponibilidad de vectores de semillas
- cantidad de rebrotes y retoños
- naturaleza y duración de la perturbación (intensidad)
- microclima y condiciones del suelo

Tres importantes efectos del bosque secundario según Gómez-Pompa Y Vázquez-Yanes (1985) son:

- Transferencia de los nutrientes del suelo a la comunidad biótica. Disminución de las pérdidas.
- Mejora de la estructura edáfica al producir materia orgánica.
- Modificación del microclima; disminución de las fluctuaciones térmicas, incremento de la humedad relativa.

Aprovechamos para mencionar el concepto de *bosque explotado* o *intervenido* que corresponde a bosques vírgenes o naturales de los cuales fue extraído de forma sistemática prácticamente todo el material que produjera ganancias. Según la intensidad de las intervenciones, lo que queda y permanece por mucho tiempo es un bosque natural empobrecido o un bosque de segundo crecimiento en los que muchas veces el manejo corresponde al de bosques secundarios.

## **La dinámica de la sucesión secundaria. Fases y dimensión temporal**

### **Fundamentos ecológicos de la sucesión**

La sucesión es un caso especial de la dinámica de la vegetación y Grime (en Wijdeven et al. 1994) la define como "una alteración progresiva en la estructura y la composición específica de la vegetación", proceso ordenado de cambios en la vegetación (estructura y composición de especies). La primera regularidad de la sucesión es el aumento que generalmente experimenta la biomasa total (Margalef 1981); a medida que avanza, una misma biomasa se hace más económica de mantener porque su metabolismo medio desciende. Igualmente, la relación entre la producción primaria y la biomasa disminuye, aumenta la altura de la vegetación. La fase final tiene lugar cuando la producción primaria bruta equilibra exactamente a la respiración total que se expresa en una disminución de la tasa de renovación (cociente producción/biomasa), el ecosistema se frena a sí mismo. La sucesión afecta mucho al ciclo de nutrientes. El número de especies aumenta (diversidad) representando una secuencia de los procesos de selección; cada especie muestra una adaptación a las características propias de la etapa de la sucesión y el ambiente en que se desarrolla. Las etapas iniciales que pueden comportar la colonización de lo que se llama un espacio vacío, comprenden siempre una proporción elevada de especies dotadas de fáciles medios de dispersión. Sería el caso de plantas que producen muchas semillas livianas transportadas por el viento, con una alta tasa de multiplicación aumentando rápidamente la importancia numérica de sus poblaciones hasta quedar frenadas por su propia densidad. En etapas avanzadas en cambio, con un ambiente más previsible, las plantas dejarían menos descendientes, ya que se trata de mantener una población semejante a sí misma, y no de ocupar rápidamente un nuevo espacio. Asimismo la protección de los descendientes es asegurada por gran cantidad de reservas, ayuda de los padres, etc.

Si la idea de sucesión se lleva hasta las últimas consecuencias, hay que postular un desarrollo gradual y progresivo de todos los ecosistemas hasta un estado de máxima biomasa y mínima tasa de renovación,

en que la variedad de especies y todas las características de relaciones entre unas y otras serían máximas. A esta etapa ideal se le llama **climax** o **súmmum** de un proceso de organización. Extrapolando, cuando la vegetación no debe interrumpirse ni por falta de agua ni por temperatura demasiado baja, y al mismo tiempo estas condiciones favorables se han conservado por periodos de centenares de miles de millones de años, es de esperar encontrar la situación que se aproxima todo lo posible a la **climax** ideal; el bosque tropical húmedo.

La sucesión está causada por (Pickett et al. 1987 citado en Poorter y Bongers 1993):

- a) Un lugar abierto disponible,
- b) La diferente disponibilidad de las especies a colonizar el lugar y por
- c) El distinto comportamiento de las especies en el lugar.

