

illeg.

*1 ejemplar
N. 31*



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

**SIMULACION DEMOGRAFICA Y PRODUCTIVA DE
POBLACIONES UNIESPECIFICAS DE ARBOLES.**

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I O L O G O

p r e s e n t a :

MIGUEL GUILLERMO FRANCO BAQUEIRO

MEXICO, D. F.

6359

AGOSTO DE 1979

1197

44



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE.

AGRADECIMIENTOS.	i
OBJETIVOS.	iii
INTRODUCCION.	1
1.- El enfoque darwiniano en Ecología de Poblaciones.	1
2.- Modelos demográficos en general y su aplicación a poblaciones vegetales.	4
3.- Principios de rendimiento forestal.	15
UN MODELO DE CRECIMIENTO DE POBLACIONES UNIESPECIFICAS.	30
1.- Crecimiento foliar e incremento en biomasa.	30
2.- Densidad, grado de aglomeración y estructura de la población.	34
3.- Supervivencia en función del crecimiento.	44
4.- Reproducción en función del crecimiento.	45
5.- Reclutamiento en función de la mortalidad.	47
ESTUDIO DE UN BOSQUE DE PINO EN EL CONTEXTO DEL MODELO.	54
1.- Descripción de la zona de estudio.	54
2.- Descripción de los sitios permanentes de estudio y metodología seguida en el campo.	57
3.- Manejo de los datos.	59
a) Obtención de los valores de densidad, follaje y biomasa de individuos creciendo en una población saturada.	60
b) Obtención de los valores de follaje y biomasa de individuos aislados.	71
4.- Resultados de las simulaciones y discusión.	81
a) Aproximación de los parámetros.	81
b) Algunas posibles prácticas de manejo.	86
DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES.	103
BIBLIOGRAFIA.	107
APENDICE.	118

A PARTIR
DE ESTA
PAGINA
FALTA DE ORIGEN

SERVICIOS DE
MICROFILMA-
CIÓN.

AGRADECIMIENTOS.

En el desarrollo del presente trabajo, el cual es apenas una parte de toda una investigación sobre la Ecología de Pinus hartwegii en la Sierra Nevada, han participado varias personas incluidos maestros, compañeros y amigos. Estas tres categorías no son, de ninguna forma, excluyentes entre sí.

El Dr. José Sarukhán, en su papel de asesor del grupo de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología, U.N.A.M., ha sido quien mayor influencia ha tenido en mi formación profesional. De hecho fue él quien sugirió el tema del presente trabajo y siempre estuvo en la mejor disposición de discutir los avances, y también los tropiezos, que este trabajo tuvo.

El Dr. José Negrete y el M. en C. Miguel Angel Musalem contribuyeron con sus críticas y sugerencias al manuscrito original a que el trabajo tuviera mayor rigor científico y mejor presentación. Debo además al Dr. Negrete la idea de sistematizar el modelo en el esquema de la figura 10 de esta tesis.

A los M. en C. Alfredo Pérez-Jiménez y Jorge Soberón les agradezco sus comentarios sobre el manuscrito original y su invaluable amistad lograda en estos últimos años. Al mismo tiempo, sin la ayuda de Jorge en la programación y simulación del modelo este trabajo no hubiera podido completarse.

El trabajo se realizó en el Laboratorio de Ecología del Depto. de Botánica del Instituto de Biología, U.N.A.M. bajo el auspicio de éste y

del Departamento de Bosques de la Universidad Autónoma Chapingo.

El trabajo de campo se viene realizando desde 1974 en la Estación Experimental Forestal Zoquiapan perteneciente al Depto. de Bosques, U.A. Ch. El Ing. Martín Mendoza y el Sr. Juan Sánchez colaboraron ampliamente en la colecta de algunos de los datos aquí utilizados.

A las Biol. Cristina Obieta y Myrna Dent, quienes gentilmente participaron en esta tarea, mi reconocimiento por su amistad desinteresada.

A todos los miembros del grupo de Ecología, en quienes se reunieron las tres características mencionadas al principio, pues de ellos obtuve mucho, tanto en mi formación profesional como en mi formación personal. Mención especial merece el M. en C. Daniel Piñero Dalmau pues de él obtuve siempre un apoyo académico y personal incalculable.

Finalmente en orden mas no en importancia, deseo expresar mi gratitud al M. en C. Rodolfo Dirzo Minjarez pues gracias a su amistad conocí y pude integrarme al grupo de Ecología. Además, Rodolfo me ha permitido amablemente utilizar algunos de los datos por él obtenidos.

OBJETIVOS.

El presente trabajo pretende exponer una forma de analizar el comportamiento demográfico y productivo de una población de árboles en condiciones de uniespecificidad.

El trabajo surge de la necesidad de obtener no solamente una descripción cualitativa de los cambios con el tiempo de una población vegetal, sino también una medida cuantitativa y predecible de dicho cambio. Este enfoque cuantitativo tiene la ventaja de proporcionar al investigador una herramienta útil cuando la población en estudio representa un recurso de valor utilitario. El uso de distintas prácticas de aclareo y sus consecuencias demográficas y productivas son un objetivo primario de los encargados de prácticas agrícolas y forestales y la necesidad de una mejor comprensión de los factores que regulan a una población es una consecuencia inmediata de este objetivo.

Es con estas premisas que este estudio se propone reunir algunas de las conclusiones obtenidas durante algún tiempo por diversos investigadores sobre los principios de regulación de poblaciones vegetales en un modelo que incorpore esta información en un esquema del ciclo de vida de una planta para, de esta forma, poder predecir la dinámica poblacional de una especie creciendo en condiciones de uniespecificidad a partir de una situación particular conocida. Para ello, han tenido que ignorarse algunos aspectos que determinan el destino de una población vegetal. Esto se ha hecho con el único

propósito de simplificar el problema y dar una primera aproximación al mismo en términos de regulación densodependiente y asumiendo una constancia de los factores independientes de la densidad, como por ejemplo variaciones climáticas.

Se intenta también validar el modelo utilizándolo como marco de referencia en el estudio de un bosque natural uniespecífico de Pinus hartwegii Lindl. y sugerir con él algunas posibles estrategias de manejo de las poblaciones que componen a este bosque, analizando las consecuencias que estos manejos producirían.

INTRODUCCION.

1.- El enfoque Darwiniano en Ecología de Poblaciones.

Es generalmente aceptado que la gran teoría unificadora de la Biología es la Teoría de la Evolución, la cual debe su origen formal a Charles Darwin y Alfred Russell Wallace. Al enfoque seleccionista en la evolución se le ha llamado desde sus inicios Darwinismo pues Darwin fué su principal exponente.

Aunque en esencia este trabajo no trata un problema evolutivo, es necesario remontarnos al trabajo de Darwin para poder comprender lo que se ha llamado el enfoque Darwiniano en Ecología Vegetal.

La Teoría de la Evolución enunciada por Darwin en el año de 1859 está basada, como menciona Huxley (1942), en tres observaciones de las cuales se obtienen dos grandes conclusiones. El razonamiento es el siguiente:

1° Todas las poblaciones de seres vivos tienden a aumentar sus números en una proporción geométrica (exponencial). Esta observación fué de hecho tomada de la obra de Malthus: "An essay on the principle of population", publicada por primera vez en el año de 1798.

2° A pesar de ello, las poblaciones en la naturaleza tienden a conservar, con grandes o ligeras fluctuaciones, su tamaño.

De los dos hechos anteriores se obtiene la primera conclusión: La Lucha por la Existencia (o su equivalente moderno según DeBach, 1964: la regulación natural).

3° Dentro de una misma población de cierta especie existen variaciones individuales que hacen a algunos individuos mas aptos (adecuados

en la terminología moderna) que otros.

De la tercera observación y la primera conclusión se obtiene la segunda conclusión: La Selección Natural.

Podemos decir que las dos primeras observaciones y la primera conclusión forman la base de la actual Ecología de Poblaciones, mientras que la tercera observación y la segunda conclusión sustentan a la moderna Genética de Poblaciones. En la práctica, ambas materias presentan tal sobreposición que juntas se conocen como Biología de Poblaciones.

Para darnos una idea sobre el pensamiento de Darwin sobre el fenómeno de regulación poblacional tomemos como ejemplo un párrafo de "El origen de las especies": "Una planta que produce mil semillas de las cuales solamente una como promedio llega a madurar, puede decirse (aún más verdaderamente) que lucha con las plantas de la misma clase y con las otras que ya ocupaban el lugar donde ella se levanta. Una lucha por la existencia es hecho inevitable que se produce como consecuencia de la elevada proporción en que tienden a aumentar todos los seres orgánicos. Todo ser que durante el tiempo natural de su vida produce varios huevos o semillas debe sufrir destrucción durante algún período de su vida y durante alguna estación o en alguno que otro año; de lo contrario, por el principio del aumento en proporción geométrica, su número llegaría pronto a ser tan extraordinariamente grande, que ningún país podría soportar tal producción." (Darwin, ed. 1970, pp. 75-76).

Esta primera parte del razonamiento de la teoría, la regulación natural, es precisamente la que aquí nos interesa.

De lo mencionado anteriormente, es evidente que el estudio de la regulación natural de las poblaciones es un problema netamente demográfico

co pues se formula como una interrogante numérica de sobrevivencia y reproducción diferencial de los individuos que puede ser resumida en la pregunta: ¿cuales son los mecanismos que limitan a una población a una cierta densidad bajo determinadas condiciones medioambientales?

En términos generales este es el problema fundamental del que se ocupa el estudio de la regulación poblacional. En particular, el interés de este trabajo se centra en la regulación de poblaciones vegetales y más concretamente de especies arbóreas.

Dos diferencias básicas entre animales y vegetales hacen que la teoría aplicable a los primeros no pueda usarse indiscriminadamente con los segundos. Primero, dado que los vegetales tienen la capacidad, al menos en teoría, de crecer indefinidamente, el aspecto de densidad no puede ser tomado por sí solo para determinar la influencia que cada individuo tiene en la población. En cierto sentido, una planta puede ser considerada como una población de módulos los cuales reiteran repetidas veces la estructura original de la plántula o del individuo pequeño (Harper, 1967b). Por ello, el número de plantas en la población es una medida que proporciona muy poca información respecto al grado de la "lucha por la existencia" si no se considera además el "vigor" de cada uno de los individuos. Y en segundo lugar está la capacidad de propagación vegetativa que añade no solamente una nueva fuente de reclutamiento a la población además de aquella por germinación de semillas, sino que a la vez dificulta la determinación de lo que puede reconocerse como un individuo.

Por último hay que agregar que el estudio de la ecología de pobla-

ciones vegetales comienza a tener ahora una rápida expansión tendiente a una mayor formalización en la búsqueda de principios generales de manera similar a como la ecología de poblaciones animales lo ha logrado en algunos aspectos.

El estudio de la regulación natural es abundante en poblaciones de insectos, como lo demuestran varios libros producto de la información reunida durante muchos años en el estudio del control de insectos dañinos a la agricultura y plagas de bosques (Andrewartha y Birch, 1954; Clark et al, 1967; DeBach, 1964, 1974; Varley et al, 1973), y también en vertebrados quizá por el interés estético que este grupo siempre ha despertado (Lack, 1954, 1966; Caughley, 1977) y solo recientemente comienza a ser abordado intensivamente en poblaciones vegetales. Una interesante revisión de los problemas de la ecología de poblaciones de plantas puede encontrarse en Harper (1967a, 1977) y Harper y White (1971, 1974), y Sarukhán (1978) para estudios en ecosistemas tropicales.

2.- Los modelos demográficos en general y su aplicación a poblaciones vegetales.

El uso de modelos matemáticos para describir el comportamiento demográfico o de flujo de números en las poblaciones (nacimientos, muertes, inmigración, emigración) ha sido desarrollado fundamentalmente por estudiosos del crecimiento de poblaciones humanas (Keyfitz, 1968).

Se mencionarán solamente los dos modelos columnares de la demografía actual, pero habrá que tener presente que numerosas variantes de ellos se han desarrollado en la literatura; algunos de ellos se mencionaran someramente cuando sea pertinente. Estos dos modelos a los que se ha hecho mención son el modelo de crecimiento logístico y el modelo ma-

tricial de Lewis-Leslie.

El primero de ellos fué propuesto por vez primera por Verhulst en el año de 1838 y "redescubierto" en 1920 (ochenta y dos años después!) por Pearl y Reed (1920). El modelo logístico es una modificación con densodependencia del modelo de crecimiento exponencial ampliamente usado para describir tasas de reacción química o incluso crecimiento de poblaciones en condiciones ideales sin limitación de recursos alimenticios y de espacio. El modelo de Verhulst se representa como:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

y describe la tasa de cambio en el número de individuos de la población (dN) con respecto al tiempo (t) como una función del tamaño actual de la población (N), la tasa intrínseca de incremento de la población (r) y el número máximo de individuos de esa especie que el ecosistema puede mantener (K); a K se le conoce comunmente como la capacidad de carga o acarreo del ecosistema. Puede verse que la ecuación diferencial consta en su lado derecho de dos partes: primero, la parte exponencial rN , y segundo, el factor de limitación densodependiente $\left(1 - \frac{N}{K} \right)$ que hace que dN/dt tienda a cero conforme N tiende a igualar a K .

Integrando la ecuación diferencial que describe la tasa de cambio en el número de individuos de la población, se llega a su solución la cual consiste en obtener la densidad de la población como función del tiempo transcurrido. Esta solución es:

$$N = \frac{K}{1 + \left[\frac{K}{N_0} - 1 \right] e^{-rt}}$$

y su representación gráfica se muestra en la figura 1(a).

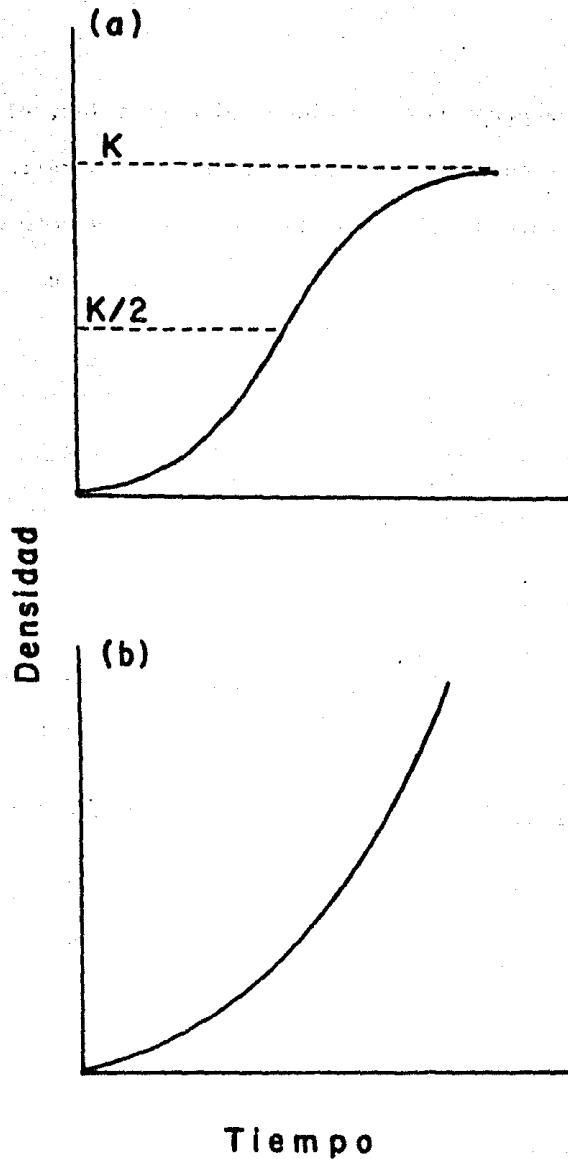


FIGURA 1.

Curva de crecimiento logístico (a) que muestra la capacidad de carga del medio (K) y el punto de inflexión de la curva el cual representa la densidad poblacional a la cual la tasa de crecimiento de la población es máxima. La curva logística es una modificación con densodependencia de la curva de crecimiento exponencial (b).

Al estar representado por ecuaciones diferenciales, el modelo logístico implica una continuidad de las variables demográficas y no toma en cuenta la estructura de edades de la población, aspecto éste de importancia fundamental en el comportamiento demográfico de ella (Maynard Smith, 1968, 1974).

En segundo término, el análisis demográfico tradicional que considera categorías de edad debe su origen a Lewis (1942) y Leslie (1945), quienes independientemente proponen un modelo matricial para representar los nacimientos y muertes en poblaciones de animales. Ellos proponen que el número de individuos en una cierta categoría de edad es una función de la contribución que a ella hacen cada una de las demás categorías. Ello puede expresarse mediante una función lineal de la forma:

$$n_i(t+1) = a_{i0}n_0(t) + a_{i1}n_1(t) + \dots + a_{ii}n_i(t) + \dots + a_{im}n_m(t)$$

la cual expresa que el número de individuos en la categoría ó edad i al tiempo $t+1$ ($n_i(t+1)$) es igual a la suma de las contribuciones que al tiempo t hacen cada una de las categorías x ($\sum_x a_{ix}n_x(t)$); y a su vez, cada una de estas contribuciones es igual al aporte promedio (a_{ix}) que cada individuo de edad x hace a la categoría i , multiplicada por el número de individuos en esa edad ($n_x(t)$).

De esta manera, el tamaño y estructura de la población al tiempo $t+1$ está dada por la serie de ecuaciones lineales:

$$\begin{aligned} n_0(t+1) &= a_{00}n_0(t) + \dots + a_{0k}n_k(t) + \dots + a_{0m}n_m(t) \\ &\vdots \\ n_k(t+1) &= a_{k0}n_0(t) + \dots + a_{kk}n_k(t) + \dots + a_{km}n_m(t) \\ &\vdots \\ n_m(t+1) &= a_{m0}n_0(t) + \dots + a_{mk}n_k(t) + \dots + a_{mm}n_m(t) \end{aligned}$$

y donde 0 es la categoría de edad menor (recién nacidos) y m la categoría más vieja.

Obviamente, algunos de los coeficientes a_{ix} valdrán cero pues un individuo que este año cumplió x años el año que entra no podrá cumplir más que x+1 años; igualmente, no todas las categorías se reproducen (infantiles y juveniles) y algunos de los coeficientes a_{0x} podrán valer cero.

En forma de matrices el sistema de ecuaciones lineales se representa como:

$$\begin{bmatrix} a_{00} & a_{01} & \dots & a_{0m} \\ a_{10} & a_{11} & \dots & a_{1m} \\ \cdot & \cdot & & \cdot \\ \cdot & \cdot & & \cdot \\ \cdot & \cdot & & \cdot \\ a_{m0} & a_{m1} & \dots & a_{mm} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_0(t) \\ n_1(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ n_m(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_0(t+1) \\ n_1(t+1) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ n_m(t+1) \end{bmatrix}$$

o en forma abreviada $AN(t) = N(t+1)$.

Y como ya se vió que algunos de los coeficientes valdrán cero, la matriz, cuando se consideran categorías por edad, queda reducida a

$$\begin{bmatrix} a_{00} & a_{01} & \dots & a_{0m-1} & a_{0m} \\ a_{10} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & a_{21} & \dots & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & & a_{mm-1} & 0 \end{bmatrix}$$

siendo los únicos elementos distintos de cero los componentes del primer renglón (fecundidades) y los de la primera subdiagonal (sobreviven-

cias).

Conociendo cada uno de los elementos de la matriz de transición o proyección, como se le llama corrientemente, y del vector que define no solamente el tamaño sino también la estructura de la población, es fácil calcular la estructura y el tamaño de la población al tiempo siguiente.

Lefkovitch (1965) ha propuesto un modelo más amplio que incluye como caso particular al modelo de Lewis-Leslie. El divide a la población en estadios, en lugar de edades, no necesariamente de la misma duración. La ventaja de este modelo consiste en que puede aplicarse a organismos cuya edad es difícil de determinar pero muestran estadios o fases claramente diferenciables (por ejemplo insectos cuyos estadios pueden ser: huevo, larva, pupa y adulto; o plantas que pueden pasar por las categorías: semillas viables en el suelo, plántulas, juveniles, adultos (reproductivos) y seniles) u organismos divididos por categorías de tamaño, vigor, etc. (por ejemplo plantas de diferentes tamaños). El modelo toma en cuenta la posibilidad de que en el período considerado (t a $t+1$) algunos individuos alcancen un estadio más avanzado de aquel inmediato superior en el cual se encontraban al inicio del intervalo o incluso regresen a una fase anterior. El primer caso puede ser ejemplificado con una población de insectos algunos de cuyos huevecillos alcanzan el estadio de pupa, habiendo pasado "rápidamente" por la fase larvaria. El segundo caso puede ejemplificarse con algunas plantas perennes seniles que pueden revertir a una etapa reproductiva "anterior" si las condiciones del medio cambian (Rabotnov, 1969, citado en Harper, 1977). Así, los investigadores rusos de biología de poblaciones han basado sus

estudios sobre una clasificación de "estados de vida" en lugar de usar la edad como la variable que más información dá sobre las características ecológicas del individuo (varios trabajos de Rabotnov, Smirnova y Uranov citados en Harper, 1977).

La construcción de una matriz de este tipo y la elección del tamaño óptimo de las categorías es revisado por Vandermeer (1975 y manuscrito en prensa). Más recientemente, Hubbell y Werner (1979) han propuesto un método de análisis aplicable a estas historias de vida heterogéneas.

La posibilidad de que algunos de los coeficientes de la matriz tengan un valor menor que cero es perfectamente factible si hay destrucción de individuos de un estadio por individuos de otro; un ejemplo sería el canibalismo en insectos y otros grupos animales.

De esta manera, cada uno de los coeficientes a_{ij} de la matriz de proyección representa la contribución promedio que cada uno de los individuos de la categoría j hace a la categoría i .

Como ya se vió, la forma abreviada del modelo es $N(t+1) = AN(t)$ y suponiendo la matriz A constante, entonces:

$$N(t+2) = AN(t+1) = A AN(t) = A^2 N(t)$$

$$N(t+3) = AN(t+2) = A A^2 N(t) = A^3 N(t)$$

etc.

lo cual implica que $N(t+z) = A^z N(t)$; y haciendo t , el tiempo al cual se inicia el estudio, igual a cero y cambiando z por t se tiene que $N(t) = A^t N(0)$ siendo esto similar a la solución del modelo de crecimiento exponencial $\frac{dN}{dt} = rN$, la cual es $N(t) = e^{rt} N(0)$ donde $e^{r-\lambda}$ es la tasa neta de crecimiento de la población (Poole, 1974).

De lo anterior se ve que, en una población con distribución estable de edades, A^t es equivalente a e^{rt} , siendo e la base de los logaritmos naturales. A equivale entonces a $e^r = \lambda$.

Para encontrar el valor de λ a partir de la matriz A pueden consultarse Keyfitz (1968), Sykes (1969), Emlen (1973) y Pielou (1977), tratándose de una matriz por edades o de Lewis-Leslie, y Lefkovitch (1965) y Hartshorn (1972), cuando se trabaja con una matriz por estadios o de Lefkovitch. Puede demostrarse que el valor de λ , la tasa neta de crecimiento de la población, es igual a la raíz latente dominante de la matriz A y que correspondientemente con este valor existe un vector latente dominante que define la estructura estable de la población (Sykes, 1969).*

En resumen, se tiene un método relativamente sencillo de calcular la tasa neta real de crecimiento de la población y la distribución estable de edades o clases de los individuos con la cual mantener indefinidamente dicha tasa, de tal forma que si la población representa un recurso aprovechable es suficiente mantenerla bajo explotación a un régimen de cosecha H

$$H = \frac{\lambda - 1}{\lambda} \quad (\text{Usher, 1972; Beddington, 1974})$$

y la población se mantendrá constante (siempre y cuando el régimen de cosecha se realice conservando la distribución estable de edades).

El modelo ha resultado de gran utilidad no solamente por su capaci-

* Para una definición de raíz latente dominante (o eigenvalor) y vector latente dominante (o eigenvector) consúltase cualquier libro de álgebra de matrices o cualquiera de las citas mencionadas arriba en esta hoja.

dad de predicción a corto plazo, sino también por su generalidad y realismo, características difícilmente reunibles en un modelo. Como menciona Levins (1966), en la práctica estas tres características de los modelos: generalidad, realismo y precisión, resultan en cierto grado excluyentes de tal manera que el investigador necesita por fuerza elegir una táctica de sacrificio de cuando menos una de ellas. Obviamente, todo modelo tendrá defectos, o limitantes, en cada una de estas tres partes (de lo contrario, por definición, no sería modelo), pero habrá que elegir, en ocasiones bastante arbitrariamente, en que característica queremos mayor eficiencia en la modelación.