Estas tres razones van desde nivel de comunidad a nivel de individuo pasando por población. Sin embargo, desde el inicio de este siglo, diversos autores han postulado diferentes interpretaciones del proceso de la sucesión desde el punto de vista de la ecología en distintas hipótesis o teorías que tratan de explicar los mecanismos que someten los cambios de la vegetación. Por ejemplo; Hipótesis monoclímica de Clements (1916) que ya diferenciaba sucesión primaria y secundaria; Concepto individualista de Gleason (1926); Sucesión cíclica de Watt (1947) donde distinguía las fases de pionera, construcción, madurez y degeneración; Reemplazo árbol por árbol de Horn (1976) hasta los; Modelos de facilitación, tolerancia e inhibición de Connell y Slatyer (1977) que puede seguir la sucesión por separado o en combinaciones. Las discusiones sobre la sucesión aun están presentes e incluso algunas de las teorías presentadas se contradicen aunque más parece depender de la escala usada en las observaciones y la definición que se tome del concepto sucesión, además del tipo de preguntas que se trata de responder (Poorter y Bongers 1993). En los anexos, incluimos una presentación esquemática de los modelos de Connell y Slatyer y a parte de esto no se profundiza más en estas teorías en este trabajo.

#### **Fases en la sucesión del bosque secundario.**

Las líneas generales del proceso de la sucesión secundaria atraviesa las siguientes etapas (Wijdeven et al. 1994): Inmediatamente después de una perturbación hay una carrera para el crecimiento en condiciones de baja competencia por el espacio y los recursos. En este momento, la composición de especies depende de los propágulos presentes (dispersados de algún sitio o del banco de semillas) y de la reproducción vegetativa de las plantas supervivientes. A partir de ahí las condiciones de competencia aumentan y la recuperación se alentece. Asimismo los primeros ocupantes facilitan, inhiben o restringen la colonización de nuevas especies. Durante la sucesión hay un progresivo desarrollo del suelo, un aumento de los contenidos orgánicos a igual que de la altura y densidad de la vegetación; pequeñas especies de corta duración (secundarias) son sustituidas por especies mayores de larga duración (primarias o climáticas). Pasamos de un sistema de poca diversidad a otro con una alta riqueza de especies vegetales.

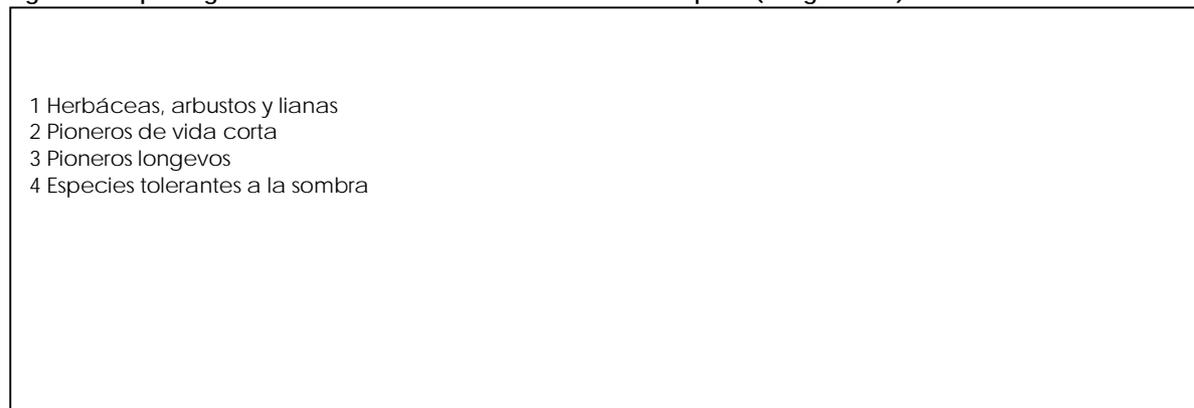
Hay muchas publicaciones científicas que proponen modelos que interpretan la sucesión en el bosque tropical desde un punto de vista más pragmático, distinguiendo distintas fases con características más o menos homogéneas, que forman el proceso (Budowsky 1965, Whitmore 1983, Gómez-Pompa & Vázquez-Yanes 1985, Lamprecht 1990, Gómez-Pompa et al. 1991). Todos ellos son relativamente similares, pero tampoco en este caso hay un consenso global. Para este trabajo tomaremos como punto de referencia el modelo propuesto por Finegan (1992) que se enmarca en los neotrópicos.

El modelo de Finegan describe de modo sencillo las primeras décadas de la sucesión secundaria después de una talarasa del bosque o en tierras agrícolas abandonadas o degradadas con fuentes adecuadas de semillas, características estas comunes en muchos de los lugares donde actualmente se asientan los bosques secundarios. Las primeras tres etapas de la sucesión están respectivamente dominadas por hierbas y arbustos, seguidos por árboles heliófitos efímeros (pioneros de ciclo corto) y estos por árboles heliófitos durables (especies secundarias tardías o pioneras de ciclo largo). Este último grupo ecológico consiste casi exclusivamente en especies utilizables y debe ser el centro de atención para propósitos de manejo, como más adelante se explica. Los tres grupos mencionados se establecen en o cerca del principio de la sucesión; la sucesión ocurre porque cada grupo crece, madura y declina más rápidamente que el que le sigue. La tercera etapa de la sucesión protagonizada por árboles heliófitos, dura hasta que empiezan a ser reemplazados por especies más tolerantes a la sombra (esciófitas). Dado que estas especies secundarias tardías alcanzan típicamente la madurez a los 100 años, esta tercera etapa puede durar más de un siglo. El bosque de esta tercera fase se diferencia del bosque maduro por la composición de especies dominantes.

Dada la intolerancia a la sombra y las escasas aperturas de dosel, ninguna de las especies de estos

grupos se regenera continuamente en el bosque sucesional; así cada grupo se desarrolla como una población aproximadamente coetánea. Este modelo se representa gráficamente en la siguiente figura;

**Figura Descripción general de la sucesión secundaria en los Neotrópicos (Finegan 1992)**



### **La sucesión y el tipo de perturbación**

Sucesiones en suelos degradados, bajo regimenes de quemas constantes o en sitios aislados de fuentes de semillas pueden demostrar una desviación considerable del modelo expuesto anteriormente (Whitmore 1983, Nepstad et al. 1991, Gómez-Pompa et al. 1991, de Graaf 1991, Finegan 1992). Con una degradación importante del suelo, pérdidas en el banco de semillas y la aparición de nuevos hábitats "innaturales", el proceso de la sucesión sigue otros patrones y puede conllevar el establecimiento de comunidades herbáceas que dificultan o incluso impiden irreversiblemente la recuperación de la vegetación original de un modo natural. Esta es la razón que puede explicar la presencia de sabanas en lugares propios de bosques húmedos o secos (Whitmore 1983, Gómez-Pompa & Vázquez-Yanes 1985, de Graaf 1991).

Poorter y Bongers (1993) caracterizan las perturbaciones según el tamaño, la frecuencia y la distribución espacial. La frecuencia por ejemplo, puede ser tan elevada que el proceso sucesional sea frenado reiterativamente y nunca se llega al climax potencial. Por otro lado, la distribución espacial de los claros en relación a la distancia de los recursos de semillas potenciales, determina si estos sitios pueden ser recolonizados de modo eficaz. Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) hacen otra caracterización de las perturbaciones según: la magnitud, extensión e historia del área afectada y las condiciones ambientales durante la perturbación. Uhl (1988) diferencia el grado de perturbación de los pastos en ligero, moderado y fuerte según el cubrimiento de gramíneas después de la siembra inicial, el número de años de uso, veces desbrozado mecánicamente, veces quemado, de la intensidad de pastoreo y del uso o no de maquinaria pesada.