A este respecto, el defecto de la exclusión de factores densodependientes ha sido considerado por el mismo Leslie (1948), por Pennycuik et al (1968) y Pennycuik (1969) pensando en poblaciones de animales, y por Usher (1966, 1967/68, 1969a, 1969b, 1972) para bosques de selección de Pinus sylvestris en Escocia. Los trabajos de Usher constituyen de hecho el primer intento de aplicación de un modelo de matrices a una especie arbórea.

Beddington (1974) argumenta, con buena razón, que la cantidad de información necesaria para la construcción de un modelo matricial con densodependencia puede ser tal que difícilmente pueda obtenerse. Sin embargo, dado que el desprecio no es más que de índole práctica, es necesario, al menos desde un punto de vista teórico, tratar de considerar el proceso de crecimiento y regulación poblacional a partir de un análisis más fino del fenómeno.

El único análisis experimental de la densodependencia en vegetales, a partir de un modelo matricial de crecimiento poblacional, en el cual

se discuten, con datos reales, conceptos tan importantes en la dinámica de poblaciones como son capacidad de carga del medioambiente y estrategias de selección 'r' y 'K' (véase Gadgil y Solbrig, 1972) es el trabajo de Sarukhán y Gadgil (1974) con tres especies de Ranunculus en Gales, siguiendo los resultados obtenidos por Sarukhán y Harper (1973) y Sarukhán (1974). Lo importante de estas consideraciones es que la estabilidad de cada una de las poblaciones puede considerarse de una manera no estática (es decir, no como una permanencia de la población con una $\lambda=1$), sino de una forma dinámica, en la cual por ejemplo, el crecimiento de la población en un año está determinado por la tasa de crecimiento en el año o años anteriores; o la consideración de que la capacidad de carga (la K del modelo logístico) sea considerada como una variable tanto en espacio como en tiempo (Sarukhán y Gadgil, 1974).

Otro estudio de este tipo en vegetales superiores lo constituye el trabajo de Hartshorn (1972) en la selva húmeda tropical de Costa Rica con el árbol Pentaclethra macroloba y su importancia radica en ser el primer estudio de su tipo con una especie perenne en este tipo de comunidad.

Un tercer trabajo en árboles que hace uso de técnicas matriciales es el de Hutchinson (1976) con Pinus caribaea en Belice. Lo interesante de éste es que el modelo incluye funciones demográficas y productivas dependientes de factores tanto dependientes como independientes de la densidad, aunque desgraciadamente el análisis resulta muy complicado por la gran cantidad de variables involucradas y no es posible generalizarlo a otras especies.

Por su parte, Vandermeer (manuscrito no publicado), trabajando en Costa Rica con la palma Welfia georgii, realizó un estudio similar al de Hartshorn (1972).

Van Valen (1975), basándose en datos de Bannister (1970), y Sarukhán (1978) han realizado estudios demográficos tendientes a la elaboración de modelos predictivos del crecimiento poblacional de Euterpe globosa, una palma de Puerto Rico, y Astrocaryum mexicanum, una palma del estrato inferior de las selvas tropicales mexicanas, respectivamente.

El último trabajo de este tipo en árboles que merece mención, desgraciadamente como un ejemplo de mala aplicación de modelos de matrices, es el de Bosch (1971) quien recomienda una extracción del 50% de los árboles de Sequoia sempervirens menores de 800 años de edad a partir de un modelo que adolece tanto de rigor matemático como de precisión en los datos biológicos (Brussard et al, 1971).

Finalmente, Harper (1967b) ha propuesto que un individuo de una especie vegetal puede ser considerado como una población de partes, generalmente hojas, la cual puede ser analizada en términos demográficos. El único trabajo de este tipo que ha sido publicado es el de Bazzaz y Harper (1977) hecho con poblaciones experimentales de Linum usitatissimum. Como se verá en el segundo capítulo de este trabajo, este enfoque combinado con el propuesto por Shinozaki et al (1964a, 1964b) forman la base del modelo presentado.

Descontando el de Bosch (1971), se tienen entonces solamente seis trabajos realizados que tratan de especies arbóreas: dos de ellos sobre pinos, uno sobre dos leguminosas tropicales y tres sobre palmas. La im-

portancia de una revisión de este estado de conocimientos y las perspectivas a seguir en este tipo de estudios es obvia.

3.- Principios de rendimiento forestal.

El estudio del crecimiento individual de especies arbóreas ha sido abordado durante largo tiempo por la importancia que dichas especies revisten en la industria maderera. Aunque existen una gran cantidad de datos al respecto en la literatura, difícilmente puede decirse que se haya podido llegar a encontrar leyes generales que definan no solamente el comportamiento individual sino que den cuenta además del destino de la población como unidad. Ello es debido, quizá, a que el 'análisis microscópico', en el sentido de Negrete et al (1976) del fenómeno de desarrollo de los vegetales superiores no ha recibido la debida atención. Este enfoque 'microscópico' consiste en determinar las leyes que gobiernan las interacciones entre los individuos y el medio, una vez caracterizadas las particularidades de cada individuo y las peculiaridades del medio en que se desenvuelve, a diferencia del enfoque 'macroscópico' en el que los individuos están resumidos en una variable y las características del medio y las interacciones están resumidas en parámetros (Negrete et al, 1976).

Como una respuesta simple al problema, el enfoque usado por los especialistas forestales ha sido el uso de relaciones alométricas que definen la cosecha en pie, generalmente de masas coetáneas, que existe en un momento del desarrollo de dicha masa (Myers, 1967; Attiwill y Ovington, 1968; Bunce, 1968; Burkhardt, 1971; Hann, 1975). Ellos describen el

crecimiento individual promedio de un individuo y de esta forma predicen la situación que privará cuando la población tenga una cierta edad. Lo único que hay que hacer es multiplicar la biomasa del individuo promedio por el número de individuos que sobreviven hasta esa edad para conocer la cosecha en pie en ese momento.

En bosques de selección, en los que se supone que existe una distribución estable de edades, se hace lo mismo para cada edad y después se suman los volúmenes totales por edad. Es decir:

$$V = vn \quad \text{en masas coetáneas}$$

$$V = \sum_x v_x n_x \quad \text{en bosques de selección}$$

donde

V = volumen total o cosecha en pie

v = volumen individual promedio

v_x = volumen individual promedio de los individuos a la edad x

n = número total de individuos

n_x = número de árboles en la categoría o edad x

La estrategia de explotación en el primer caso es esperar a que los árboles alcancen su máximo incremento corriente anual, es decir, cuando $v_{t+1} - v_t$ sea máximo, o tengan el tamaño deseado para finalidades específicas y extraerlos en su totalidad. En bosques de selección, la estrategia de explotación sería cosechar todos los árboles de la categoría mayor, más aquellos que normalmente morirían, es decir, la diferencia entre los de la edad $x+1$ y los de la edad x , de preferencia aquellos débiles o supresos (Klepac, 1976). Obviamente, los anteriores son los dos tipos de explotación más simples y para cada caso existen una gran cantidad de estrategias de explotación dependiendo del tamaño de árbol óp-

timo en la industria, el precio de los diferentes tamaños en el mercado, la calidad misma de la madera, etc., pero el efecto que una explotación de este tipo tiene sobre la estructura de la población a mediano y largo plazo y sobre su rendimiento futuro es difícil de predecir.

El crecimiento del individuo promedio puede medirse en altura (H), diámetro del tronco a la altura del pecho o 1.30 m de altura sobre el nivel del suelo, llamado diámetro normal (DN), y volumen del tronco (V), calculado este último a partir de los dos primeros valores. El comportamiento de los árboles en estas variables es de la forma que se ilustra en la figura 2. Puede verse que el incremento en volumen culmina a una edad mayor que aquella a la cual culminan los incrementos en altura y diámetro normal. Ello es debido a que a diámetros relativamente grandes, ligeros incrementos en él producen considerable aumento del área basal (el área de un círculo calculada con el diámetro normal) lo cual redundará en un apreciable aumento del volumen total del tronco. A este respecto, el volumen del tronco se calcula como el volumen de un cilindro (o cilindro básico) multiplicado por un factor de corrección llamado "factor de forma a la altura del pecho" (Assmann, 1970). Esto es porque el tronco de un árbol no forma un cilindro perfecto y para cada especie y cada tamaño de árbol habrá un factor de corrección del cilindro básico (Fig. 3).

Teniendo una tabla de doble entrada: altura y diámetro normal (Villa Salas, 1963), el cálculo del volumen individual es entonces una tarea fácil. Claro está que el volumen del tronco es aquello que más interesa desde el punto de vista del aprovechamiento del recurso.

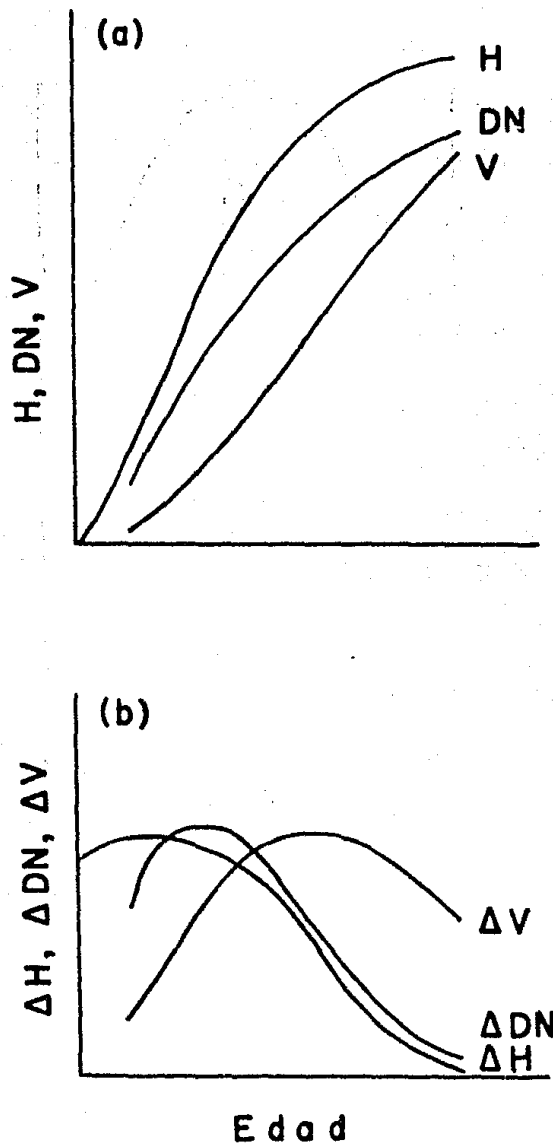


FIGURA 2

- (a) Formas generales de crecimiento en altura (H), diámetro normal (DN) y volumen del tronco (V) de árboles en relación a su edad.
- (b) Formas de las curvas del incremento medio por unidad de tiempo de las variables de la gráfica anterior.

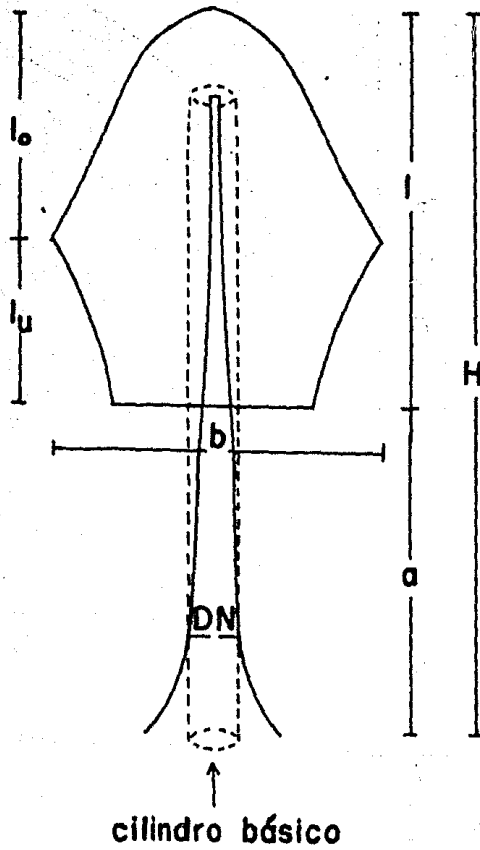


FIGURA 3.

Representación esquemática de *Picea abies* según Burger, tomado de Assmann (1970). Las iniciales de las variables igual que en el original excepto la altura (H) y el diámetro normal (DN).

Otra variable de suma importancia es el área de cobertura del árbol o la proyección vertical de su copa sobre el suelo. El crecimiento de un árbol es función de la cantidad de energía que es fijada por él, lo cual a su vez es función del área fotosintética que posee. Esta área fotosintética puede ser evaluada aproximadamente por el área de cobertura del árbol.

Burger (tomado de Assmann, 1970) propone un modelo geométrico de Picea abies para describir el crecimiento del árbol en función de esta forma ideal. La figura 3 muestra este esquema.

Mayer (tomado de Assmann, 1970) encuentra que el incremento en volumen de Quercus petrea está en relación directa al área de cobertura del árbol. Sus resultados se ilustran gráficamente en la figura 4. La segunda gráfica (4b) representa la derivada de la primera y en ella puede verse que existe una mayor eficiencia de los individuos con menor radio de cobertura, es decir, éstos tienen un mayor incremento en volumen por unidad de área de cobertura. Ello se debe a que los individuos con menor área de cobertura son más delgados, es decir, tienen un radio de cobertura menor y el cociente b/l (ver figura 3) llamado radio de abundancia o plenitud de cobertura es también menor; por lo tanto, para un área de cobertura dada, correspondientemente con un espacio de crecimiento menor, existe un área superficial de cobertura relativamente mayor (el área superficial de cobertura puede calcularse como la superficie de un cono menos la superficie de su base, la cual no recibe luz directa del sol). Si se toma en cuenta que el modelo de Burger considera a la copa como un paraboloide rotado, el área superficial de cobertura sería entre 1.2 y 1.4

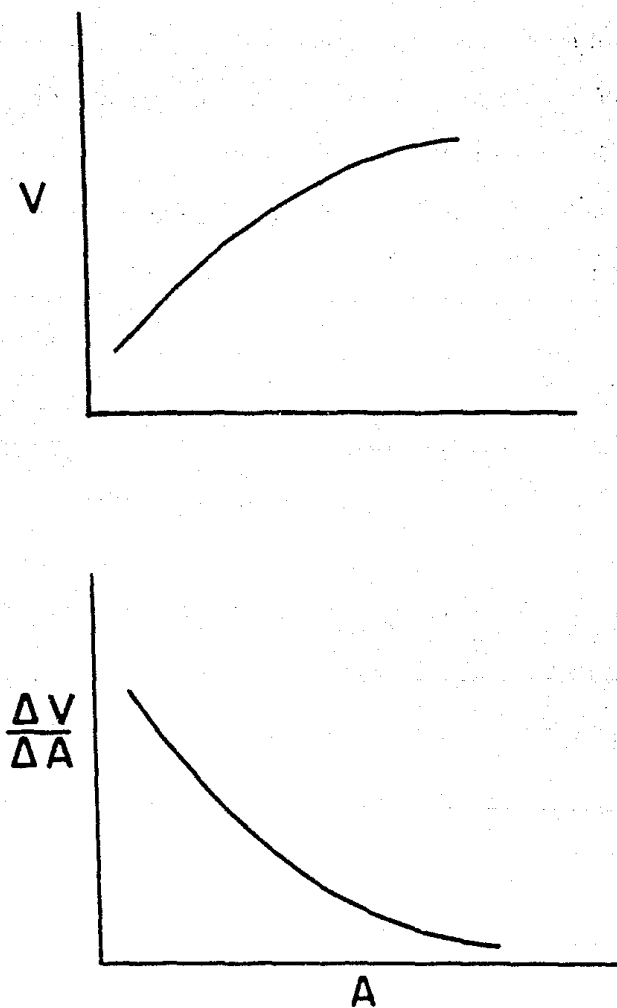


FIGURA 4.

Relaciones entre el área de cobertura individual (A) y el volumen (a) e incremento volumétrico (b) de Quercus petrea según Mayer, tomado de Assmann (1970), modificado para hacer aparente el comportamiento promedio de los individuos.

veces mayor (Assmann, 1970).

Por otro lado, un grupo de investigadores japoneses ha llegado a resultados interesantes altamente generalizables en el estudio del crecimiento individual y poblacional de especies vegetales. Algunos de sus resultados pueden resumirse en tres "efectos" conocidos como: "Efecto Densidad-Competencia", su corolario, el "Efecto del Rendimiento Final Constante" y la llamada "Ley de la Potencia de $-3/2$ ".

Efecto Densidad-Competencia.- Este es un resultado empírico en el que cuando se grafican el logaritmo del peso de una planta contra el logaritmo de la densidad inicial (la densidad de plantas sembradas) se obtiene una recta cuya pendiente varía entre cero y menos uno a medida que la edad de la cohorte sembrada aumenta. La relación puede entonces expresarse (Shinozaki y Kira, 1956) como:

$$\log w = \log k - a \log n$$

siendo

w = peso promedio por planta

n = número de individuos o semillas sembradas

a = la pendiente de la recta, llamada índice de densidad-competencia

k = una constante

De esta relación obtenemos que:

$$\log w + a \log n = \log k$$

de donde

$$w n^a = k \quad (1)$$

En este modelo 'a' tiende a 1 conforme t, la edad de la cohorte, aumenta.

Tomando como base la curva de crecimiento logístico, Shinozaki y Kira (1956, 1961) presentan un modelo que, además de ser teóricamente más interesante, se ajusta mejor a los datos obtenidos experimentalmente. La relación que deducen es:

$$\frac{1}{w} = An + B \quad (2)$$

en la que

$$A = (1 - e^{-rt})/Y$$

$$B = e^{-rt}/w_0$$

siendo

Y = el rendimiento total final de la población

w₀ = peso inicial promedio por planta

r = tasa instantánea de crecimiento por planta

t = tiempo (edad)

e = base de los logaritmos naturales

Efecto Densidad-Rendimiento o Efecto del Rendimiento Final Constante.- De las relaciones anteriores y de la definición de rendimiento* como biomasa total por unidad de área, es decir:

$$y = wn$$

se sigue de (1) que:

$$yn^{-1}a = k$$

$$yn^{a-1} = k$$

y como 'a' tiende a 1, finalmente se tiene que

$$y = k$$

el rendimiento total final constante;

y a partir de la ecuación (2):

* En esta sección se habla de rendimiento como biomasa por unidad de área en lugar de biomasa por unidad de área por unidad de tiempo. Aunque en realidad se debería hablar de 'cosecha en pie', se ha preferido conservar el término y la simbología utilizados por los autores.

$$\frac{1}{y} = \frac{B}{n} + A \quad \text{ó} \quad y = \frac{n}{An + B}$$

en donde, a medida que pasa el tiempo ($t \rightarrow \infty$)

$$y = \frac{n}{((1-0)/Y)n + 0}$$

$$y = \frac{n}{(n/Y) + 0}$$

$$y = Y$$

o sea, obviamente, el rendimiento total final (una constante) de la población.

Las relaciones se muestran en las figuras 5 y 6 para los modelos potencial y recíproco respectivamente.

Ley de la potencia de -3/2. - Este resultado, obtenido por Yoda et al (1963), ha probado también ser de amplia aplicación como lo demuestran White y Harper (1970) y White (1974).

La deducción del modelo es como sigue:

El área de cobertura promedio de una planta es proporcional al cuadrado de su longitud:

$$s \propto L^2 \quad \text{ó} \quad L \propto s^{1/2}$$

El peso de una planta promedio, proporcional a su volumen, está directamente relacionado con su longitud al cubo:

$$w \propto L^3 \quad \text{ó} \quad L \propto w^{1/3}$$

De ahí que:

$$s^{1/2} \propto w^{1/3} \quad \text{ó} \quad s \propto w^{2/3}$$

Ahora, suponiendo que la población se encuentra a una densidad tal que su porcentaje de cobertura es superior al 100% y el proceso de autoaclareo (la muerte de algunos de los individuos) opera para mantener este

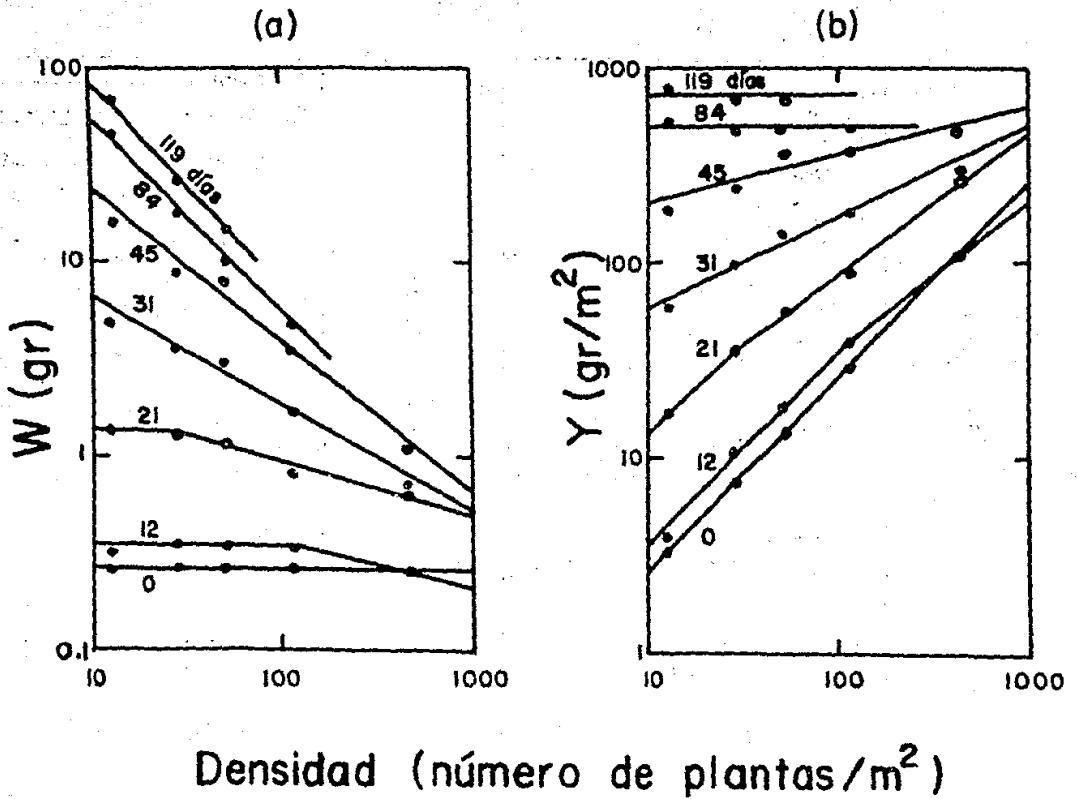


FIGURA 5.

- (a) Efecto densidad-competencia en cultivos de soya. Los valores para diferentes tiempos después de iniciado el experimento fueron ajustados al modelo potencial.
- (b) Efecto densidad-rendimiento obtenido de los datos de la gráfica anterior. Los valores fueron ajustados al modelo potencial.

Tomado de Shinozaki y Kira (1956).

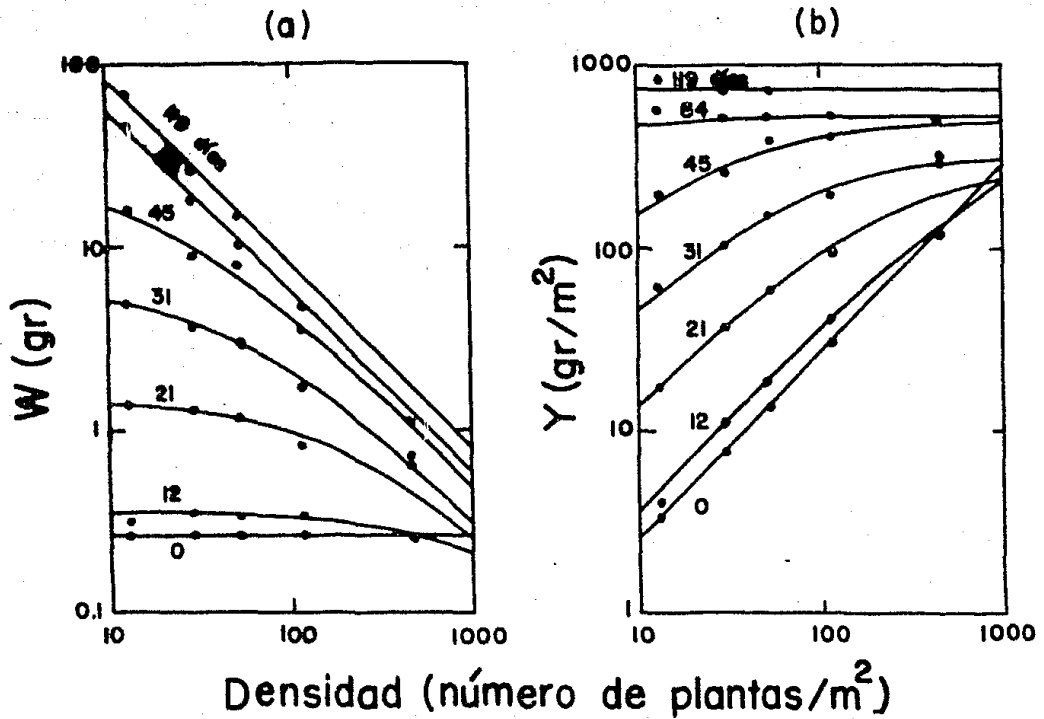


FIGURA 6.