Resumiendo, la sucesión puede seguir diversas rutas en función de:

- La severidad (grado de perturbación de la vegetación) sincronía (en relación a la disponibilidad de semillas) y la escala (tamaño del área afectada) de la perturbación.
- La naturaleza de la zona perturbada (proximidad al bosque primario/recurso de semillas, árboles remanentes, forma y medioambiente de la zona).
- Disponibilidad de semillas (regeneración avanzada, rebrote, banco de semillas, inmigración de semillas).
- Diferente vigor de las especies (régimen de crecimiento, características de competitividad, tolerancia al estrés, adaptación).

### **La importancia del uso anterior del lugar y la fertilidad del suelo**

Hay muchos trabajos que tratan de explicar las complejas relaciones entre el uso previo del terreno, la fertilidad del sustrato y el curso de la sucesión (Uhl et al. 1981, 1982, 1988, Whitmore 1983, Buschbacher 1986, Buschbacher et al. 1988, Anderson 1990, Nepstad et al. 1991 (1), Serrao et al. 1993).

Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985), según estudios realizados en las selvas altas perennifolias de Méjico, al aumentar el grado de la perturbación, la vegetación secundaria derivaba en comunidades herbáceas predominadas por gramíneas y en árboles y arbustos esclerófitos de lento crecimiento, fijándose esta vegetación antrópica y parando el proceso sucesional. Según Finegan (1992), el uso previo de un lugar así como el pasado y presente de la tierra que lo rodea, determinan de la identidad,

distribución y abundancia de árboles semilleros potenciales y pueden afectar la productividad y composición de los bosques secundarios, que serán florísticamente más diversos mientras más bosque permanezca alrededor a igual que la sucesión será más rápida. Según estudios realizados por Uhl, Nepstad y otros autores en pastos de la cuenca amazónica (Uhl et al. 1981, Nepstad et al. 1991), la acumulación de biomasa y de especies en terrenos abandonados es inversamente proporcional a la intensidad de uso del terreno previo al abandono. Según los mismos autores, el ritmo de recuperación de la vegetación en pastos abandonados depende de la intensidad con la cual estos sitios fueron utilizados; después de diversos ciclos de rozas y quemas, uso de bulldozers, etc. puede llegar a ser irreversible o casi irreversible.

Los suelos del tipo oxisoles y ultisoles (clasificación USDA) son los predominantes en los trópicos (más del 60% de los suelos en los neotrópicos). Son suelos con una baja fertilidad inherente, alta concentración de aluminio tóxico y una concentración de P disponible a menudo bien por debajo de los límites requeridos para los cultivos (Sanchez et al. 1982) Suelos de tan baja fertilidad son capaces de soportar masas forestales tan exuberantes debido a (Anderson & Spencer 1992):

- Ciclo hermético de nutrientes limitantes entre la vegetación y el suelo
- Eficiente producción de biomasa por unidad de nutriente limitante
- Inapreciable erosión bajo la cubierta inalterada de vegetación.

Frente a este equilibrio tan preciso, las cortas o aprovechamientos de madera o la conversión del bosque en otros usos, modifica el ciclo de nutrientes y el balance hídrico provocando pérdidas de suelo y de nutrientes, afectando la regeneración de la vegetación.

En Venezuela, Uhl (1987) comparó bosques secundarios sobre oxisoles en un sitio desmontado y abandonado sin cultivar y en un sitio que se había cultivado por tres años. En el sitio sin cultivar, 5 años después se encontraron tres veces más especies leñosas que en el sitio cultivado con una mayor proporción de "especies forestales" al comparar especies pioneras y cerca de 30% más de biomasa. En Brasil, también en oxisoles, se estudió en pastos abandonados después de un uso leve, moderado y fuerte, el desarrollo de la vegetación y la biomasa y la dinámica de los nutrientes (Uhl et al. 1988, Buschbacher et al. 1988). Sitios con un uso leve eran el doble de productivos que los sitios con uso moderado y tenían mayor diversidad de especies leñosas. En lugares viejos de uso intenso, la vegetación estaba dominada por pastos y hierbas. los niveles de nutrientes en el suelo no se relacionaron ni con la edad del sitio ni con la intensidad del uso; sin embargo, el total de las existencias de nutrientes del ecosistema fueron inversamente relacionados con la intensidad de uso. Proporciones significativas de P, K, Ca y Mg fueron encontradas en la biomasa de los sitios con uso leve o moderado.

Además de la historia del uso previo del terreno, también el grado de fertilidad inherente del suelo influye en los efectos de una perturbación; mayor será la probabilidad de una degradación permanente causada por la perturbación entre menor sea la fertilidad de un suelo. En Anderson Y Spencer (1992) se describen los efectos sobre las existencias de nutrientes en suelos forestales, después de un aclareo con la técnica de roza y quema, paso previo típico al uso de la tierra para fines agrícolas:

- Con la quema de la biomasa hay pérdidas de N y S por volatilización mientras que la mayoría de los otros nutrientes son transferidos al suelo a partir de las cenizas. La duración e intensidad del fuego afecta al grado de transferencia. Cenizas grises y blancas producidas por combustiones a altas temperaturas contienen altas concentraciones de nutrientes no volátiles (la concentración de P puede llegar a ser 50 veces superior respecto al material sin quemar). Sin embargo, a través de la erosión eólica o hídrica, las cenizas pueden perderse por lo que la fertilidad del suelo se empobrece seriamente.
- Los contenidos de nutrientes de las cenizas resulta en una disminución de la acidez y saturación de aluminio y un incremento de la disponibilidad de P, Ca, Mg y K. Este efecto se pierde con el tiempo y por otro lado la acidificación por descomposición de los residuos orgánicos contrasta el efecto.
- La nitrificación y la lixiviación de nitratos se incrementa dramáticamente después de la quema pero las pérdidas pueden ser solo del 15% según el tipo de suelo. En los suelos dominados por arcillas de carga variable, la producción de protones (H<sup>+</sup>) por nitrificación puede reducir la capacidad de intercambio catiónico e incrementar la capacidad de intercambio aniónico (CIA) por lo que los nitratos, así como el amonio y los cationes básicos, son retenidos por el complejo de intercambio.
- Las pérdidas de nutrientes son minorizadas si se permite la descomposición natural de los restos de corta en el mismo sitio.

En resumen, la quema y tala del bosque aumenta inicialmente su fertilidad, al transferirse los nutrientes de la vegetación a los horizontes superficiales del suelo, elevando el pH y reduciendo la disponibilidad de iones tóxicos de aluminio. Sin embargo, los elevados niveles de nutrientes pueden durar 2 o 3 años, cuando las existencias totales son reducidas por lixiviación y volatilización; con la deforestación se pierde la capacidad de acumulación y extracción del bosque y el suministro de materia orgánica, así como disminuye la capacidad de intercambio iónico al destruirse los complejos húmicos. También desaparecen muchos hongos micorrizantes al destruirse sus socios simbióticos (Buschbacher 1986, Lamprecht 1990).

Periodos largos de cultivos sin una fertilización llevan a un rápido deterioro de las condiciones del suelo. En un valle con Ultisoles en la Amazonia, los cultivos presentaron síntomas de deficiencia de ciertos nutrientes en un periodo menor de 5 años y después de 8 años sus rendimientos descendieron hasta niveles insignificantes con saturaciones de aluminio en complejos de intercambio de hasta el 100% (Sánchez et al. 1983). Un deterioro similar del suelo puede también ocurrir en determinados suelos volcánicos o *de más reciente formación* (Mazzorino et al. 1988).

Con el uso de barbechos, las existencias totales de nutrientes aumentan (Jordan 1985, Dubois 1990). Con la vegetación natural, los mecanismos de control de pérdida de nutrientes en los ecosistemas de bosques húmedos tropicales, son por lo menos tan efectivos como los de zonas templadas (Jordan 1985).