- (a) Efecto densidad-competencia para los mismos cultivos de soya que se ilustran en la figura 5 pero ajustados al modelo recíproco.
- (b) Efecto densidad-rendimiento para cultivos de soya. Los datos fueron ajustados al modelo recíproco.

Tomado de Shinozaki y Kira (1961).

100% de cobertura:

$$s \propto \frac{1}{n} \quad \text{ó} \quad s \propto n^{-1}$$

de donde:

$$n^{-1} \propto w^{2/3} \quad \text{ó} \quad n \propto w^{-2/3} \quad \text{ó} \quad n^{-3/2} \propto w$$

y por lo tanto:

$$w = K n^{-3/2}$$

Es decir, el peso promedio por planta en condiciones de máxima aglomeración (100% de cobertura) de la población es igual a una constante multiplicada por la densidad elevada a la potencia de $-3/2$ (Fig. 7).

De ahí se sigue que:

$$y = wn = K n^{-3/2} n = K n^{-1/2}$$

de donde puede observarse que el máximo rendimiento poblacional se obtiene a la mínima densidad con la cual, sin embargo, se sigue manteniendo un 100% de cobertura. Es decir, se trata de una población con el máximo tamaño de individuos promedio llenando totalmente el espacio disponible para crecer.

El resultado también puede ser visualizado desde otro punto de vista. Una mínima densidad con la cual se sigue manteniendo un 100% de cobertura implica que la población ha alcanzado el resultado predicho por el efecto del rendimiento final constante, en virtud de que 'a' ha alcanzado su valor máximo igual a 1.

Hay que tener en cuenta que cada línea del modelo del efecto densidad-competencia considera la biomasa promedio contra la densidad inicial a un solo tiempo después de iniciado el experimento, mientras que la ley

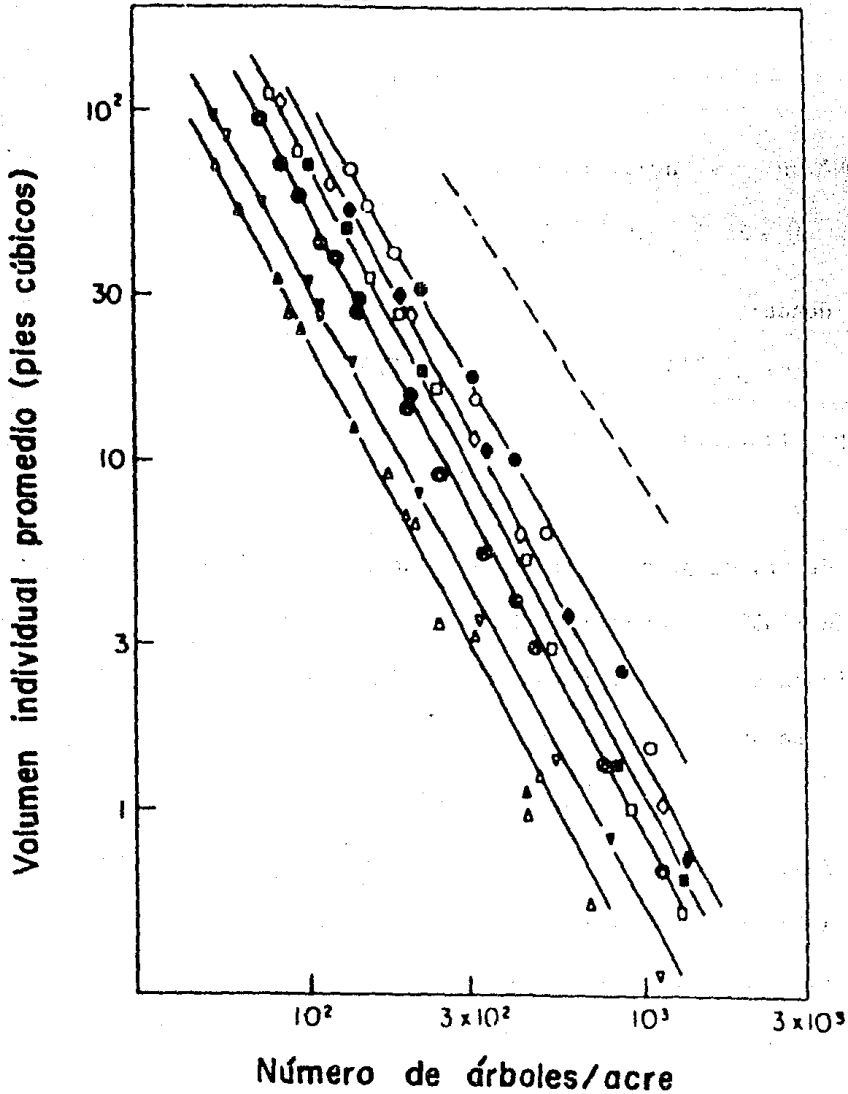


FIGURA 7.

Relación entre la densidad y volumen promedio de los árboles en sitios saturados, 100 años después de haber sido plantados. Para cada especie se dan dos series de datos que representan sitios con diferentes capacidades de rendimiento. Los datos para las clases de rendimiento separadas tienen líneas de aclareo comunes cuyas pendientes varían de -1.72 a -1.82. Una línea de pendiente -1.5 se muestra a la derecha para comparación. Abies nobilis (o,●), Tsuga heterophylla (◊,◆), Picea sitchensis (◻,◼), Pinus sylvestris (⊙,⊚), Larix decidua (▽,▼), Platanus-Fraxinus-Betula (tabla de producción conjunta) (△,▲).

Tomado de White y Harper (1970).

de $-3/2$ representa una secuencia temporal sobre la misma línea y 'n' re presenta el número de sobrevivientes hasta ese tiempo.

UN MODELO DE CRECIMIENTO DE POBLACIONES UNIESPECIFICAS.

1.- Crecimiento foliar e incremento en biomasa.

Puede considerarse en principio que el crecimiento de una planta si gue un comportamiento de tipo exponencial, sea ésta herbácea o leñosa. Si la proporción de crecimiento se conserva en las partes vegetativas de la planta es posible representar la producción de follaje de un individuo con respecto al tiempo, cuando la planta no está sujeta a limitación de recursos, como:

$$\frac{df}{dt} = pf \quad (1)$$

siendo f = cantidad de follaje en área o biomasa foliar
 p = tasa de producción de follaje por unidad de follaje por unidad de tiempo.
 t = tiempo

La solución de la ecuación anterior (ver Apéndice) es:

$$f_t = f_0 e^{pt} \quad (2)$$

donde e = base de los logaritmos naturales (2.71828...)

Igual que en el modelo exponencial de crecimiento poblacional, 'p', la tasa de producción de follaje, se compone de 'b', la tasa de natalidad foliar, menos 'd', la tasa de mortalidad foliar.

Partiendo del modelo tubular de Shinozaki et al (1964a, 1964b), quie nes proponen que una planta puede ser vista como un conglomerado de módu los (los "tubos" producidos) y que cada uno de estos está formado por una lámina foliar con su haz vascular (Fig. 8), el crecimiento de la par

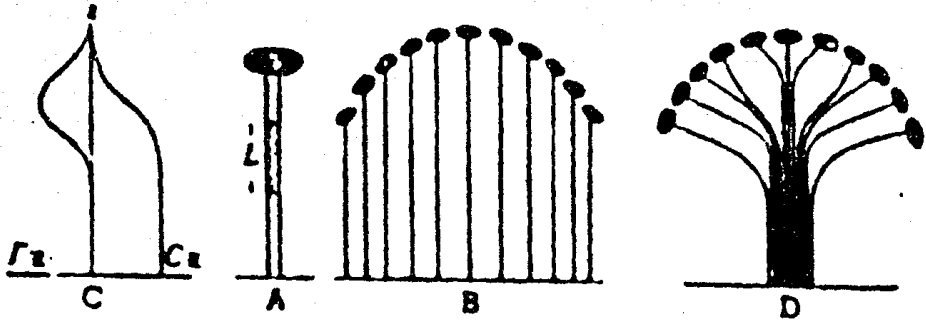


FIGURA 8.

Representación diagramática del modelo de tubos para explicar la forma de una planta.

A - Unidad tubular.

B - Parcela formada por estas unidades.

C - Perfil que muestra la distribución de biomasa foliar (f_z) y del tronco y ramas (C_z) de la parcela a diferentes alturas.

D - Planta individual formada por la unión de un conjunto de tubos.

Tomado de Shinozaki et al (1964b).

te leñosa de la planta dependería entonces únicamente de la tasa de natalidad foliar ya que aunque la lámina desaparezca, el haz vascular persiste como estructura muerta.

De esta forma, la producción de haces vasculares con respecto al tiempo quedaría representada por:

$$\frac{dw}{dt} = Cbf \quad (3)$$

donde C = constante que mide la contribución que cada hoja hace a la biomasa de la parte leñosa de la planta.
 w = biomasa de la parte leñosa de la planta

Sustituyendo la ecuación (2) en (3):

$$\frac{dw}{dt} = Cbf_0 e^{pt}$$

cuya solución (ver Apéndice) es:

$$w_t = w_0 + \frac{Cbf_0}{p} (e^{pt} - 1) \quad (4)$$

Ya que la tasa de asimilación neta, cuyas iniciales en inglés son NAR^{*}, está definida (Radford, 1967; Evans, 1972) como:

$$\frac{dw}{f dt}$$

es claro que a partir de la ecuación (3):

$$NAR = \frac{dw}{f dt} = Cb$$

la cual es una medida de la eficiencia en la transformación de energía

* Se han utilizado las iniciales en inglés por ser las comúnmente encontradas en la literatura independientemente del idioma en que se escriba el artículo.

del medio en biomasa de la planta.

Las ecuaciones (2) y (4) son aplicables solamente si es posible suponer una continuidad en la producción de follaje con respecto al tiempo. Por esta razón, probablemente puedan ser aplicadas al crecimiento de plantas anuales y ello antes de producirse la reproducción cuyo inicio altera la marcha de crecimiento vegetativo.

En el caso de plantas perennes, en particular árboles, se supondrá que el crecimiento es continuo durante un cierto intervalo de tiempo, el cual se corresponde con el tamaño de las categorías elegidas para trabajar con un sistema de vectores similar a los utilizados en el método de Lewis-Leslie, y por lo tanto existe una función para el crecimiento en follaje y otra para el crecimiento en biomasa leñosa para cada categoría de edad.

De esta forma, haciendo estos intervalos iguales a la unidad:

$$f_{x+1,t+1} = f_{x,t} e^{p_x} \quad (5)$$

$$w_{x+1,t+1} = w_{x,t} + \frac{C_b f_x}{p_x} (e^{p_x} - 1) \quad (6)$$

donde

x = edad de la planta

Las ecuaciones anteriores suponen una constancia de las tasas de natalidad y mortalidad foliares por edad de la planta. Sin embargo, es necesario conocer como varían 'C', 'b' y 'd' con respecto a las condiciones de interferencia y a las características físicas de diferentes zonas del bosque. Aquí se considerará a la primera porque ésta puede ser modi-

ficada fácilmente en condiciones naturales. En la sección siguiente se discute la definición de una medida simple de interferencia la cual será utilizada más adelante.

En el caso de las funciones propuestas en este trabajo, (5) y (6), se utilizará la medida de interferencia para calcular, por medio de regresión, las tasas de natalidad y mortalidad foliares por edad esperadas, haciendo uso de algún tipo de función que estas tasas parezcan seguir.

Como se verá, puesto que la interferencia es una función de la tasa de natalidad foliar, la cual a su vez es función de la interferencia, puede parecer extraño y/o poco práctico intentar definir la interferencia en términos de ella misma. No obstante, como los cálculos se hacen a intervalos discretos, los cálculos de natalidad y mortalidad foliares al tiempo 't' serán función de la interferencia al tiempo 't-1'.

Cualesquiera que sean las funciones de 'b' y 'd' contra 'I', la interferencia, que mejor se ajusten a las condiciones en estudio, las formas generales de las funciones de crecimiento serán:

$$f_{x+1,t+1} = f_{x,t} e^{b_x(I_t) - d_x(I_t)}$$

$$w_{x+1,t+1} = w_{x,t} + \frac{b_x(I_t) f_{x,t}}{b_x(I_t) - d_x(I_t)} (e^{b_x(I_t) - d_x(I_t)} - 1)$$

2.- Densidad, grado de aglomeración y estructura de la población.

La densidad se define como el número de individuos por unidad de área. Corrientemente, en el estudio de poblaciones de animales, la densi

dad es tomada para medir el grado de apiñamiento y por lo tanto de "la lucha por la existencia" que priva en un determinado momento entre los miembros de la población. Ello se basa en la suposición, no siempre aceptable, de que todos los individuos de la población son ecológicamente equivalentes; es decir, todos tienen las mismas posibilidades de conseguir alimento o pareja para la cópula, es igualmente probable que sean depredados, todos tienen la misma capacidad competitiva intra e interespecífica, etc. La definición por supuesto es única y correcta, pero lo que se ha observado es que ésta no es una buena medida, por si sola y al menos en vegetales, de la influencia que cada individuo ejerce sobre sus vecinos y sobre el ambiente físico que le rodea.

"La influencia de una especie sobre el resto de la comunidad...está en relación tanto con el número de sus individuos y la distribución que presentan en el área que cubre ésta, como en la masa relativa que posee" (Sarukhán, 1968). White y Harper (1970) mencionan el mismo postulado pensando en plantaciones uni o biespecíficas en las que estudian el autoaclareo.

Algunos autores han considerado los factores de número de individuos y masa relativa de éstos, haciendo de lado el patrón de distribución de los organismos dentro de la comunidad, pues su análisis resulta mucho más complicado y en algunos aspectos el resultado de la distribución en los comportamientos demográficos y productivos de la población pueden obtenerse a partir de la consideración de la densidad y la biomasa únicamente; por ejemplo en la ley de la potencia de $-3/2$ deducible por ambos métodos: distribución y densidad-biomasa, en White y Harper

(1970).

Dado que el interés de este trabajo se centra en el estudio de una comunidad uniespecífica en el estrato arbóreo, el factor que determina la influencia de cada uno de los individuos dentro de ella es la capacidad competitiva de sus miembros. "Por capacidad competitiva se entiende la aptitud de una planta para cumplir su ciclo de vida, producir suficientes propágulos capaces de distribuirse, de germinar rápida y efectivamente, etc." (Sarukhán, 1968, citando a Sakai, 1961). Lo anterior no es más que el principio de adecuación diferencial de los individuos de la población cuyo análisis teórico ha sido revisado por Cody (1966) y ejemplos de evidencias experimentales en vegetales pueden verse en Harper y Ogden (1970) y Sarukhán (1976). Es posible añadir que esta capacidad competitiva es, en comunidades uniespecíficas, función de la cantidad de energía fijada por la planta para la producción de órganos vegetativos y reproductivos, la cual a su vez es función de la cantidad de follaje con el cual el individuo capta la energía y CO_2 necesarios para construir tales órganos, y de la eficiencia en la transformación de estos compuestos en nuevas hojas.

Varias medidas de "densidad" poblacional en árboles han sido propuestas en la literatura. Dos de ellas son (pero véase Harper, 1977, pags. 222-226):

a) La cantidad de cobertura en la comunidad (Assmann, 1970).

b) La cobertura que hay en la comunidad por arriba de una cierta categoría de altura de los individuos, la cual es usada para evaluar su efecto sobre dicha categoría (Hutchinson, 1976).

La suposición implícita en estas medidas es que la luz es el factor

limitante más fuerte y que la cobertura en la comunidad tiene el mismo efecto sobre los individuos independientemente de la altura promedio a la cual se encuentre el dosel de la vegetación o de la distribución de éste en los diferentes estratos de la comunidad.

En última instancia, la capacidad competitiva de un individuo depende de:

a) La cantidad promedio de luz que el individuo capta. En virtud de que la cantidad de luz que llega a la comunidad puede ser considerada constante, el área de cobertura a diferentes alturas es una medida directa del decremento en cantidad y calidad de luz que de otra forma alcanzaría el suelo. La tasa fotosintética es directamente proporcional a la intensidad luminosa (varios trabajos en Bainbridge et al., 1966; y en Cooper, 1975) y la misma relación se encuentra entre la producción de materia seca en plántulas de Pseudotsuga taxifolia y la intensidad luminosa (Cleary, 1970).

b) La cantidad de bióxido de carbono que el árbol capta, dependiendo de la concentración de este compuesto en el aire circundante.

c) La captación de nutrientes y agua por el árbol y la facilidad con que éstos son transportados a la parte activa fotosintética.

Existen algunos estudios que apuntan a que:

1° El porcentaje de luz que penetra el dosel varía de manera inversa a la densidad y a la edad (tamaño) de los individuos (Stern, 1965, tomado de Harper, 1977; Monsi et al., 1973). Esto es lo mismo que afirmar que el grado de cobertura provoca una disminución proporcional de la cantidad de radiación que llega a las capas inferiores del dosel.

2° La concentración de CO₂ puede disminuir en la parte correspon-

diente al dosel de la comunidad (Wright y Lemon, 1966, tomado de Harper, 1977). Si ésta llega a ser un recurso fuertemente limitante es algo que por regla general se dá por descontado en virtud de que la movilidad del aire es generalmente muy superior a la velocidad de difusión molecular y por lo tanto el CO_2 se comporta como un recurso extraído de una fuente inagotable.

3° El agua y los minerales producen el efecto predicho por la ley de los factores limitantes (Odum, 1972); es decir, existe un óptimo por abajo y por arriba del cual la eficiencia en las funciones metabólicas del organismo se ve disminuida.

Así, la capacidad competitiva promedio de un individuo de edad 'x' es función de la cantidad y calidad de luz que recibe, la concentración de bióxido de carbono en las inmediaciones de la copa y la cantidad de agua y nutrientes necesarios para maximizar la eficiencia de las funciones metabólicas. Pero tanto la luz como el agua y los nutrientes se ven disminuidos por el apiñamiento de la población por arriba de un cierto valor más allá del cual los recursos se vuelven limitantes.

Siguiendo el modelo de tubos de Shinozaki et al (1964a, 1964b) se puede afirmar que -dado que un individuo promedio de la categoría o edad 'x' presenta, en el momento en que se toman por primera vez las mediciones, una cantidad de follaje ' f_x ' y esta cantidad de follaje es la suma de los módulos o tubos completos del individuo- el grado de apiñamiento de la población es proporcional a

$$\sum_x f_x n_x$$

Ello dando por supuesto que cada módulo (lámina foliar más haz vascular)

es idéntico a todos los demás y por lo tanto ' f_x ' guarda una relación lineal con la inaccesibilidad de los recursos.

El hecho que Kozlowski (1961) y Chaney y Kozlowski (1977) hayan encontrado que el transporte de agua en el xilema de Ulmus americana y Populus balsamifera, y plántulas de Fraxinus americana y Acer sacharum ocurre fundamentalmente en los vasos del último anillo de crecimiento y que el total de hojas presentes en un árbol son producidas en el año en curso, pues se trata de especies de hábito decíduo, hace pensar que el modelo de tubos podría ser un esquema bastante útil del crecimiento de un árbol a pesar de que, como menciona Harper (1977), su interpretación en términos fisiológicos sea difícil de hacer. La extrapolación a especies perennifolias requeriría de la consideración de que estas especies presentan sobreposición de edades de las hojas en sus copas y por lo tanto sobreposición de edades de los 'tubos'. Aunque no hay datos sobre el crecimiento de una planta en cuanto al número de hojas producidas por unidad de follaje por unidad de tiempo, y el incremento en área, en sección transversal del tronco, de los anillos de crecimiento (por ejemplo, suponiendo que cada haz vascular tiene un diámetro promedio constante y por lo tanto el incremento de haces vasculares guarda una relación directa con el aumento en área del anillo de crecimiento) la idea no deja de parecer promisoría.

Partiendo de la base de que las coníferas, en particular pinos, son especies demandadoras de luz, la ventaja que un módulo adquirirá sobre los demás será función de su posición vertical en la copa. Sin embargo, la mayor longitud de los haces vasculares representa un mayor riesgo de

embolismo (Zimmermann, 1978). Se ha de esperar entonces una altura a la cual la eficiencia en las funciones del árbol sea óptima. Habría que encontrar de alguna forma estos valores para cada edad de árbol, suponiendo que la altura de los árboles de cada categoría de edad es constante.

Aunque existe evidencia que la densidad tiene un efecto directo sobre la elongación de ciertos árboles, en particular coníferas, lo cual se considera como una respuesta cuya ventaja selectiva se encuentra en la diferencia entre alcanzar los niveles más altos del dosel, con mayor cantidad de luz, o eventualmente perecer (Harper, 1977), los resultados a este respecto no son generalizables pues también existen especies que responden disminuyendo su crecimiento en altura (Braathe, 1957; Assmann, 1970). En este caso se asumirá que la altura promedio de los árboles de una cierta edad no es modificada por la densidad. Esta suposición no es gratuita; se ha observado que algunas especies de árboles no presentan diferencias estadísticamente significativas en altura cuando la densidad varía (Klepac, 1976; Harper, 1977). De hecho, la altura de los árboles es considerada por los especialistas forestales como una variable determinada más por las características físicas del sitio en que el árbol crece que por las relaciones de interferencia con sus vecinos y por ello usan esta variable como un indicador de la "calidad" o fertilidad del si tio.

La medida del apiñamiento (interferencia) quedaría representada entonces por:

$$I = \sum_x g_x f_x n_x$$

donde

g_x = constante que mide la eficiencia en la capacidad para acaparar los recursos del medio.

Como ya se mencionó, la medida de la eficiencia fotosintética más ampliamente utilizada en los estudios de análisis del crecimiento en plantas (especialmente cultivos) es la tasa de asimilación neta (Radford, 1967; Evans, 1972), la cual es equivalente, en el modelo presentado, a la tasa de natalidad foliar multiplicada por una constante que mide la contribución que el nacimiento de una hoja hace a la biomasa de la planta (o de la parte leñosa de la planta, según sea la variable que deseemos manejar).

De ahí que:

$$g_x \propto C b_x$$

y estandarizando con respecto a la eficiencia máxima que un individuo de esa edad tendría en condiciones de mínima interferencia (creciendo aislado):

$$g_x = \frac{C b_{x,t}}{C b_{x,max}} = \frac{b_{x,t}}{b_{x,max}}$$

En virtud de que los vegetales tienden a ocupar toda el área disponible para su crecimiento y el rendimiento (como biomasa por unidad de área) máximo poblacional es constante independientemente de la densidad de semillas sembradas (Shinozaki y Kira, 1956, 1961), el uso del patrón de distribución en el rendimiento individual no ha recibido la debida atención.

Ya que las plantas no poseen la característica típicamente animal de movimiento, los individuos cuya posición espacial sea tal que sufran por la interferencia de sus vecinos tendrán un menor desarrollo que aque

llos libres de vecinos cercanos.

Es un hecho bien conocido que los vegetales tienden a desarrollar una distribución de frecuencias de tamaños asimétrica de tipo log-normal a medida que la densidad aumenta y/o una masa coetánea crece. Es decir, existe una dominancia por unos pocos individuos a expensas de un menor crecimiento de la mayor parte de la población (Fig. 9).

El suponer a todos los individuos de una cierta edad como ecológicamente equivalentes o aún suponer una distribución normal de ésta o cualquier otra característica que refleje su vigor no hace más que obviar el problema.

En virtud de que esta reacción de los individuos está muy relacionada no con la densidad o biomasa total de la población sino por el grado de interferencia individual al que cada una de las plantas está sujeta por la presencia de vecinos es necesario, a nivel poblacional, encontrar una medida de esta interferencia. Ello equivaldría ciertamente a estudiar el problema de la regulación poblacional desde el punto de vista "microscópico de Negrete et al (1976).

Mead (1966), en un análisis de la respuesta individual a la presencia de vecinos, define la interferencia describiendo los polígonos mínimos que forman las perpendiculares a las distancias entre los individuos vecinos. Calculando el área del polígono o área disponible para el crecimiento del individuo, la excentricidad de la planta inscrita en el polígono y el grado de circularidad del polígono puede predecir el crecimiento de la planta en cuestión.

Mack y Harper (1977), haciendo uso de un tipo de análisis que consi-

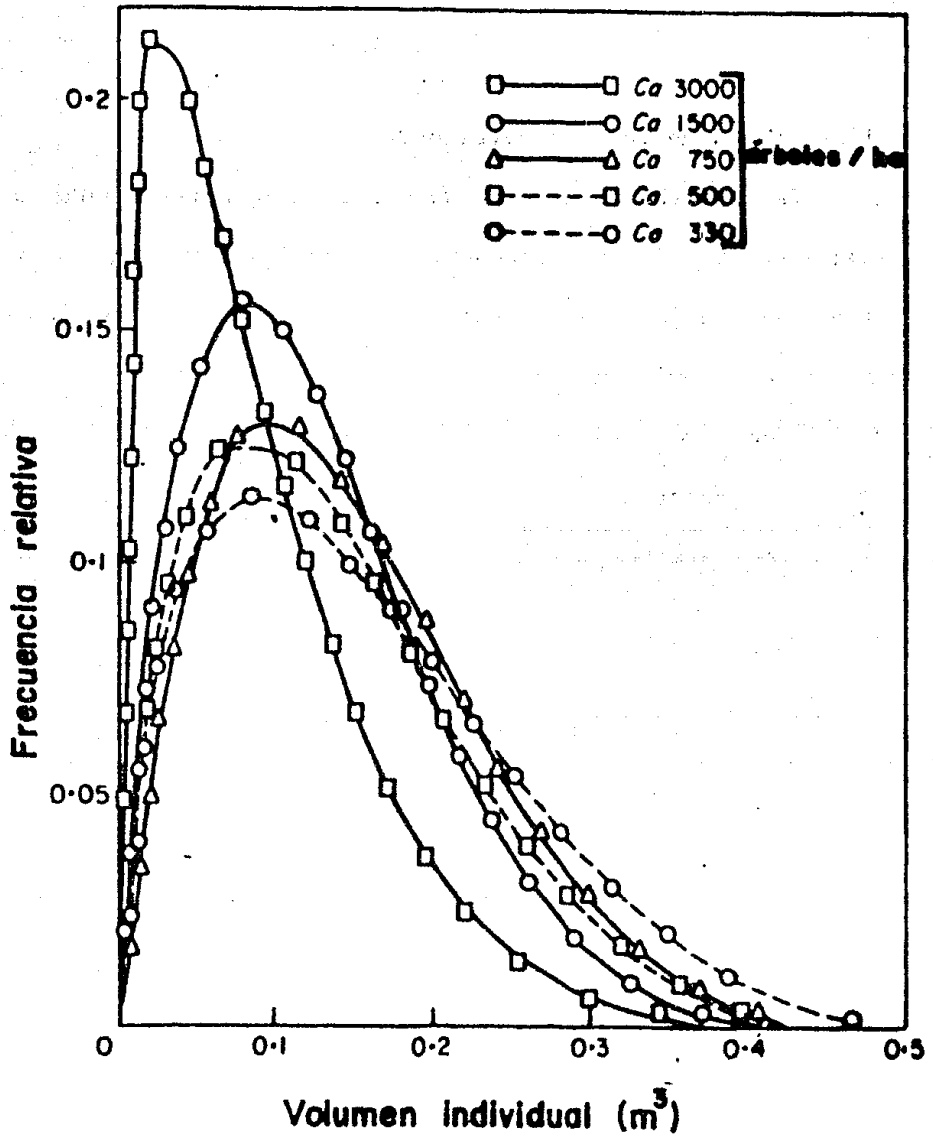


FIGURA 9.

Distribución de frecuencias de volúmenes de árboles de Picea sitchensis nueve años después del establecimiento de varias densidades.

Tomado de Jack (1971).

dera la biomasa individual, la distancia a los vecinos más próximos y la dispersión angular de éstos, logran modelar el crecimiento de los individuos de cuatro especies herbáceas anuales.

Ambos métodos, de gran valor en el entendimiento preciso de la naturaleza de la interferencia intra e interespecífica en vegetales, son sin embargo de poca utilidad cuando se quiere predecir el crecimiento de grandes poblaciones vegetales en vista de la imposibilidad práctica de conocer las condiciones particulares en las que se desarrollan cada uno de los individuos que componen a la población.

3.- Sobrevivencia en función del crecimiento.

Del total de individuos que componen a la población al inicio de un período de tiempo, no todos ellos sobreviven hasta el final de éste: algunos, generalmente los más débiles o enfermos, mueren en el intervalo.

Aquí quizá podría utilizarse el método de matrices de Lewis-Leslie para calcular el número de sobrevivientes por edad, pero ello supone que los coeficientes de la matriz son constantes y el averiguar como varían éstos bajo diferentes valores de interferencia es una tarea que requeriría de una gran cantidad de información no disponible por el momento.

Sin embargo, ya que existe una amplia evidencia, para plantas que van desde hierbas hasta árboles de hábitos y habitats muy distintos, de que una población coetánea en condiciones de uni ó biespecificidad sigue un patrón de mortalidad que está en íntima relación con el tamaño promedio de los individuos, es quizá posible aproximarse al valor esperado de sobrevivencia asumiendo que la mortalidad está dada precisamente por una

saturación del medio en el cual se desarrolla dicha población. Es decir, se puede asumir que una población cuya densidad y biomasa se encuentran cercanas al máximo sostenible en una localidad, cada una de las cohortes que ingresan a la población se enfrentan a un medio ambiente densopoblacional muy similar y de ahí la tendencia a alcanzar una distribución estable de edades y tamaños. De esta manera, una población que ha alcanzado una distribución estable de edades debería ajustarse a una curva similar a la predicha por la llamada "ley de $-3/2$. Como se verá adelante, este parece ser el caso de la especie en estudio.

4.- Reproducción en función del crecimiento.

Al menos en árboles de comunidades templadas, los árboles más vigorosos son aquellos que producen un mayor número de semillas y éstos son precisamente los que han crecido o se encuentran en condiciones de escasa interferencia por vecinos (Allen y Trousdell, 1961; Matthews, 1963; Larson y Schubert, 1970). Esta relación puede representarse como:

$$\frac{dr}{dt} \propto f$$

donde

r = número de semillas producidas por individuo en cada período reproductivo.

Al mismo tiempo, cuando los árboles se reproducen, el crecimiento en ese año e incluso en los siguientes dos o tres años se ve disminuido considerablemente (Assmann, 1970) quizá como consecuencia de la diferente proporción en la asignación de energía a actividades reproductivas y no reproductivas (Harper, 1977). Dicho de otra forma, la tasa de producción

de semillas es inversamente proporcional a la tasa de crecimiento vegetativo o:

$$\frac{dr}{dt} \propto \frac{1}{df/dt}$$

De ahí que:

$$\frac{dr}{dt} = \frac{\beta f}{df/dt}$$

donde

β = constante que mide la contribución a la producción de semillas de cada unidad foliar

Y ya que (ecuación (1)):

$$\frac{df}{dt} = pf$$

entonces:

$$\frac{dr}{dt} = \frac{\beta f}{pf} = \frac{\beta}{p}$$

cuya solución es (ver Apéndice):

$$r = \frac{\beta}{p} t$$

y como $t=1$ y existen $m+1$ edades:

$$r_x = \frac{\beta_x}{b_x - d_x}$$

y ya se sabe que ' b_x ' y ' d_x ' son funciones de la interferencia presente en el intervalo de tiempo anterior.

El total de semillas producidas en cada período reproductivo es obviamente:

$$R = \sum_x r_x \frac{n_x}{x}$$

5.- Reclutamiento en función de la mortalidad.

El paso de la etapa de semillas a la etapa de plántulas es ciertamente una de las fases más críticas para el cumplimiento de todo el ciclo de vida de la especie. El hecho de que una semilla contenga una gran cantidad de energía almacenada en los cotiledones las hace muy atractivas para los depredadores. Por este motivo, tanto semillas (y plantas que las producen) y depredadores han desarrollado en el curso de la evolución intrincados mecanismos de respuesta a los peligros, por un lado, del ataque y pérdida de semillas por parte de los depredadores y, por otro, a la abundancia y disponibilidad del recurso para estos últimos.

Estos comportamientos se manifiestan como adaptaciones como son la incorporación de compuestos tóxicos en las semillas (Janzen, 1971) y la reproducción masiva en ciertos años por parte de las plantas (Smith, 1970), y la respuesta funcional (Holling, 1959) de los depredadores a la abundancia del recurso.

El tomar todos estos y otros factores implicaría la construcción de todo un modelo en esta parte del ciclo de vida de los árboles y por ello se ha limitado este paso a la descripción estática del valor aproximado de sobrevivencia y germinación de semillas que dan origen a lo que se denominará un "banco de plántulas".

Así por ejemplo, Sarukhán y Dirzo (datos no publicados) encontraron que entre el 95 y el 99% del total de semillas producidas por Pinus michoacana, P. ayacahuite y P. herrerae en el Estado de Guerrero eran de-

predadas principalmente por ardillas en los árboles y algunos roedores terrestres una vez que las semillas eran dispersadas.

Sin embargo, los resultados en la literatura son muy variables; Janzen (1971) cita que los porcentajes de depredación de semillas varían, según la especie, la localidad, el año y otros factores, desde menos de 1% hasta 100%, siendo los valores más comunes entre 10 y 90%.

Por ello, se considerará que el porcentaje de semillas viables que sobreviven a la depredación y logran germinar formando el "banco de plántulas" es una constante simbolizada por γ .

En especies demandadoras de luz, el reclutamiento a la población de árboles propiamente dicha ocurre cuando hay un espacio abierto generalmente como resultado de la muerte de un árbol. El tamaño del árbol muerto determina el número de ingresos a la población de árboles simplemente por el tamaño del espacio que éste deja al desaparecer del dosel y por el cual se filtra hasta el nivel del suelo una cierta cantidad de luz.

De tal forma que si en el período comprendido entre una y otra iteración mueren $(n_{x+1,t+1} - n_{x,t})$ individuos de cierta edad 'x' y la muerte de cada uno de estos individuos permite el establecimiento de ' c_x ' número de nuevos árboles de la categoría '1', el total de posibles reclutamientos será:

$$S_1 = \sum (n_{x+1,t+1} - n_{x,t}) c_x$$

para aquellas 'x' que cumplan con $(n_{x+1,t+1} - n_{x,t}) > 0$

Claramente, otra posibilidad de reclutamiento es que la población se halle a una densidad menor que la máxima total posible para todas las

edades en cuyo caso, puesto que la muerte ocurre solamente por autoaclareo:

$$S_2 = \sum (\hat{n}_{x+1} - n_{x+1,t+1}) c_{x+1}$$

para aquellas 'x' que cumplan con $(n_{x+1,t+1} - n_{x,t}) = 0$

donde

\hat{n}_{x+1} = densidad máxima posible para la categoría 'x+1'.

Diferentes edades pueden cumplir con una u otra de las situaciones. La suma sobre las edades que cumpan con la primera situación más aquellas que cumplan con la segunda dá el número total de posibles reclutamientos al tiempo 't+1'. Como se asume que la reproducción ocurre al final del período 't', si

$$S_1 + S_2 < n_0$$

donde

$$n_0 = \gamma R$$

y γ es la fracción de semillas sobrevivientes que han germinado entonces el número de reclutamientos a la población de árboles es igual a $(S_1 + S_2)$.

En el caso contrario

$$S_1 + S_2 \geq n_0$$

todas las plántulas (n_0) pasan a formar parte de la primera categoría de árboles (n_1).

El no considerar por el momento el reclutamiento de los árboles como una función del patrón de distribución de las plántulas implica que éstas se concentran precisamente en los espacios desocupados o más

realistamente que la fracción del total del "banco de plántulas" que se encuentra en esos espacios es igual a n_0' .

De todo lo expuesto en este capítulo resulta el esquema presentado en la figura 10. En él se ilustran las variables que intervienen en el modelo, la forma en que se relacionan entre sí y las entradas y salidas de información. La figura 11 muestra la secuencia de cálculos del programa elaborado para hacer las simulaciones del modelo.

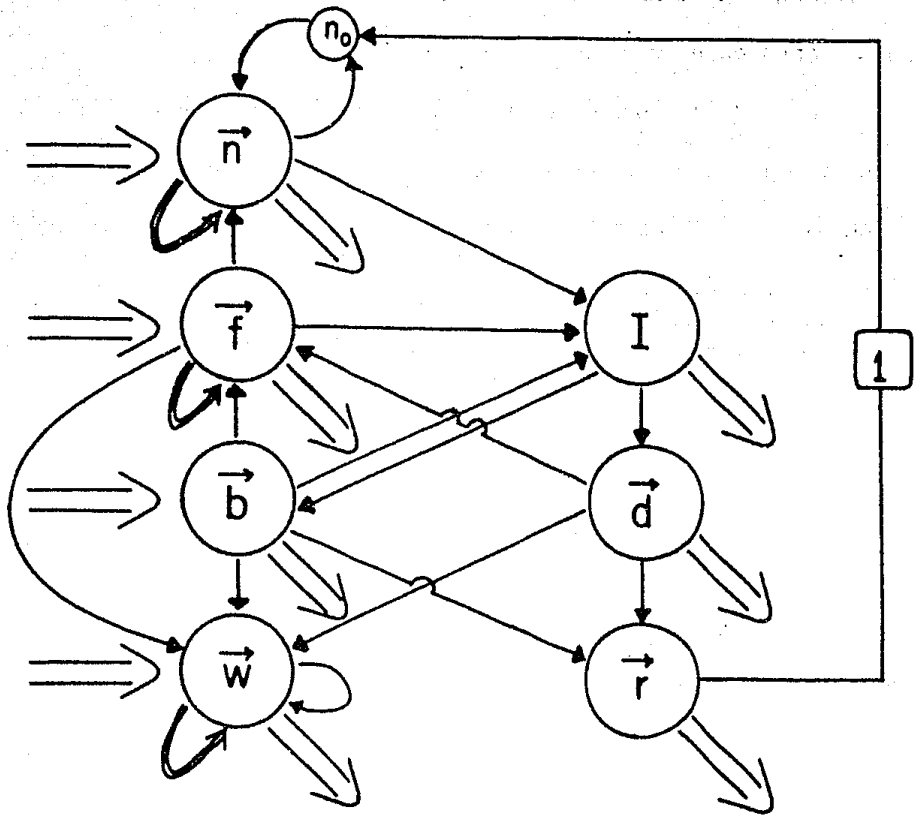


FIGURA 10.

Diagrama que muestra las relaciones (\rightarrow) entre las variables del modelo y las entradas y salidas de información (\Rightarrow). Las flechas pequeñas sobre las variables indican que se trata de vectores compuestos por 'm+1' elementos ('m+1' edades). Las variables que carecen de esta flecha son escalares. Las flechas dobles delgadas (\Rightarrow) indican que ha transcurrido una unidad de tiempo y los elementos de los vectores tienen que recorrerse un lugar en la secuencia del vector.

- n = densidad
- n_0 = "banco de plántulas"
- f = follaje promedio por individuo
- w = biomasa (volumen del tronco) promedio por individuo
- b = tasa de natalidad foliar
- d = tasa de mortalidad foliar
- I = interferencia
- r = número promedio de semillas producidas por individuo
- l = retraso en una unidad de tiempo

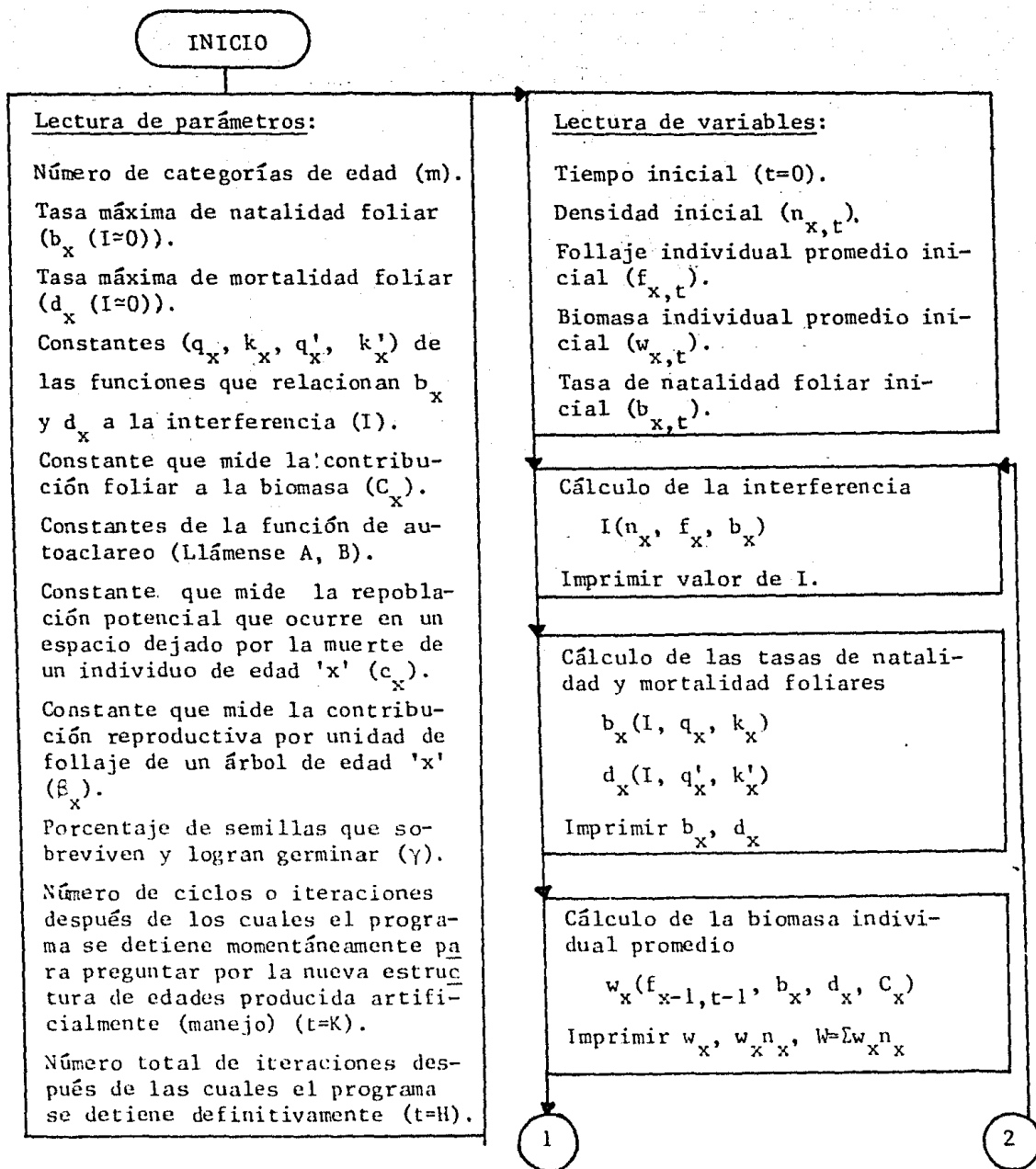


FIGURA 11.

Secuencia de cálculos del programa de simulación del modelo.

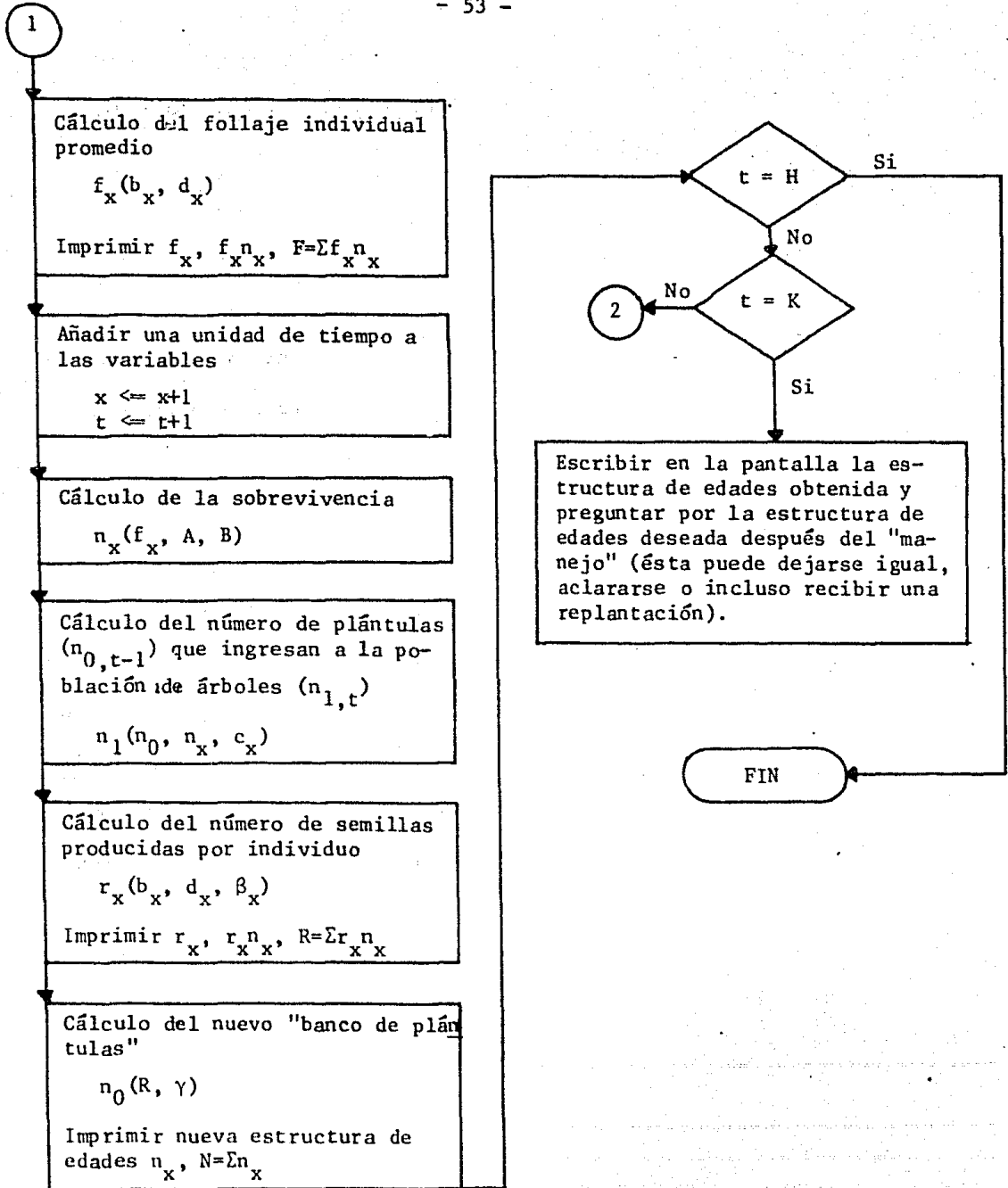


FIGURA 11
(continuación).

ESTUDIO DE UN BOSQUE DE PINO EN EL CONTEXTO DEL MODELO.

1.- Descripción de la zona de estudio.

Los datos utilizados para la simulación del modelo forman parte de los resultados que sobre el proyecto de Ecología de Poblaciones de Pinus hartwegii Lindl. vienen obteniéndose desde fines de 1974 en la Estación Experimental Forestal Zoquiapan perteneciente al Departamento de Bosques de la Universidad Autónoma Chapingo.

La Estación se encuentra ubicada al Sur de Río Frío, sobre la carretera México-Puebla, en los límites de ambos Estados y dentro del área comprendida por el Parque Nacional Zoquiapan y la Unidad Industrial de Explotación Forestal de San Rafael (Fig. 12).

Los datos climáticos (promedio de 20 años) de la Estación Meteorológica de Río Frío (Fig. 13) corresponden, según García (1973), al clima menos húmedo de los climas templados subhúmedos con lluvias en verano. Aún cuando la Estación de Zoquiapan cuenta con Estación Meteorológica, no se usaron esos datos por considerar que el tiempo que lleva funcionando (4 años) no es todo lo representativo que sería de desear por la relativa variabilidad ambiental de un año a otro.

La región es una zona montañosa de origen volcánico con pendientes que varían del 2 al 50%. Los suelos se clasifican como profundos (mayor de 90 cm) y de textura franco-arenosa. Son medianamente ácidos con un contenido alto de nitrógeno y bajo de fósforo; ricos en calcio, magnesio y potasio (Anaya-Lang, 1962).