Los nutrientes, además de perderse por erosión y lixiviación, después de una explotación forestal también se pierden con la madera extraída. En terrenos degradados o muy poco fértiles, el almacenamiento de nutrientes en la biomasa es un aspecto importante de la función del ecosistema. Además de su infertilidad inherente, hay que tener en cuenta la facilidad de compactación y degradación de la estructura de los suelos. Los problemas de madereo intensivo o cambios de uso del suelo, están presentes en estos suelos. Diversos estudios contemplan el impacto ambiental de las actividades forestales considerando que el manejo forestal natural siempre debería ser restringido a las intervenciones de baja intensidad (de Graaf 1986, Jonkers 1987, Martini et al. 1994).

## BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, J.M. 1990. Deforestación de la Amazonia: Dinámica, Causas y Alternativas. In Anderson, A.B, (ed) *Alternativas a la Deforestación*. Ed. ABYA-YALA, Quito. Ecuador. pp:13-44
- ANDERSON, J.M., SPENCER, T. 1992. Carbon, nutrient and water balances of tropical rain forest ecosystems subject to disturbances. MAB Digest 7, UNESCO, París.
- BROWN, S., LUGO, A.E. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology*. 6:1-32.
- BUDOWSKI G. 1965. Forest species in successional process. *Mag. Turrialba* 15(1): 40-2.
- BUSCHBACHER, R. 1986. Tropical deforestation and pasture development. *BioScience*. 36(1):22-28.
- \_\_\_\_\_, UHL, C., SERRAO, E.A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia II. Nutrient stock in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76: 682-699.
- CONNELL, J.H., SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and
- DUBOIS J.C.L. 1990 Los barbechos forestales como forma útil del uso de la tierra en fronteras agrícolas de la Amazonia. In Anderson, A. (ed) *Alternativas a la deforestación*. ABYA-YALA Ecuador, pp.285-302
- FINEGAN, B. 1984. Forest succession. *Nature* (G.B.) 311:109-114.
- \_\_\_\_\_, 1992. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. *Col. Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales* N°5. CATIE, Turrialba, C.R. 29p.
- \_\_\_\_\_, SABOGAL, C., REICHE, C., HUTCHINSON, I. 1993. Los bosques húmedos tropicales de América Central: su manejo sostenible es posible y rentable. *Revista Forestal Centroamericana*. 6:17-27
- \_\_\_\_\_, 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *TREE*. 11(3):119-124
- GOMEZ-POMPA, A., VAZQUEZ-YANES, C. 1985. Estudio sobre la regeneración de selvas en regiones calido-húmedas. In Gómez-Pompa, A. Amo, S.R. de. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Méjico*. (see reference). pp.1-26.
- \_\_\_\_\_, WHITMORE, T.C., HADLEY, M. 1991. Rain forest regeneration and management. *Man and Biosphere Series*, Vol.6. UNESCO, París.
- GRAAF, N.R. DE. 1986. A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname. Wageningen. Holland. Agricultural University. 250pp.
- \_\_\_\_\_, 1991. Secondary forest: Should it be an option in Forest Management in Suriname. *Proceedings of the Humid Tropical Lowlands Conference*. Development Strategies and Natural Resource Management, Panama.
- GUEVARA, S., PURATA, S.E., MAAREL van de, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*. 66:77-84.
- JANZEN, D.H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:347-391
- JEPMA, C.J. 1995. Tropical deforestation. A socio-economic approach. *The Tropenbos Foundation*. London.
- JONKERS, W.B.J. 1987. Vegetation structure, logging damage and silviculture in a tropical rain forest in Suriname. Wageningen, Holland, Agricultural University. 172pp.
- JORDAN, C.F. 1985. Soils of the Amazon Rainforest. In Prance G.T. and Lovejoy, T.E. (eds.) *Amazonia*. pp.83-94.
- LAMPRECHT, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. *Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ)*. República Federal Alemana.
- MARGALEF, R. 1981. Ecología. Ed. *Planeta S.A.* Barcelona.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In