La vegetación en la zona de estudio está formada por un bosque uni-

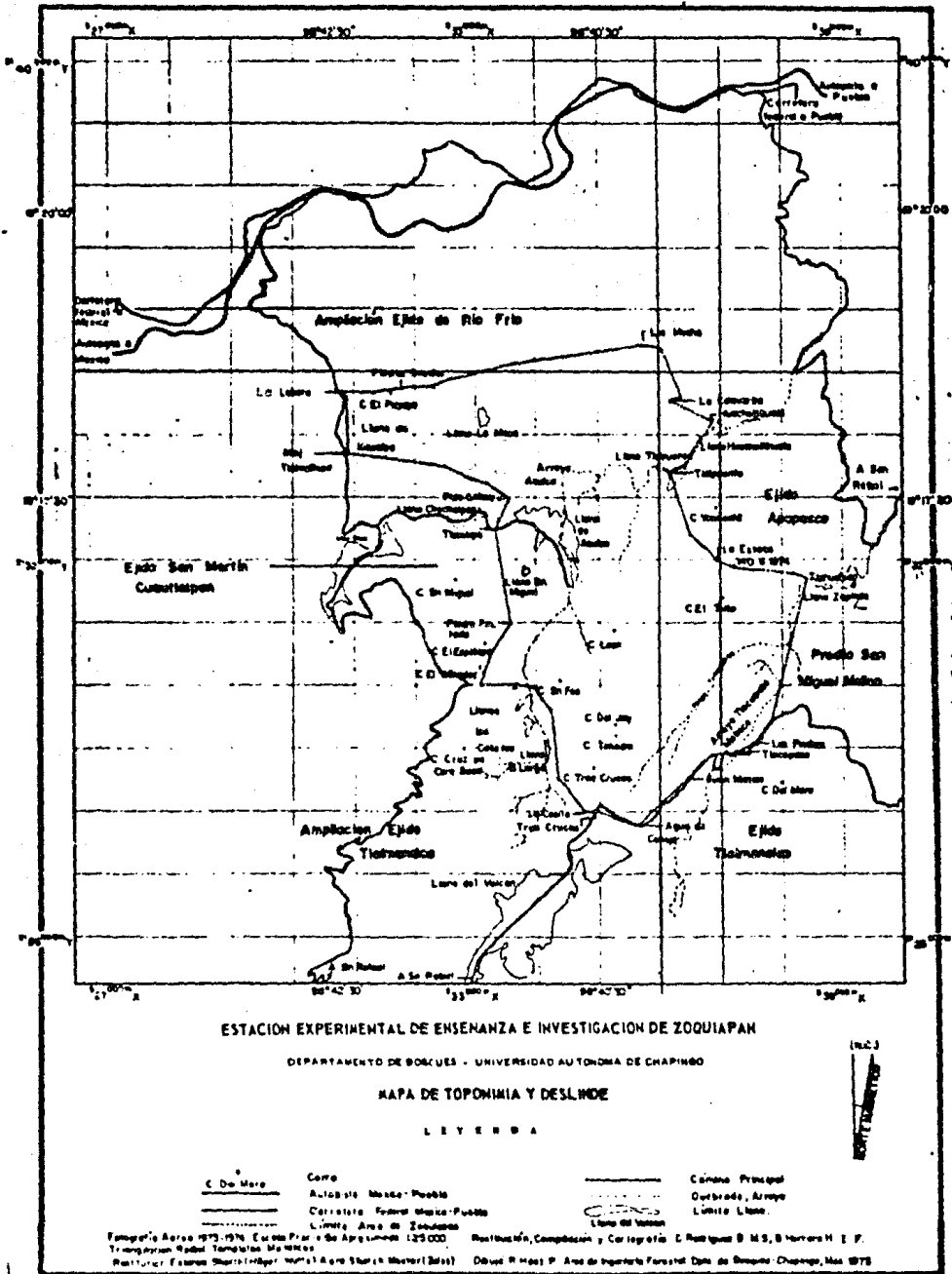


FIGURA 12.

Mapa de localización de la Estación de Enseñanza e Investigación de Zoquiapan.

Tomado de Herrera y Rodríguez (1975).

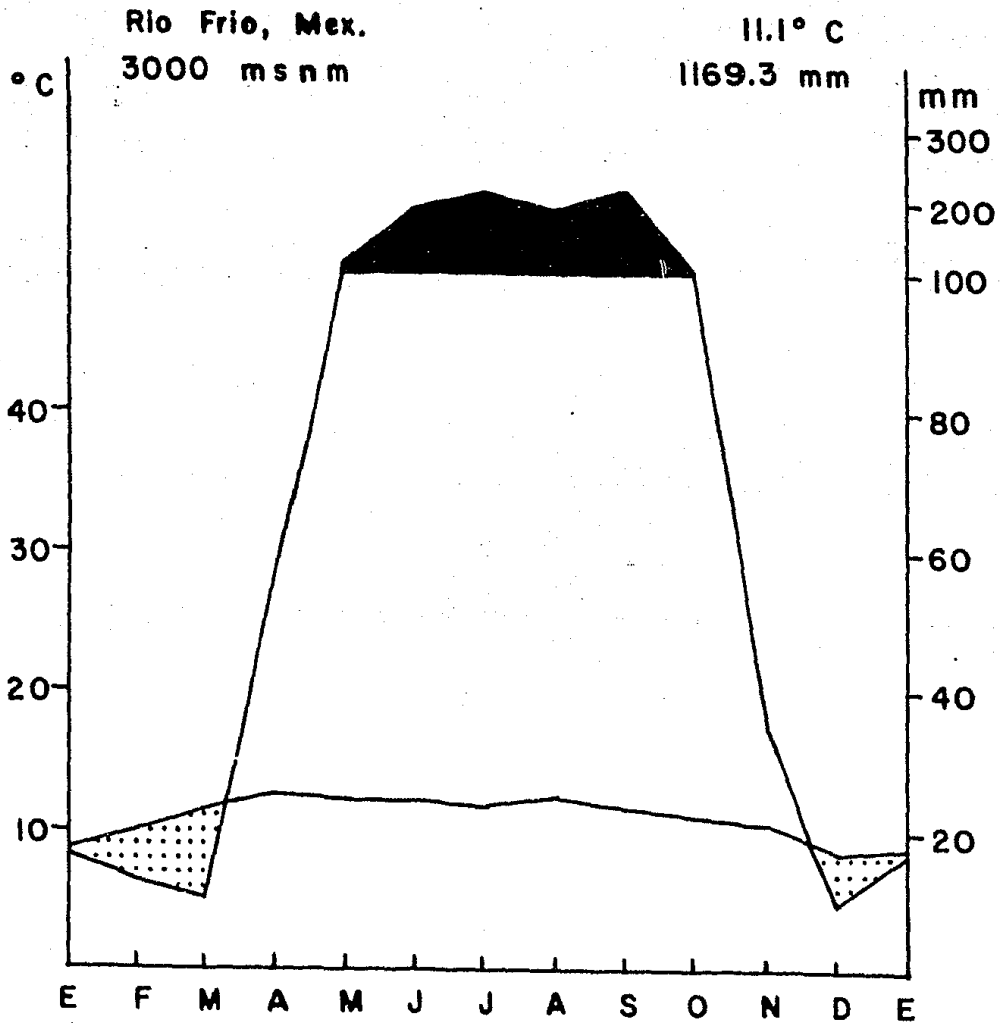


FIGURA 13.

Climograma Ombrotérmico de la Estación meteorológica de Río Frio, Estado de México (promedio de 20 años).

Datos obtenidos de García (1973).

específico de Pinus hartwegii en el estrato arbóreo y un sotobosque compuesto fundamentalmente y según la intensidad del pastoreo por gramíneas como Festuca hephaestophila, Muhlenbergia quadridentata y M. macroura y latifoliadas como Alchemilla procumbens, Achillea millefolium, Lupinus montanus, Penstemon gentianoides, Potentilla hematochrus, P. ranunculoides, Rumex acetosella, etc. (Obieta, 1977).

Existen además en la Estación otros tipos de comunidades vegetales entre los que destacan bosque de abetos (Abies religiosa), bosque de escuamifolios (Cupressus lindleyi), pinares de composición variada (Pinus montezumae, P. ayacahuite, P. leiophylla, P. pseudostrobus), encinares (Quercus crassipes, Q. rugosa, Q. laurina) y otras asociaciones producto generalmente de perturbación (Alnus firmifolia), aunque es común la ecotonía.

2.- Descripción de los sitios permanentes de estudio y metodología seguida en el campo.

Dentro del área de la Estación se han establecido 4 sitios permanentes de observación del comportamiento demográfico y del crecimiento de los individuos de P. hartwegii presentes. Estos han sido denominados como sitios 1, 2, 3 y 4 y abarcan una hectárea de extensión, el primero, y un cuarto de hectárea cada uno de los 3 últimos. Fueron escogidos con base en características de densidad de individuos de pino, cobertura total y características edáficas y topográficas como profundidad del suelo, inclinación del terreno y orientación.

El sitio 1, sobre una pendiente de entre 20 y 35°, se localiza en la ladera oriental del Cerro de San Francisco a 3500 msnm sobre suelos pro-

fundos (mayores de 90 cm).

Los sitios 2 y 3, cercanos al llano Tlalpuente, se encuentran sobre un terreno plano de suelos medianamente profundos, el primero, y sobre una loma rocosa con escasa formación de suelo, el segundo. La altitud en esta zona es de unos 3300 msnm.

El sitio 4, situado en la ladera Noroeste del Cerro Tenepa, con pendientes de alrededor de 25° y sobre suelos profundos, tiene una altitud de 3500 msnm.

Los sitios, excepto el 3 que fué distribuido de acuerdo a la forma del montículo sobre el que se encuentra, tienen 25 m de ancho y 400 m de largo, el primero, y 100 m el 2 y el 4. Los sitios 1 y 4 tienen el eje más largo orientado perpendicularmente a la pendiente.

Por último, el sitio 1 está cercado en dos cuartos de su extensión con objeto de evitar que el ganado, el cual se encuentra libremente en el parque, pastoree en esas zonas y estudiar los efectos del pastoreo en la estructura y composición de la cubierta herbácea y sobre la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de pino.

Para todos los sitios se ha elaborado un croquis a escala con la ubicación precisa de todos los individuos localizables fácilmente a simple vista (altura aproximada ≥ 10 cm). A todos ellos se les han tomado sus principales datos dasométricos (altura total (H), diámetro a 1.30 m sobre el nivel del suelo o diámetro normal (DN), radio de cobertura (R) y edad (x)). Estos valores fueron obtenidos haciendo uso de un relascope de Bitterlich, cinta diamétrica, cinta métrica y taladro de Pressler para los individuos con $DN > 15$ cm o conteo del número de verticilos para

aquellos con $DN < 15$ cm respectivamente. A los árboles que se les extrajo una muestra de anillos de crecimiento se les calculó la edad añadiendo al número de anillos de la muestra la cantidad de 10 años pues esto es lo que tardan en promedio en alcanzar la altura de 1.30 m.

La biomasa individual (volumen del tronco con corteza) fué calculado como (Rodríguez y Padilla, 1976):

$$w = \text{anti ln} (-9.53772751 + 1.96495683 \ln DN + 0.89055160 \ln H)$$

A todos estos individuos se les sigue su comportamiento demográfico (sobrevivencia y reproducción) y a una muestra de ellos su crecimiento en diámetro haciendo uso de cinturones diamétricos con resolución de 0.2 mm de incremento en perímetro a 1.35 m y microdendrómetros con resolución de 0.01 mm de incremento en radio a 1.25 m de altura.

Para el estudio de la sobrevivencia y crecimiento de plántulas se ha escogido al azar el 10% del área de cada uno de los sitios en donde se han localizado minuciosamente todos los individuos no distinguibles a simple vista ($H < 10$ cm).

3.- Manejo de los datos.

Las densidades de individuos visibles fueron 661, 4020, 1088 y 192 individuos/ha para los sitios 1, 2, 3 y 4 respectivamente. Las poblaciones de cada sitio fueron divididas en categorías de 10 años y, ya que los individuos de esta especie en contadas ocasiones llegan a superar los 130 años de edad, las poblaciones constan de 14 categorías de edad desde 0 hasta 130 años (0-10, 11-20, 21-30, ..., 121-130). El hecho de haber divi

dido a las poblaciones en estudio en categorías de 10 años se hizo tanto por la mayor facilidad de trabajar únicamente con 14 categorías en lugar de 131, como porque ello evita el tener que considerar forzosamente la variabilidad climática de un año a otro que determina diferencias en los comportamientos individuales y por lo tanto poblacionales. Teniendo categorías de 10 años se están considerando promedios sobre estos 10 años, lo cual tiende a homogeneizar la variación.

Las estructuras de edades, expresadas en porcentaje, se ilustran en las figuras 14, 15, 16 y 17. Puede verse que, después del sitio 2, el sitio 1 es el que presenta la estructura de edades más suavizada y cercana a una estructura de edades normal. Este tipo de bosque parece ser además el más abundante en el área de la Estación.

Por otro lado, el sitio 2, con una densidad realmente exorbitante, muestra señales claras de varios incendios. Ya que P. hartwegii tiene la capacidad de regeneración después de un incendio a nivel del suelo, es probable que muchos de estos "individuos" sean brotes ("ramets" en la terminología usada por Harper, 1977) provenientes de un solo árbol ("genet" según el mismo autor). Por este motivo no se han usado en el presente trabajo los datos de este sitio pero serán usados en el futuro, cuando se tengan mayores detalles sobre el comportamiento demográfico y productivo de estos individuos, para tratar de interpretar el efecto del fuego sobre estas características.

a) Obtención de los valores de densidad, follaje y biomasa de individuos creciendo en una población saturada.

Basándose en el hecho de que una gran cantidad de poblaciones vege-

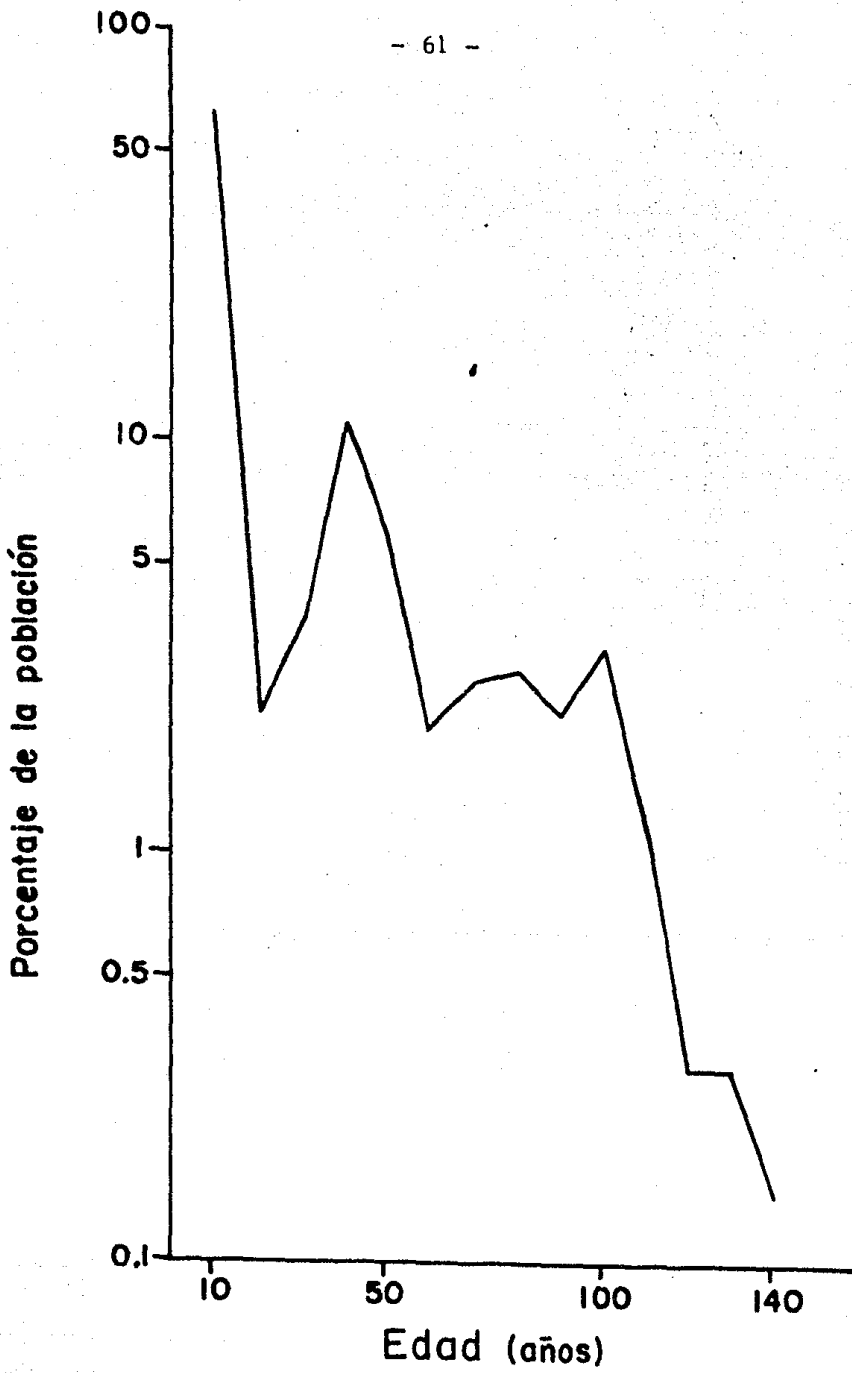


FIGURA 14.

Estructura de edades, en porcentaje, del sitio permanente de observación número 1.



FIGURA 15.
Estructura de edades, en porcentaje, del sitio permanente de observación número 2.

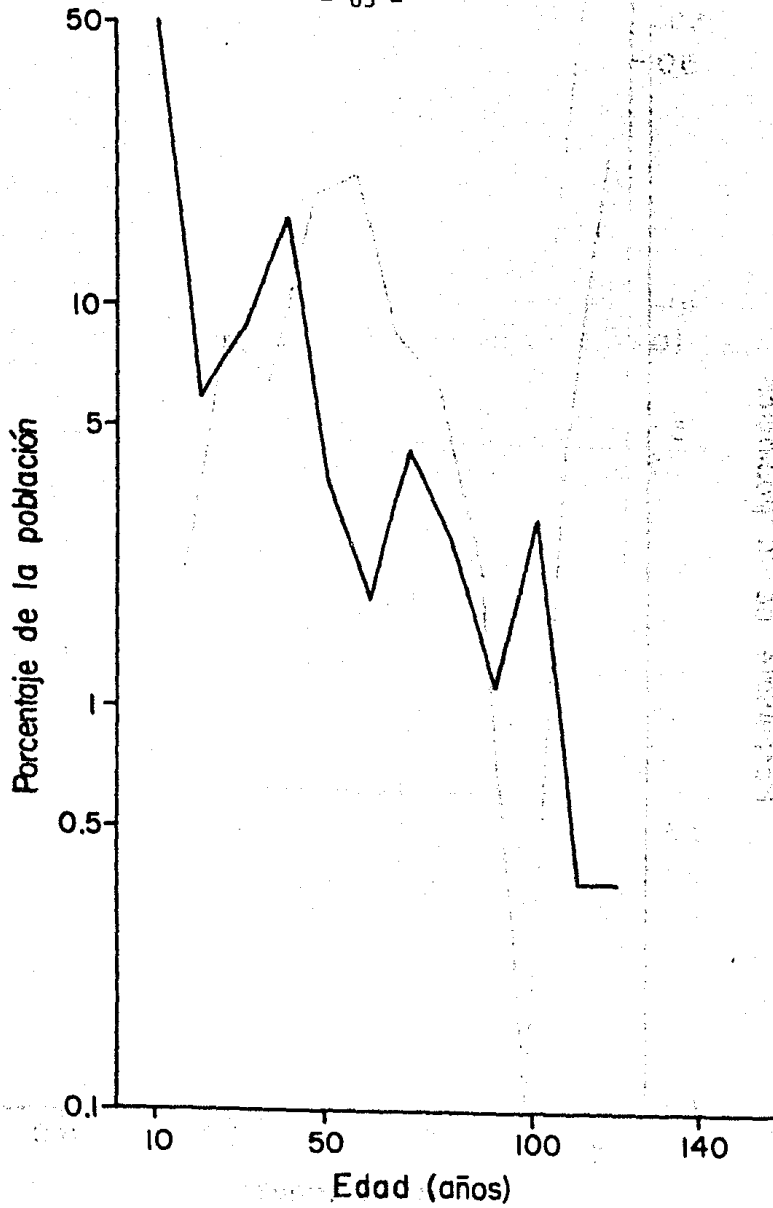


FIGURA 16.

Estructura de edades, en porcentaje, del sitio permanente de observación número 3.

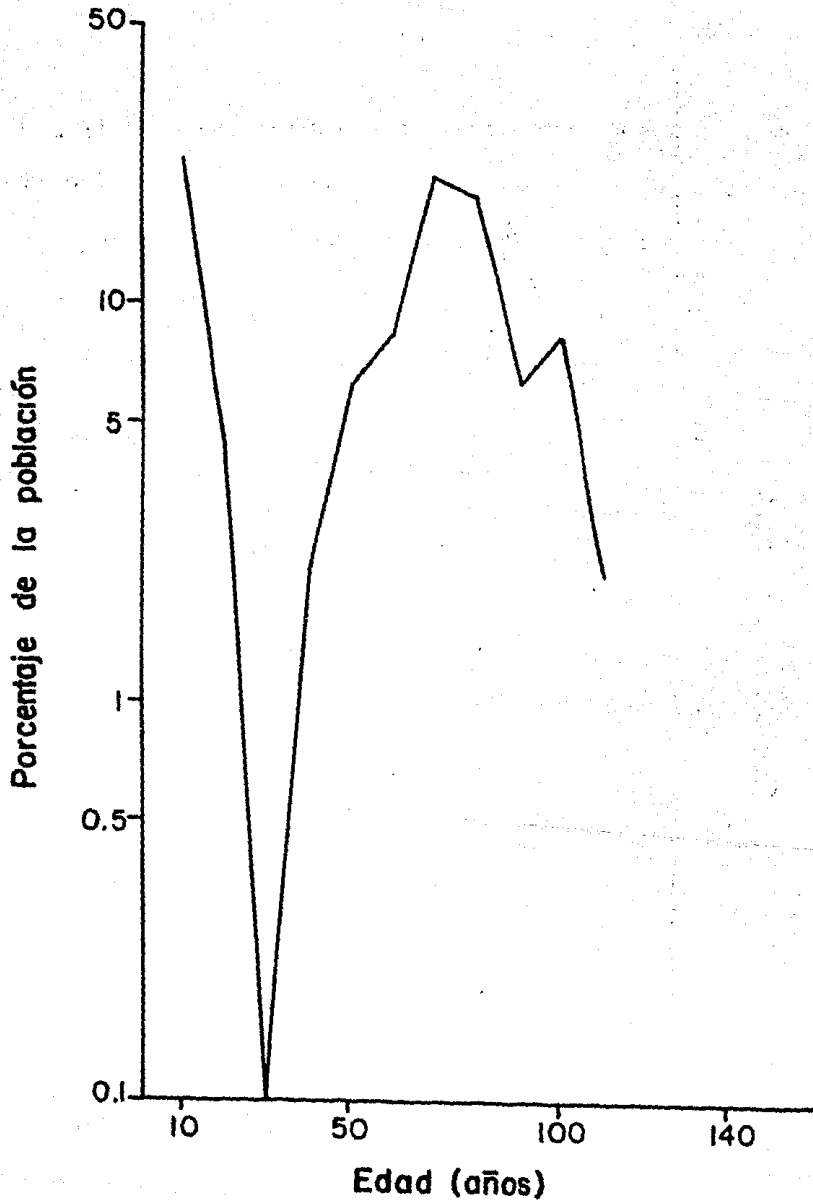


FIGURA 17.

Estructura de edades, en porcentaje, del sitio permanente de observación número 4.

tales tienen curvas de sobrevivencia de tipo exponencial (v.g. Hett y Loucks, 1976) se obtuvo el ajuste a una función de este tipo para los árboles del sitio 1 que, como ya se mencionó, parece ser el más representativo del bosque en estudio. Esta relación resultó ser (Fig. 18):

$$n_x = 82.434 e^{-0.0236 x} \quad p < 0.01$$

Acto seguido, se obtuvieron las curvas de follaje (área de la copa) y biomasa (volumen del tronco) individual promedio con respecto a la edad. La primera de ellas se obtuvo como el área de un cono circular recto con los datos de radio y altura de la copa contra edad:

$$f_x = \pi R_x s_x$$

donde

f = follaje como área lateral de un cono circular recto

$\pi = 3.141592\dots$

R = radio de la copa

s = lado o altura inclinada de la copa obtenida como la hipotenusa de un triángulo rectángulo con catetos:

a = altura de la copa

R = radio de la copa

y por lo tanto:

$$f_x = \pi R_x^2 \sqrt{a_x^2 + R_x^2}$$

Para ello, se consideró que la altura o longitud de la copa ('a') seguía la tendencia presentada por Garzón y Flores (1976) (Fig. 19) y los datos de radio de la copa contra edad fueron ajustados a una curva logística con máximo crecimiento igual a 5.5 m (Fig. 20). La relación obtenida fue:

$$R_{I \max} = \frac{5.5}{1 + 21.048 e^{-0.045 x}} \quad p < 0.001$$

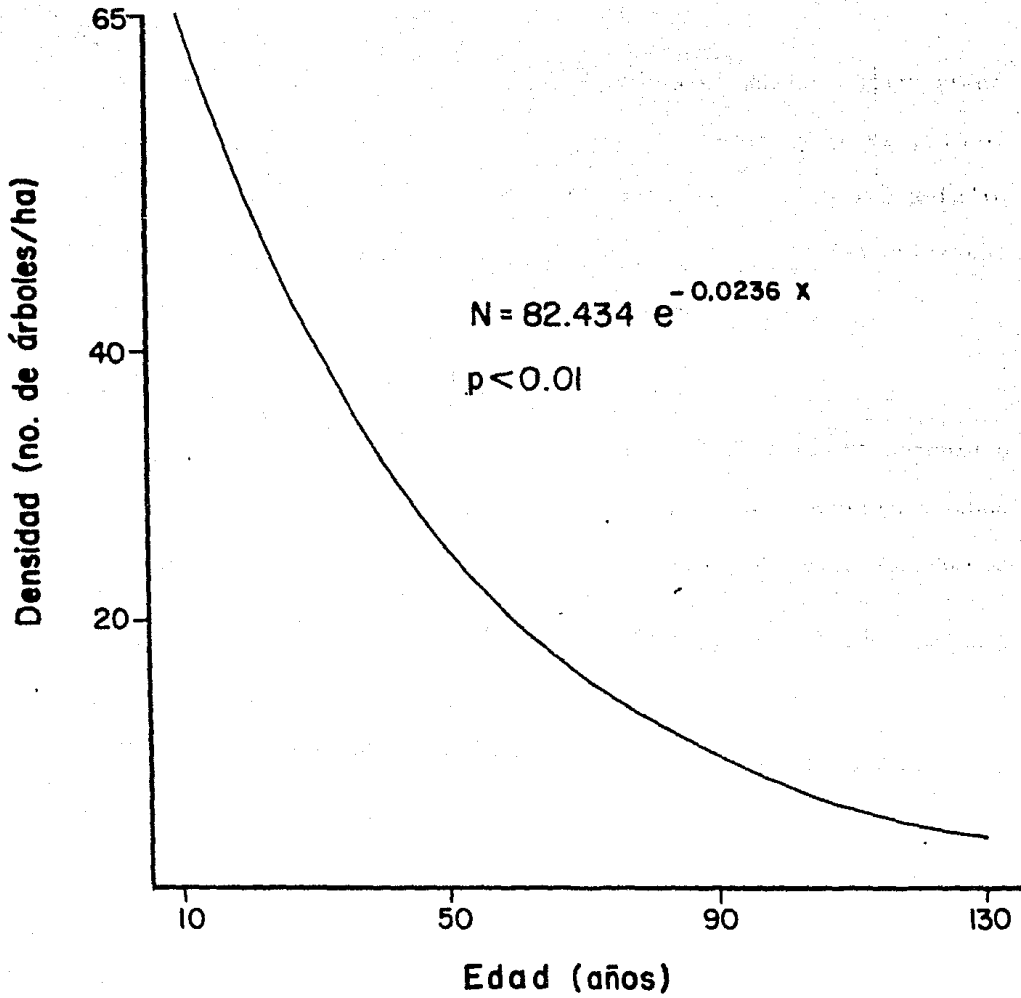


FIGURA 18.

Ajuste exponencial de la estructura de edades de los árboles del sitio permanente de observación número 1. Las categorías de edad son de 10 años cada una y por lo tanto la estructura debe tomarse como discontinua.

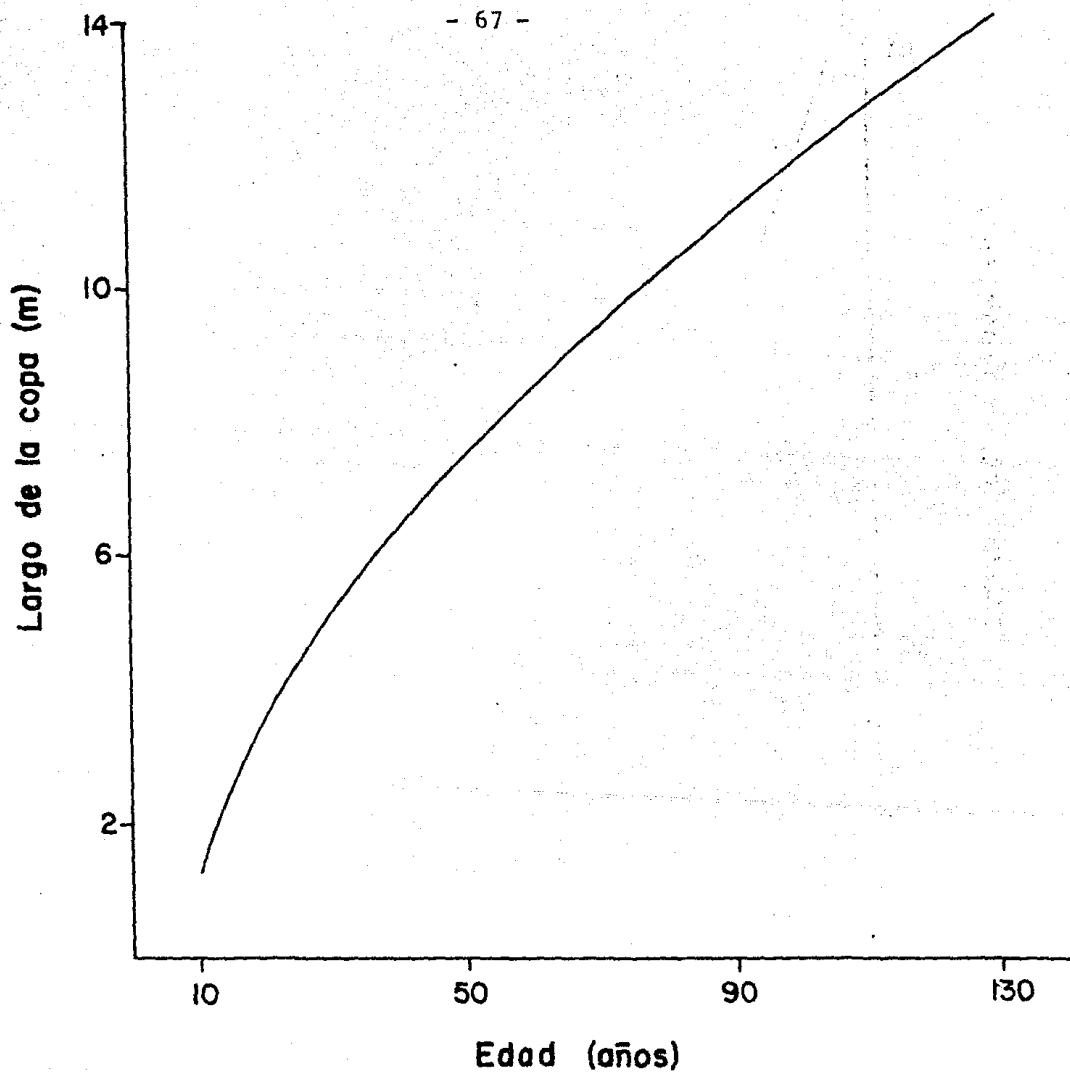


FIGURA 19.

Relación entre la altura de la copa y la edad para Pinus hartwegii en Zoquiapan.

Tomado de Garzón y Flores (1976).

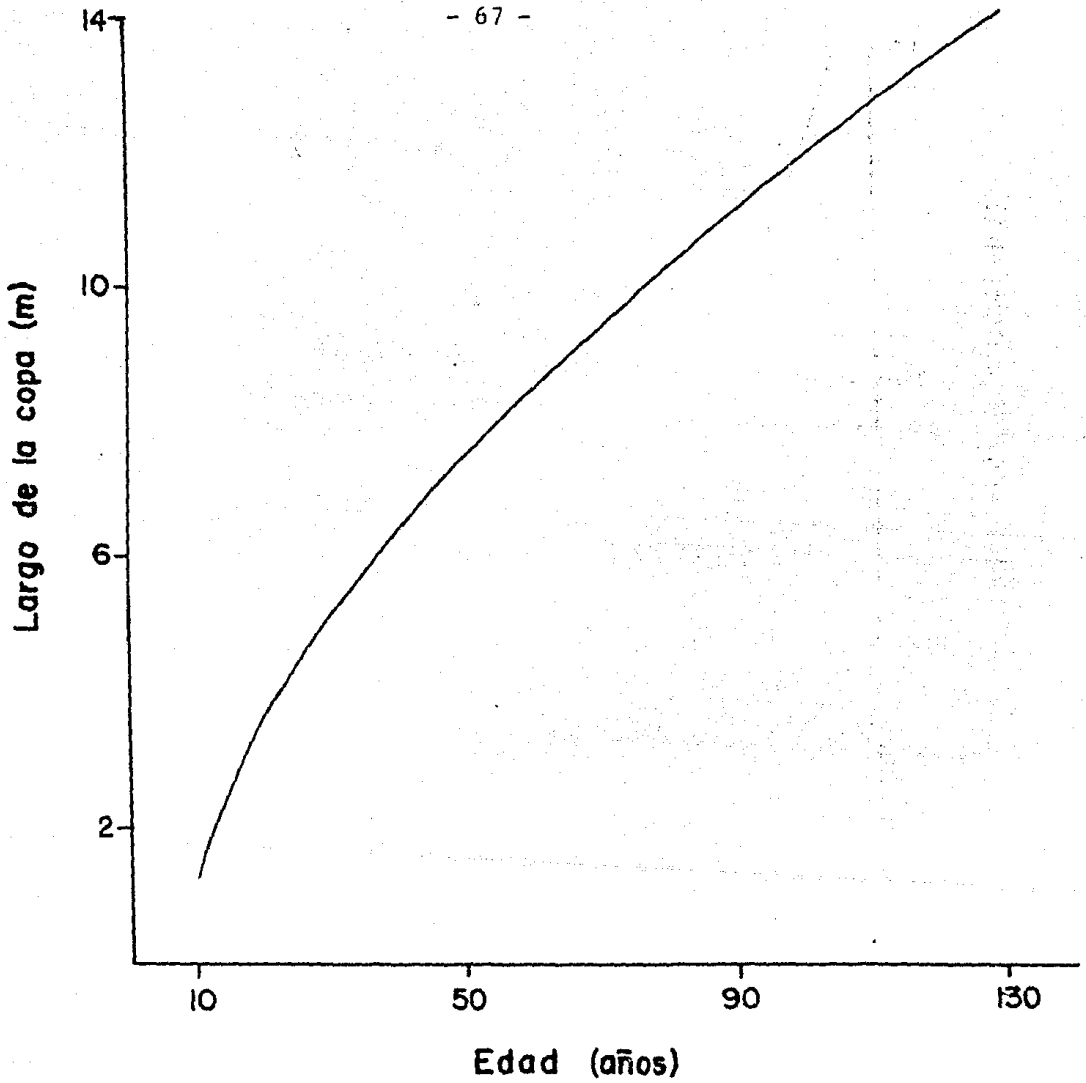


FIGURA 19.

Relación entre la altura de la copa y la edad para Pinus hartwegii en Zoquiapan.

Tomado de Garzón y Flores (1976).

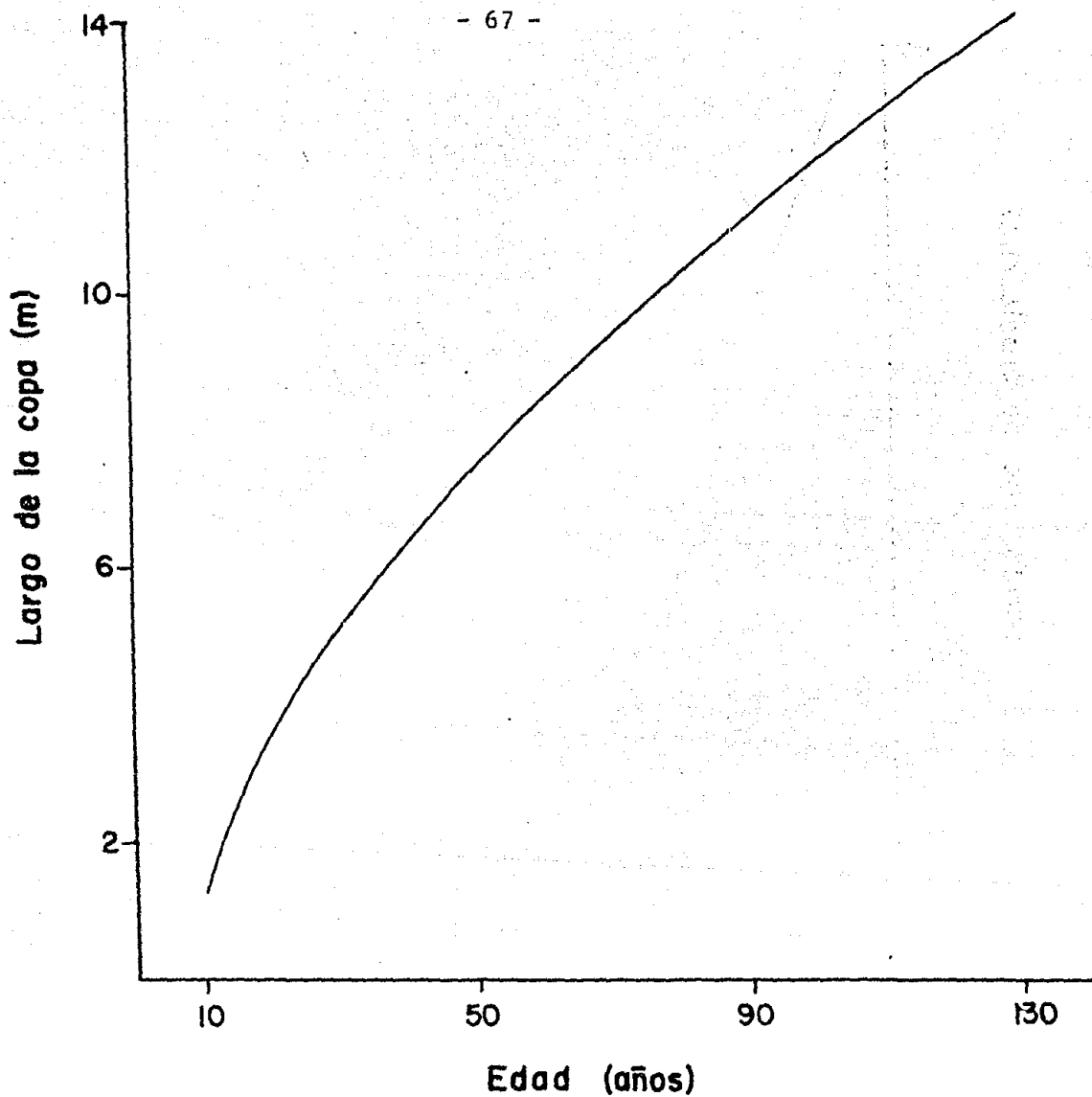


FIGURA 19.

Relación entre la altura de la copa y la edad para Pinus hartwegii en Zoquiapan.

Tomado de Garzón y Flores (1976).

Una vez obtenidas estas dos tendencias (altura y radio de la copa), se calcularon a partir de ellas los valores de follaje contra edad utilizando la fórmula anterior. Estos datos de follaje fueron considerados representativos de árboles sujetos a máxima interferencia por haber sido obtenidos con los promedios de los árboles del sitio 1.

Los datos de biomasa individual promedio contra edad en una población sujeta a autoaclareo fueron calculados a partir de los datos de Garzón y Flores (1976) y la tendencia se encuentra graficada en la figura 21. Esta tendencia se ajusta casi perfectamente a una curva potencial:

$$w_x = 0.0348 x^{2.4246} \quad p < 0.0001$$

Una vez obtenidos los datos de densidad ($n = \text{ind./ha}$), follaje ($f = \text{m}^2/\text{ind}$) y biomasa ($w = \text{dm}^3/\text{ind}$) para interferencia máxima (población sujeta a autoaclareo) se utilizaron los datos de follaje y densidad para calcular la relación entre estas dos variables. La gráfica $\log f$ vs. $\log n$ sigue la función:

$$\log f_x = 3.629 - 1.582 \log n_x \quad p < 0.01$$

o bien:

$$n_x \approx \frac{5000}{f_x^{2/3}}$$

El hecho de haber tomado 'f' y no 'w' para encontrar la función de aclareo se debe a que se consideró al follaje como un mejor evaluador de la dinámica poblacional tanto desde el punto de vista productivo como demográfico. Ello se basa en el hecho de que una parte considerable de la

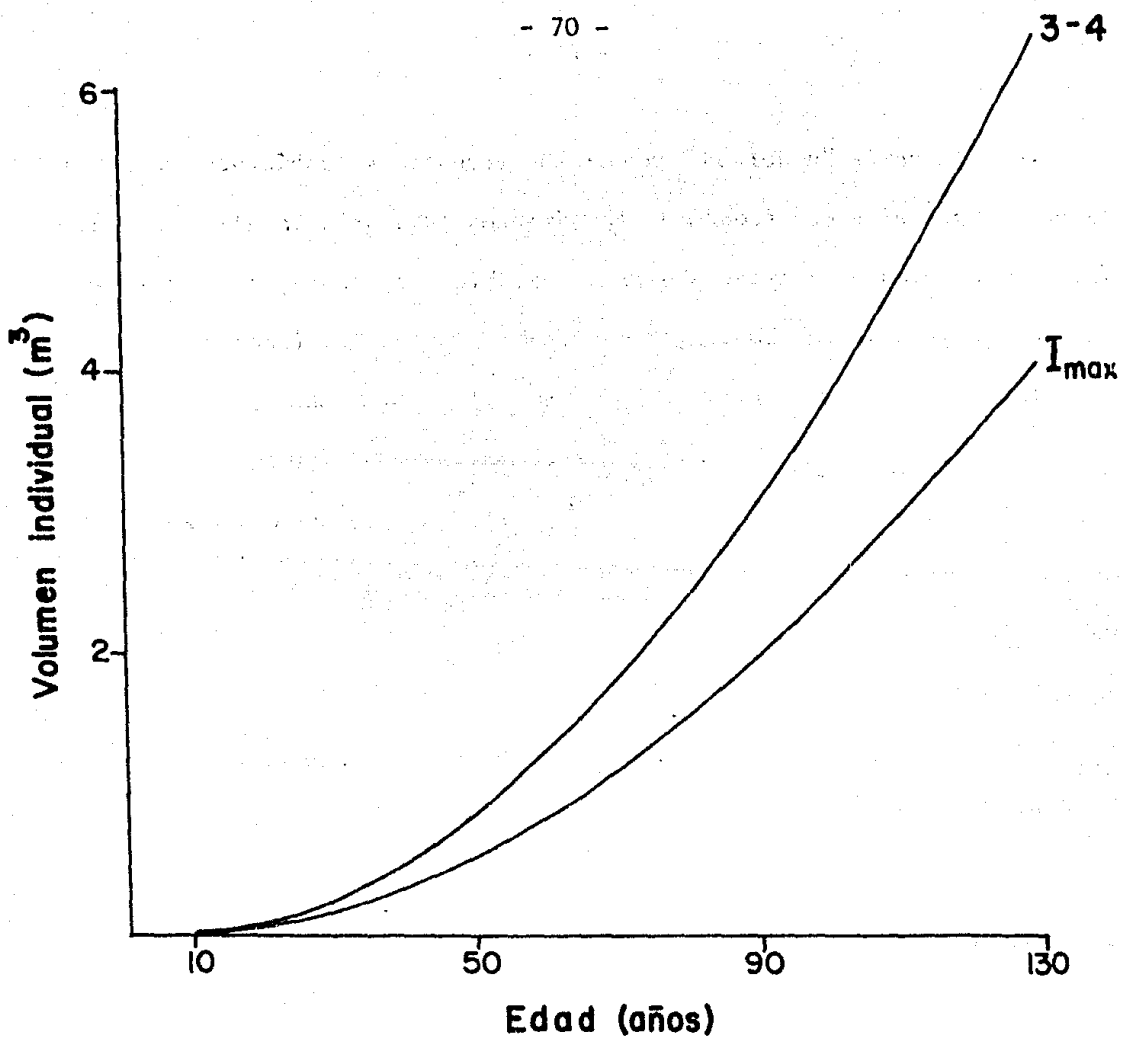


FIGURA 21.

Curvas de crecimiento en volumen del tronco para individuos sujetos a máxima interferencia (población sujeta a autoaclareo) y para los individuos más voluminosos de los sitios 3 y 4. La primera fue calculada a partir de los datos de Garzón y Flores (1976).

estimación de la "densidad" en sentido forestal se había venido haciendo con variables del tronco de los árboles (DN, Area Basal) y solo recientemente han comenzado a usarse variables que reflejen más fielmente el vigor de los individuos que componen la población (Krajicek et al, 1961; Opie, 1968; Curtin, 1970; Curtis, 1970; Hutchinson, 1976).

Es interesante el hecho de que la pendiente encontrada sea tan cercana al valor de -1.5, aunque bien podría tratarse de una mera coincidencia por lo que su validación bajo las suposiciones hechas anteriormente debe hacerse en el futuro próximo.

b) Obtención de los valores de follaje y biomasa de individuos aislados.

Los valores de máximo crecimiento en follaje bajo condiciones de interferencia mínima fueron obtenidos por regresión de los puntos señalados en la figura 20.

Para estos individuos se eligió un límite en su radio de cobertura igual a 6.0 m (por los dos árboles con mayor radio) queriendo significar con ello un mayor espacio disponible para su crecimiento. Otra razón es que esta suposición dá un punto de origen muy similar para ambas curvas. Se tomaron los mismos datos que en el caso de interferencia máxima para los valores de altura de la copa (Fig. 19). Esto querría decir que los árboles responden a la ausencia de vecinos extendiendo sus copas lateralmente, mas no verticalmente, o al menos este cambio sería imperceptible o de poca monta. La relación que se obtuvo fué:

$$R_{T0} = \frac{6.0}{1 + 30.389 e^{-0.062 x}} \quad p < 0.001$$

Los árboles más vigorosos (es decir, aquellos cuyos volúmenes se

sitúan por arriba de la curva de biomasa a interferencia máxima) del sitio 4 y los árboles con $DN \geq 40$ cm del sitio 3, y que son los más vigorosos, fueron utilizados para obtener la función de crecimiento de los individuos en condiciones de baja interferencia. La regresión para estos puntos fué forzada a pasar por el valor de biomasa inicial, a la edad de 10 años, de 8.5 dm^3 . Esto se hizo moviendo primeramente el origen del sistema de coordenadas a este punto, ajustando por el método descrito por Zar (1974, pags. 214-215), y la función potencial obtenida:

$$w_x = x^{1.8295} \quad p < 0.01$$

"regresada" hacia el punto inicial de la curva de crecimiento (Fig.21):

$$w_{x+10} = 8.5 + x^{1.8295}$$

Los valores obtenidos de densidad, follaje y biomasa individual promedio por edad bajo interferencia máxima y mínima se muestran en la tabla I.

Los valores de las tasas de natalidad y mortalidad foliares bajo estas situaciones se calcularon despejando simplemente de las ecuaciones (5) y (6) (pag. 33):

$$p_x = \ln \frac{f_{x+1}}{f_x}$$
$$b_x C_x = \frac{(w_{x+1} - w_x) p_x}{(e^{p_x} - 1) f_x}$$

y tomando $C_x = 1$ para toda x :

$$d_x = b_x - p_x$$

TABLA I.

Valores de follaje y biomasa individual promedio bajo condiciones de interferencias máxima y mínima.

x Edad (años)	I = 10,000			I = 0	
	N Densidad (ind/ha)	F Follaje (m ²)	W Biomasa (dm ³)	F Follaje (m ²)	W Biomasa (dm ³)
10	223	1.5	8.5	1.5	8.5
20	84	6.5	43.0	7.0	76.0
30	50	14.0	139.5	17.0	248.5
40	34	25.5	302.5	35.0	512.5
50	24	42.0	523.5	63.0	861.5
60	18	63.5	797.0	100.0	1291.5
70	15	90.0	1123.0	140.0	1799.5
80	12	120.0	1503.0	178.0	2383.0
90	10	150.5	1923.0	210.0	3040.0
100	9	179.0	2394.0	235.0	3769.0
110	8	204.0	2904.0	255.0	4569.0
120	8	226.0	3459.0	271.5	5437.0
130	7	244.5	4042.5	285.5	6373.0
* 140	-	261	4646.0	299.0	7378.5

* Se incluye esta edad pues los valores esperados de F y W son necesarios para hacer los cálculos de las tasas de natalidad y mortalidad foliares.