- Gómez-Pompa, del Amo R.S. (eds) *Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Méjico*. pp.191-239 (see reference).
- MARTINI, A.M.Z., ROSA, A.N. de a, UHL, C. 1994. An attempt to predict which amazonian trees species may be threatened by logging activities. *Environmental Conservation*. 21(2):152-162.
  - MAZZORINO, M., EWEL, J., BERISH, C., BROWN, B. 1988. Efectos de una sucesión de cultivos en la fertilidad de suelos volcánicos respecto a la sucesión natural. *Turrialba (C.R.)* 38 (4):345-351
  - NEPSTAD, D.C., UHL, C., SERRAO, E.A.S. 1991a. Surmounting Barriers to Forest Regeneration in Abandoned, Highly Degraded Pastures: A Case Study from Paragominas, Pará, Brazil. In Anderson A.B. (eds) *Alternatives to Deforestation*, 215-229, New York, Columbia University Press.
  - PLANA, E., MEYA, D. 2000. La certificación forestal como instrumento de política forestal. Hacia una gestión sostenible de los bosques. *IV Forum de Política Forestal. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Solsona abril 1999*. En imprenta.
  - POORTER, L., BONGERS, F. 1993. Ecology of tropical forests. *Department of Forestry, Agricultural University of Wageningen*. Holland.
  - PUTZ, F.E. 1993. Considerations of the ecological foundation of natural forest management in the American Tropics. *Center for Tropical Conservation, Duke University*.
  - SANCHEZ, P.A., VILLACHICA, J.H., BANDY, D.E. 1983. Soil fertility dynamics after clearing a tropical rain forest in Perú. *Soil Science Society of America Journal (EE.UU.)* 47(6):1171-1178.
  - SERRAO, E.A., UHL, C., NEPSTAD, D.C. 1993. Deforestation for pasture in the humid tropics: Is it economically and environmentally sound in the long term?. *Proceedings of the XVII International Grassland Congress 1993*: 2215-2221.
  - SNOW, W.D. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13(1): 1-14.
  - STEINLIN, H. 1996. Los bosques del planeta, una aproximación a sus problemas. *El Campo. Servicios de estudios BBV. n° 134:49-77*
  - \_\_\_\_\_ 1998. The main forest challenges worldwide. Tropics and Subtropics. *II Forum Internacional de Política Forestal. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Solsona, marzo 1997. Vol. 4: 93-104.*
  - UHL, C., CLARK, K., CLARK, H., MURPHY, P. 1981. Early plant succession after cutting and burning upper Rio Negro region of Amazon Basin. *Journal of ecology*. 69:631-49.
  - UHL, C., CLARK, H., CLARK, K. 1982. Successional patterns associated with Slash-and-Burn Agriculture in the Upper Rio Negro of the Amazon Basin. *Biotropica*. 14(1): 249-254.
  - \_\_\_\_\_, CLARK, K. 1983. Seed ecology of selected Amazon basin successional species. *Botanical Gazette*. 144(3):419-425.
  - \_\_\_\_\_ . 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology (G.B.)* 75(2):377-408.
  - \_\_\_\_\_ , BUSCHBACHER R., SERRAO, S. 1988. Abandoned pastures in eastern amazonia I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 75: 663-681.
  - VAZQUEZ-YANES, C., GUEVARA, S. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. In Gómez-Pompa, Amos, S.R de (eds) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Méjico*. (see reference).pp. 67-78.
  - WHITMORE, T.C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. *Forestry Abstracts*. 44(12):767-779
  - WHITMORE, T.C. 1990. An introduction to tropical rain forest. Clarendon Press, Oxford.
  - WIJDEVEN, S., KUZEE, M., HAAN, T. de, 1994. Secondary forest and succession: analysis of structure and species composition of abandoned pastures in the Monteverde Cloud Forest Reserve, Costa Rica. *Department of Forestry, Agricultural University of Wageningen*. Holland.