Los resultados se reúnen en la tabla II.

La unión de los puntos extremos $b_x (I \approx 0)$ y $b_x (I \approx 10,000)$, y $d_x (I \approx 0)$ y $d_x (I \approx 10,000)$ se hizo utilizando las curvas de "sobrevivencia sigmoideal":

$$b = b_{I_0} (1 - (1 - e^{-kI})^q)$$

$$d = d_{I_0} (1 - (1 - e^{-k'I})^{q'})$$

Esto se hizo por las siguientes razones:

En primer lugar, como puede observarse en la tabla II, excepto para la edad 60 años, tanto 'b' como 'd' son menores a una mayor interferencia; es decir, los árboles no solamente producen follaje más lentamente cuando 'I' es alta, sino que éste tiende a durar más tiempo en la copa. Por ello es necesario una función decreciente.

En segundo lugar, esta función no puede extenderse indefinidamente hacia ninguno de los dos extremos. En el superior debe estar limitada por los máximos valores de 'b' y 'd' alcanzables cuando $I \approx 0$, y en el inferior, ya que no puede haber tasas de natalidad y mortalidad foliares negativas, debe haber una especie de asintotización en algún valor de 'b' y 'd'.

Y en tercer lugar, a valores pequeños de interferencia ésta casi no debe mostrar su efecto pues los individuos estarán tan espaciados entre sí por la baja densidad que prácticamente no haría diferencia en un rango de valores de interferencia bajos.

Una función que cumple con estas tres características es la "curva de sobrevivencia sigmoideal" cuya forma general se muestra en la figura

TABLA II.

Valores de las tasas de natalidad (b) y mortalidad (d) foliares por edad para interferencias máxima y mínima asumiendo que $C_x=1$ para toda x.

x Edad	I \approx 10,000		I \approx 0	
	b	d	b	d
10	10.1180	8.6517	18.9060	17.3664
20	9.8718	9.1045	15.3060	14.4187
30	8.4991	7.8995	10.5915	9.8694
40	6.6834	6.1844	7.3263	6.7385
50	5.2584	4.8450	5.3697	4.9077
60	4.2905	3.9417	4.2731	3.9366
70	3.6439	3.3562	3.6875	3.4474
80	3.1186	2.8921	3.3943	3.2290
90	2.8661	2.6927	3.2798	3.1673
100	2.6670	2.5363	3.2671	3.1854
110	2.5837	2.4813	3.2983	3.2356
120	2.4818	2.4029	3.3633	3.3130
130	2.2376	2.1723	3.6646	3.6184

Los valores de b y d están representados como:

$$\text{follaje} \cdot \text{follaje}^{-1} \cdot 10 \text{ años}^{-1}$$

22. Aunque existen otras funciones que tienen esta misma forma, se escogió ésta por motivos de simplicidad pues solamente tiene dos parámetros que pueden estimarse fácilmente por medio de una función exponencial cuando los valores de interferencia son altos. Esto es, que para calcular las constantes podemos ver que, si 'q' (ó q') fuera un entero, la expansión binomial de la ecuación dá como resultado:

Sabiendo que:

$$y = (u + v)^n$$

$$y = u^n + nu^{n-1}v + \frac{n(n-1)}{2!} u^{n-2}v^2 + \frac{n(n-1)(n-2)}{3!} u^{n-3}v^3 + \dots$$

entonces:

$$\begin{aligned} \frac{b}{b_{I_0}} &= 1 - (1 - e^{-kI})^q \\ &= 1 - \{1^q + q1^{q-1}(-e^{-kI}) + \frac{q(q-1)}{2!} 1^{q-2}(-e^{-kI})^2 + \frac{q(q-1)(q-2)}{3!} 1^{q-3}(-e^{-kI})^3 + \dots\} \\ &= 1 - \{1 - qe^{-kI} + \frac{q(q-1)}{2!} e^{-2kI} - \frac{q(q-1)(q-2)}{3!} e^{-3kI} + \dots\} \\ &= 1 - 1 + qe^{-kI} - \frac{q(q-1)}{2!} e^{-2kI} + \frac{q(q-1)(q-2)}{3!} e^{-3kI} - \dots \\ &= qe^{-kI} - \frac{q(q-1)}{2!} e^{-2kI} + \frac{q(q-1)(q-2)}{3!} e^{-3kI} - \dots \end{aligned}$$

Cuando 'I' es grande, los términos segundo, tercero, etc. son pequeños en comparación con el término qe^{-kI} y éste puede usarse solo como una aproximación. O sea que:

$$b \approx b_{I_0} q e^{-kI}$$

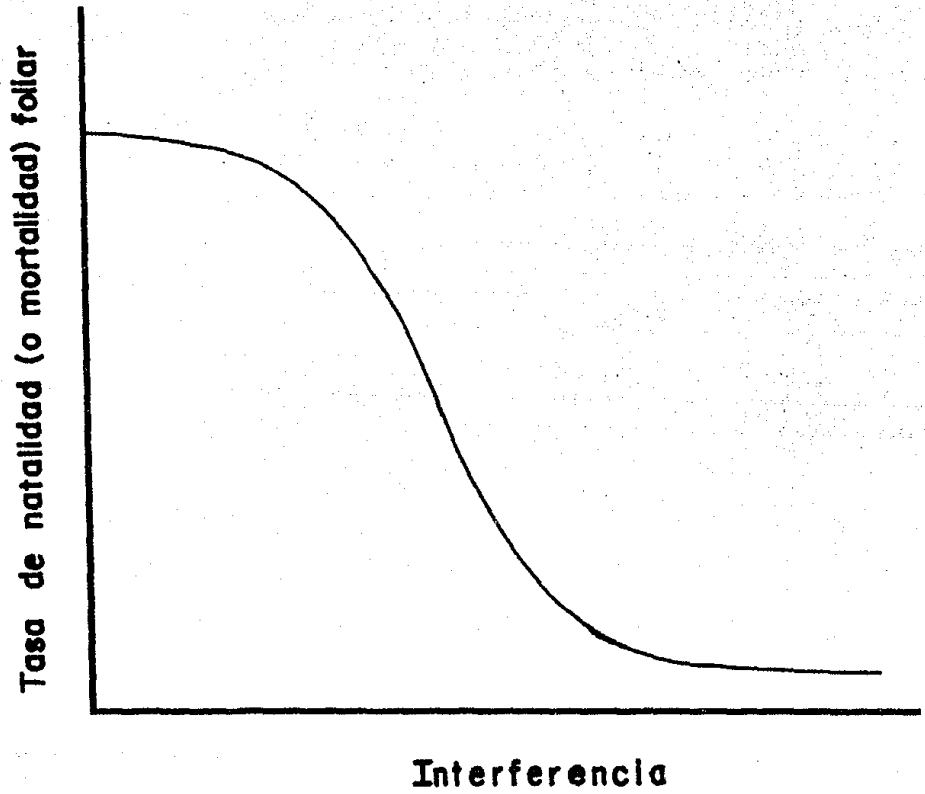


FIGURA 22.

Forma general de la curva de "sobrevivencia sigmoideal".

y aplicando logaritmos:

$$\ln b \approx \ln b_{I_0} + \ln q - kI$$

la cual puede ajustarse a una recta con ordenada al origen igual a:

$$\ln b_{I_0} + \ln q$$

y con pendiente igual a 'k'.

El mismo procedimiento se seguiría para la función que relaciona a 'd' con 'I'.

Como solamente habría 2 puntos en las gráficas 'b' (ó 'd') contra 'I', el procedimiento para encontrar los valores aproximados de 'k' y 'q' para cada una de las edades fue suponer que a los valores de interferencia:

$$I = 1/2 (I_{\max})$$

$$\text{ó } I = 3/4 (I_{\max})$$

los árboles aún conservaban las tasas de natalidad y mortalidad foliares máximas, es decir, aquellas que tendrían a interferencia mínima ($I=0$). Los ajustes bajo una y otra suposición dan los valores que se muestran en la tabla III.

La tasa de producción de semillas (β) se fijó en 1000 para todas las edades. Esto se hizo por la razón de que, como se verá adelante, este valor rinde resultados en la producción de semillas por individuo muy similares a los encontrados en la realidad, no solamente para Pinus hartwegii, sino también para otras especies de pinos (véase por ejemplo: Allen y Trousdell, 1961; Larson y Schubert, 1970).

TABLA III.

Valores de los parámetros de las funciones que relacionan las tasas de natalidad y mortalidad foliares a la interferencia.

x	$b = b_{I_0} (1 - (1 - e^{-kI})^q)$				$d = d_{I_0} (1 - (1 - e^{-k'I})^{q'})$			
	Puntos utilizados en la regresión		Puntos utilizados en la regresión		Puntos utilizados en la regresión		Puntos utilizados en la regresión	
	$(b_{I_0}, 1/2 I_{max})$	$(b_{I_0}, 3/4 I_{max})$	$(b_{I_0}, 3/4 I_{max})$	$(b_{I_0}, 3/4 I_{max})$	$(d_{I_0}, 1/2 I_{max})$	$(d_{I_0}, 3/4 I_{max})$	$(d_{I_0}, 3/4 I_{max})$	$(d_{I_0}, 3/4 I_{max})$
	$(b_{I_{max}}, I_{max})$	$(b_{I_{max}}, I_{max})$	$(b_{I_{max}}, I_{max})$		$(d_{I_{max}}, I_{max})$	$(d_{I_{max}}, I_{max})$	$(d_{I_{max}}, I_{max})$	$(d_{I_{max}}, I_{max})$
	k	q	k	q	k'	q'	k'	q'
10	0.0312502	1.8685	0.0325005	6.5231	0.0313935	2.0072	0.0327870	8.0870
20	0.048770	1.5504	0.0317540	3.7267	0.049196	1.5838	0.0318393	3.9727
30	0.044403	1.2463	0.048806	1.9357	0.044453	1.2494	0.048906	1.9502
40	0.041838	1.0963	0.043676	1.3174	0.041716	1.0896	0.043431	1.2935
50	0.040418	1.0211	0.040837	1.0648	0.040258	1.0130	0.040515	1.0394
60	0.000000	1.0000	0.000000	1.0000	0.000000	1.0000	0.000000	1.0000
70	0.040237	1.0119	0.040475	1.0363	0.040537	1.0272	0.041074	1.0839
80	0.041694	1.0884	0.043387	1.2892	0.042203	1.1164	0.044406	1.3916
90	0.042696	1.1443	0.045392	1.4984	0.043246	1.1762	0.046491	1.6272
100	0.044059	1.2250	0.048119	1.8384	0.044558	1.2560	0.049116	1.9812
110	0.044885	1.2767	0.049770	2.0807	0.045308	1.3040	0.0310616	2.2171
120	0.046082	1.3554	0.0312163	2.4899	0.046423	1.3787	0.0312847	2.6209
130	0.049866	1.6377	0.0319733	4.3927	0.0310207	1.6658	0.0320413	4.6227

Los valores de b_{I_0} y d_{I_0} pueden verse en las dos últimas columnas de la Tabla II.

La fracción del total de semillas producidas por la población que logran germinar (γ) y así pasan a formar parte del "banco de plántulas" fué tomada como 5 en 10,000 ó 0.0005 por las mismas razones anteriores.

Por último, las constantes que miden el número de posibles reclutamientos (c_x) cuando un individuo de edad 'x' muere fueron obtenidas calculando el área de cobertura promedio de los individuos de cada edad. El número de veces que la cobertura de un árbol de edad 10 años cabría en la cobertura de un individuo de edad 'x' multiplicado por 0.7 sería igual a ' c_x ' o el número de posibles reclutamientos de individuos de 10 años en caso de que muriera un individuo de edad 'x'. Es decir:

$$c_x = 0.7 \frac{(\pi R^2)_x}{(\pi R^2)_{10}}$$

La razón de multiplicar el número de veces que cabría la copa de un individuo de 10 años en el espacio dejado por la copa de un individuo de edad 'x' por 0.7 es que aquellos no ocupan en un 100% el área total disponible o área nominal de cobertura (Assmann, 1970) sino que ésta fluctúa, según el patrón de distribución de las plántulas, entre 0.785 y 0.906 (Assmann, 1970). Conservadoramente se ha tomado este valor como 0.7.

Una vez calculados los valores de las variables y los parámetros que definen su comportamiento, ellos son proporcionados a la computadora con objeto de predecir el destino de la población a corto y mediano plazo. También es factible modificar estos valores y de esta forma predecir las consecuencias que estos cambios tendrían en la población. Al-

gunas de estas modificaciones y sus predicciones correspondientes se mencionarán adelante.

Las simulaciones fueron hechas en la computadora Burroughs B6700 del Centro de Servicios de Cómputo de la U.N.A.M. El programa fue escrito en lenguaje ALGOL.

4.- Resultados de las simulaciones y discusión.

a) Aproximación de los parámetros.

El modelo tiende a un equilibrio determinado por la curva de aclareo y los valores de los parámetros que relacionan las tasas de natalidad y mortalidad foliares a la interferencia.

Con objeto de aproximar los valores de los parámetros que existirían en el bosque de Zoquiapan se procedió a probar algunas combinaciones de los parámetros de la tabla III. Los resultados, una vez alcanzado el equilibrio, se muestran en la figura 23.

Como puede observarse, tanto para los valores de los parámetros obtenidos con los puntos de 'b' y 'd' máximas ($I \approx 0$) a $1/2$ y $3/4 I_{\max}$ como para las combinaciones de 'k' ($1/2 I_{\max}$), 'q' ($3/4 I_{\max}$), y 'k' ($3/4 I_{\max}$), 'q' ($1/2 I_{\max}$) (casos I-IV, Fig. 23), se obtienen valores de densidad superiores a los que cabría esperar a interferencia máxima según los datos proporcionados inicialmente (caso DI). Algo similar ocurre cuando no existe un comportamiento homogéneo entre todas las categorías de edad (caso VI).

Por otro lado, cuando se usan los valores de los parámetros obtenidos para 'b' bajo una regresión diferente que para 'd' (casos VII y VIII)

FIGURA 23.

Valores de las variables en equilibrio para diferentes valores (combinaciones) de los parámetros de la Tabla III.

DI) Datos iniciales de las variables N, F y W (Tabla I).

I) k's y q's obtenidas con las regresiones b y d ($1/2 I_{\max}$; I_{\max})

II) k's y q's obtenidas con b y d ($3/4 I_{\max}$; I_{\max})

III) k's obtenidas con b y d ($3/4 I_{\max}$; I_{\max})
q's obtenidas con b y d ($1/2 I_{\max}$; I_{\max})

IV) k's obtenidas con b y d ($1/2 I_{\max}$; I_{\max})
q's obtenidas con b y d ($3/4 I_{\max}$; I_{\max})

V) Igual que IV pero $k_{b,10}$ y $k_{d,10}$ multiplicadas por 10^{-1}

VI) k's obtenidas con b y d ($1/2 I_{\max}$; I_{\max})
q's (x: 10-60) de b y d ($1/2 I_{\max}$; I_{\max})
q's (x: 70-130) de b y d ($3/4 I_{\max}$; I_{\max})

VII) k's y q's de b ($1/2 I_{\max}$; I_{\max})
k's y q's de d ($3/4 I_{\max}$; I_{\max})

VIII) k's y q's de b ($3/4 I_{\max}$; I_{\max})
k's y q's de d ($1/2 I_{\max}$; I_{\max})

En todas las gráficas de simulaciones que siguen las variables corresponden a:

N = número de individuos de edad igual o mayor de 20 años por hectárea.

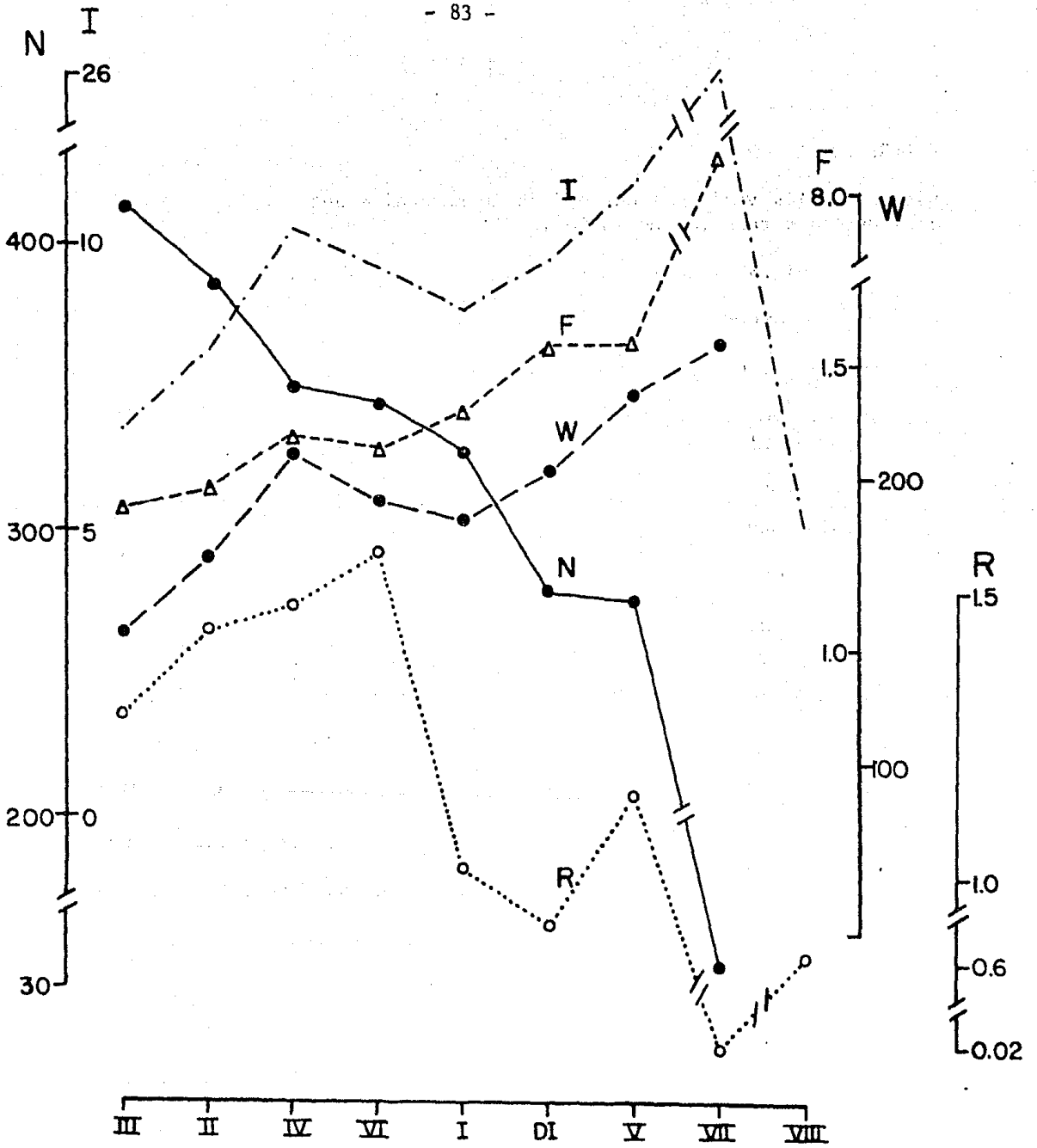
I = medida de la interferencia multiplicada por 10^{-3} .

F = follaje total por hectárea (m^2/ha) multiplicado por 10^{-4} para hacerlo equivalente al índice de área foliar.

W = volumen total de madera por hectárea (m^3/ha).

R = número total de semillas producidas por hectárea multiplicado por 10^{-6} .

T = tiempo transcurrido (años).



Condiciones de los parámetros

los resultados son evidentemente absurdos pues o bien se producen individuos con tamaños enormes y por lo tanto la densidad es bajísima (menor que un individuo por hectárea en muchas categorías de edad) o bien se llegan a obtener resultados de densidad negativa no previstos por el programa por lo que el proceso de simulación es interrumpido.

El único resultado congruente que se obtuvo fue aquel en el cual las 'q' ("ordenada al origen" según la aproximación exponencial a la curva de "sobrevivencia sigmoideal") tienen valores altos (obtenidas con las regresiones 'b' y 'd' máximas hasta $3/4 I_{\max}$) mientras que las 'k' ("pendientes" según la aproximación exponencial) son pequeñas (obtenidas con las regresiones 'b' y 'd' máximas hasta $1/2 I_{\max}$) pero además las 'k' de la primera categoría de edad son hechas un orden de magnitud más pequeñas (caso V). En cierta medida, este resultado habla de la importancia que para su desarrollo futuro tiene el desarrollo temprano de las "plántulas" o árboles más pequeños. Puesto que estos parámetros son una medida de la competencia intraespecífica, valores grandes de ellos implican mayor competencia por recursos, los cuales, en las etapas tempranas del desarrollo de los árboles, son determinantes fundamentales del éxito que éstos puedan tener posteriormente.

Al mismo tiempo, estos parámetros son una medida indirecta de la fertilidad o calidad del lugar en que los árboles crecen, pues como ya Sukatschew había observado (Sukatschew, 1928, citado en Harper, 1967a) los sitios más ricos para el crecimiento de los árboles soportan una menor densidad de individuos más vigorosos y el autoaclareo (competencia) es mayor en ellos. La "ley de $-3/2$ " sigue cumpliéndose sobre la misma lí

TABLA IV.

Valores de las variables en equilibrio obtenidos en la simulación con los parámetros del Caso V (Fig. 23).

x	n	f	w	r
0	571	0	0	0
10	571	1.5	8.5	0
20	80	7.0	76.0	0
30	50	14.5	205.5	1634
40	33	26.5	381.5	2019
50	24	43.5	605.0	2612
60	18	63.5	878.5	2971
70	15	89.0	1201.5	3190
80	12	122.0	1578.5	4968
90	10	149.0	1989.0	7509
100	9	170.0	2443.0	11559
110	9	185.5	2933.0	16051
120	8	197.5	3461.0	22143
130	8	206.5	4024.0	29740

Compárense estos resultados con los de la Tabla I a interferencia máxima.

nea pero en una porción más alta de ella.

El resultado obtenido con los parámetros bajo los valores del caso V no solamente es similar globalmente, sobre todo en los totales de 'N' y 'F', a los datos iniciales, sino que rinde estructuras de edades, follajes y biomásas muy parecidos (Tabla IV; compárese con los datos de la Tabla I).

b) Algunas posibles prácticas de manejo.

Una vez definidos los parámetros y la estructura de la población en equilibrio se procedió a simular, tomando el resultado del caso V como la situación inicial del bosque, algunas prácticas de manejo y sus consecuencias. Los resultados de estos tipos de manejo se muestran gráficamente de la figura 24 a la 30. La tabla V muestra un resumen de estos resultados y en ella pueden observarse los valores de equilibrio de las variables para cada uno de los "tratamientos experimentales".

Como es obvio, la máxima densidad se obtuvo con la simulación del "comportamiento normal" de la población, es decir, cuando ésta no está sujeta a manejo (caso V, Fig. 23) y la mortalidad es debida exclusivamente a autoaclareo. La densidad mínima se obtuvo, entre las simulaciones practicadas, cuando la extracción se realiza manteniendo a la población, en cada una de las categorías de edad, a la mitad de su densidad máxima (caso 2).

También, como era de esperarse, la interferencia es máxima a la máxima densidad y menor cuando la densidad disminuye, aunque esta relación muestra un efecto de amortiguación por el hecho de que los árboles, al crecer bajo un valor de interferencia pequeño, desarrollan tamaños mayo-

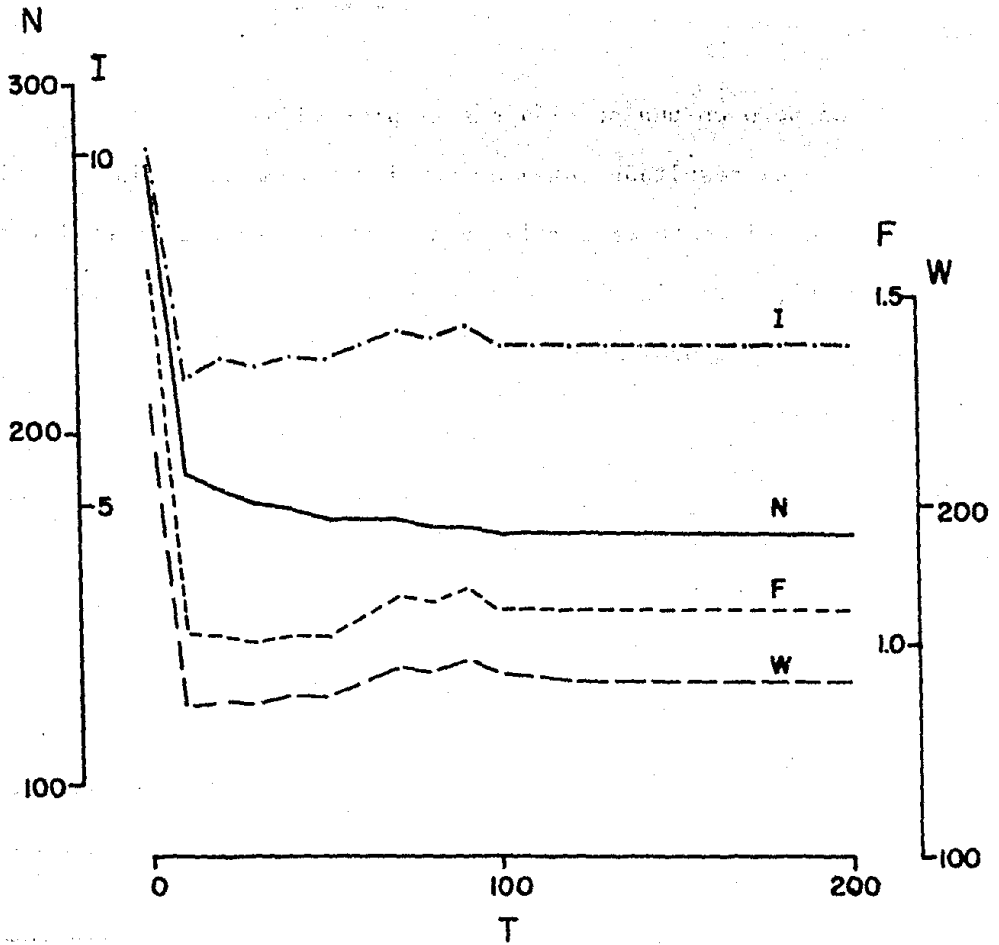


FIGURA 24 (Caso 1).

Extracción sostenida $n_x - n_{x+1}$ ($x: 10-110$) y n_{120} .

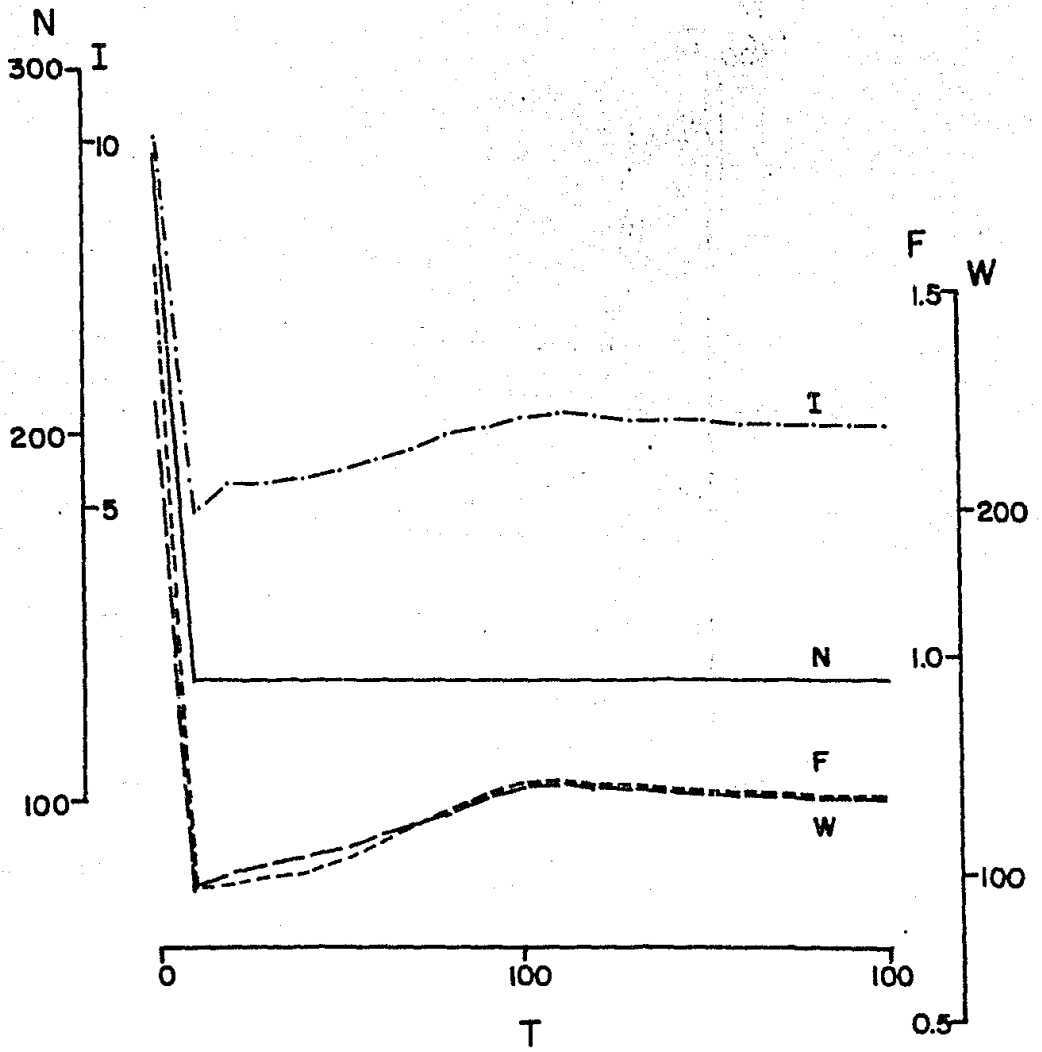


FIGURA 25 (Caso 2).

Extracción sostenida 50 % n_x (x: 10-120) y n_{130} .

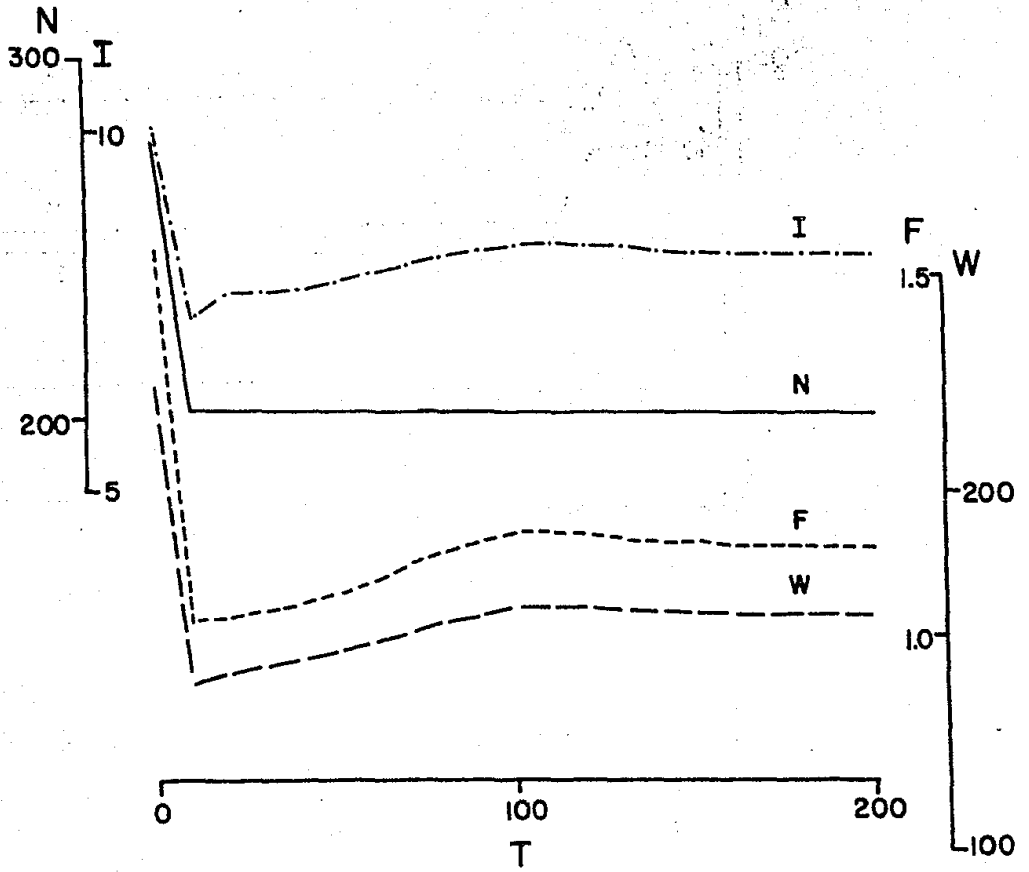


FIGURA 26 (Caso 3).

Extracción sostenida 25% n_x (x: 10-120) y n_{130} .

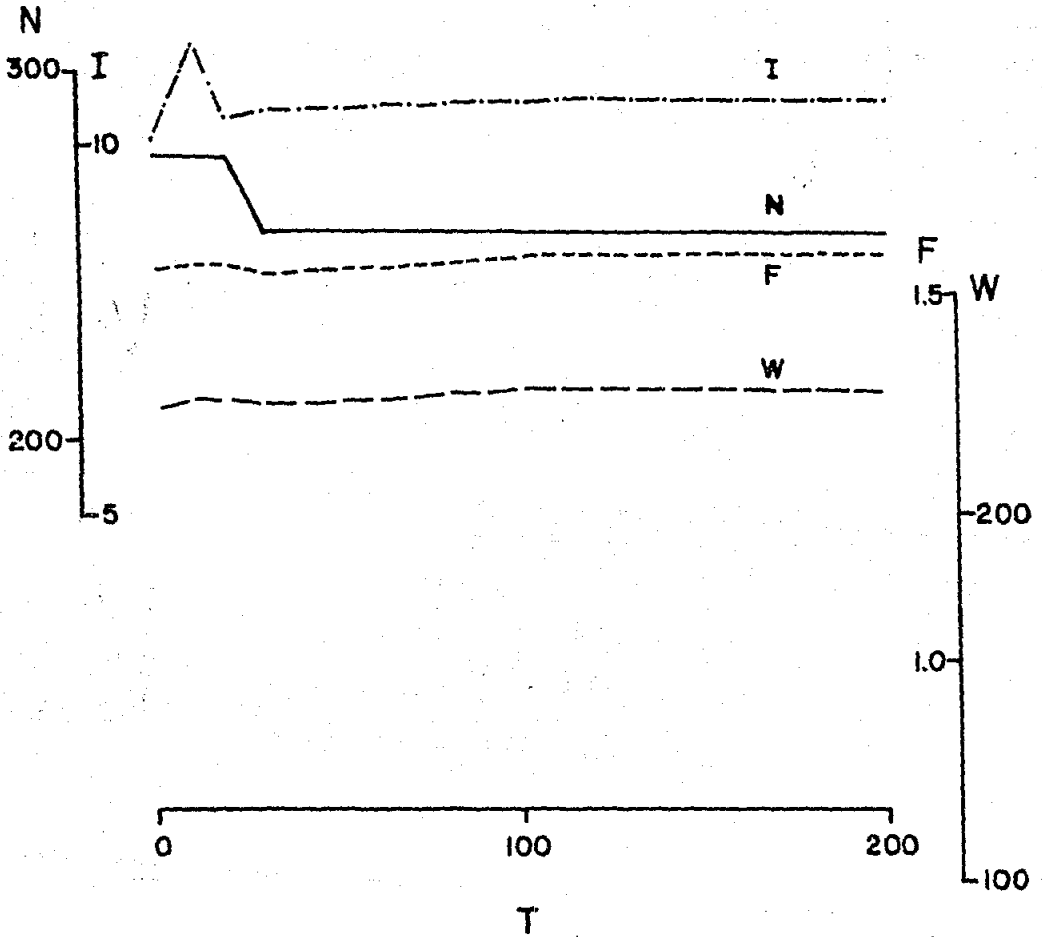


FIGURA 27 (Caso 4).

Pérdida sostenida del 90% de plántulas.

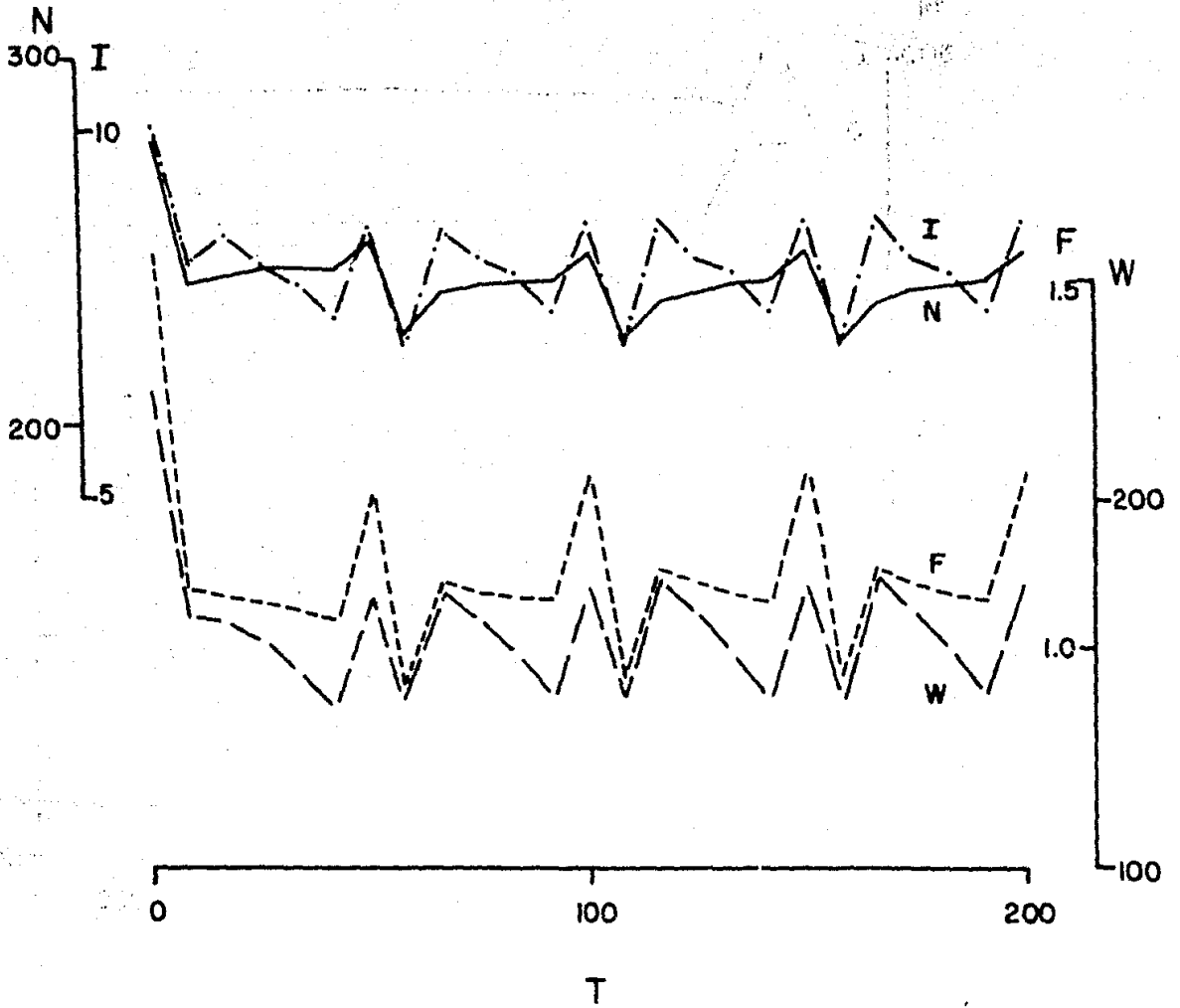


FIGURA 28 (Caso 5).

Extracción recurrente, cada 60 años, de los árboles de edades 70, 80 y 90 años.

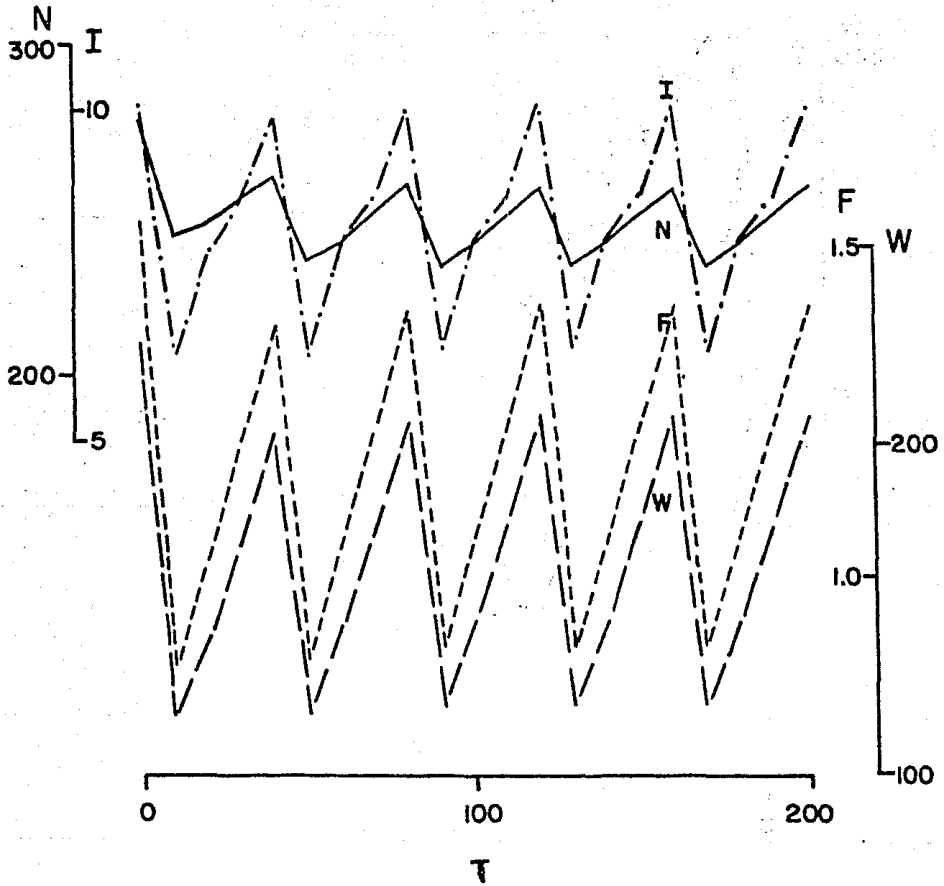


FIGURA 29 (Caso 6).

Extracción recurrente, cada 40 años, de los árboles de edades 100-130 años.

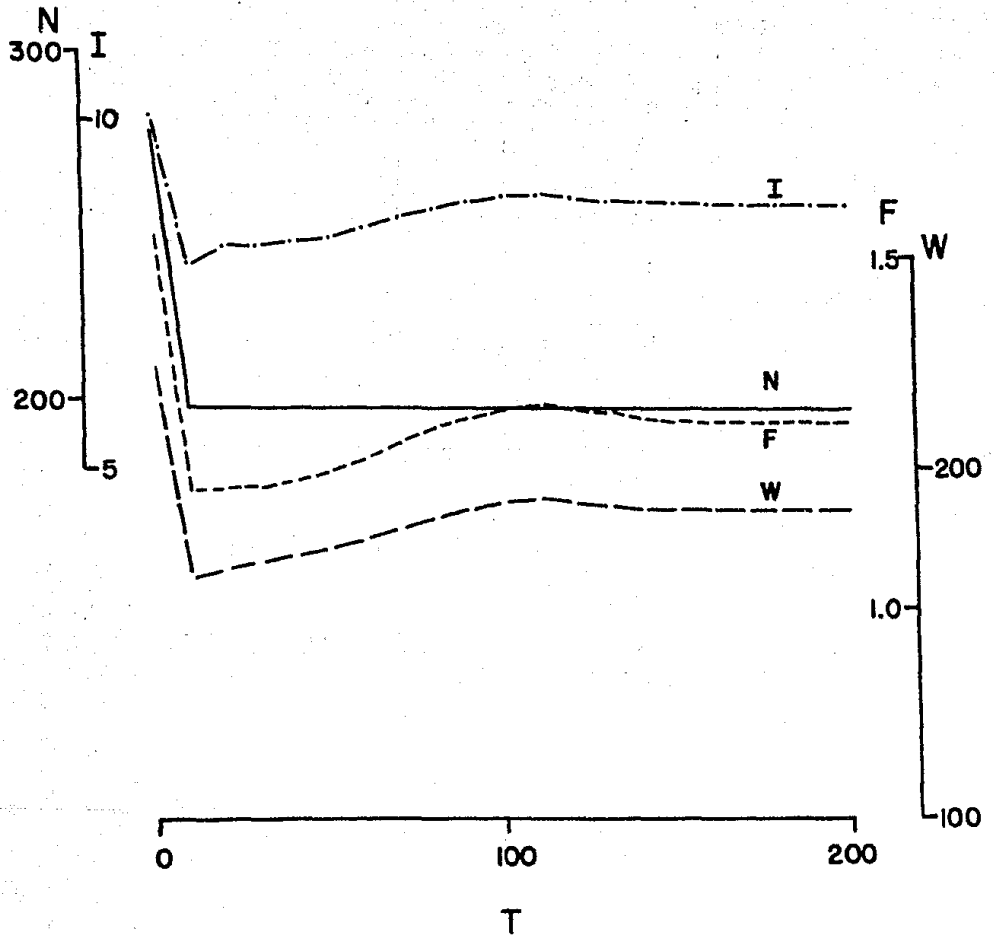


FIGURA 30 (Caso 7).

Combinación del 90% de pérdida del "banco de plántulas" y extracción $n_x - n_{x+1}$ (x: 10-130).

TABLA V.

Valores de equilibrio de las variables en las simulaciones de manejo.

Tipo de manejo (Casos)	N	I	F	W	R	P	θ
V	277	11.1	1.54	229	1.142	5.83	-
1	172	7.3	1.04	150	0.578	6.01	100
2	133	6.2	0.81	122	0.482	4.84	190
3	202	8.3	1.13	166	0.704	6.48	150
4	257	10.6	1.56	234	1.157	6.02	110
5	223	7.6	0.96	147	0.687	-	120
	248	8.8	1.24	179	0.854	-	
6	233	6.4	0.89	121	0.422	-	90
	257	10.1	1.41	208	0.884	-	
7	197	8.8	1.27	188	0.816	9.38	160

N, I, F, W, R : como definidos en la figura 23.

P = producción anual de madera ($m^3 ha^{-1} año^{-1}$).

θ = tiempo que la población tarda en alcanzar un equilibrio.

res incrementando de nueva cuenta el valor de interferencia.

Donde ya no hay una relación tan clara es entre las dos variables anteriores y el follaje, la biomasa en pie y el total de semillas producidas por hectárea. Así, el máximo "índice de área foliar" (ver explicación Fig. 23), la máxima biomasa en pie y la mayor producción de semillas se obtienen curiosamente cuando existe una gran mortalidad de plántulas, quizá como consecuencia de que aquellas que han logrado sobrevivir son precisamente aquellas capaces de tener un desarrollo más rápido (caso 4). No obstante, este resultado y el de la combinación de pastoreo y extracción de madera (caso 7) deben tomarse con mucha cautela porque en estos casos el modelo está tomando en cuenta únicamente el efecto positivo de la liberación de competidores a los sobrevivientes mas habría que considerar otros efectos, fundamentalmente sobre las plántulas, como el pisoteo y aún el ocasional ramoneo sobre el crecimiento y la probabilidad de sobrevivencia.

Esta falta de relación directa se ve aún más exagerada cuando se observan los resultados de rendimiento en madera*. En este caso, el menor rendimiento se obtiene efectivamente cuando la extracción es excesiva (caso 2) pero el mayor rendimiento no se obtiene a densidad máxima sino en un punto intermedio entre ésta y aquella. De esta forma, puede verse que una extracción que mantenga una mortalidad $n_x - n_{x+1}$ (caso 1), an-

* En esta sección se habla de rendimiento como la producción de madera por unidad de área por unidad de tiempo.

tes de que ésta ocurra por autoaclareo, o una mortalidad del 90% de plántulas (quizá en realidad una repoblación con pocas plántulas pero creciendo bajo las mejores condiciones posibles) (caso 4) proporcionan rendimientos semejantes, superiores al rendimiento "normal", aquel que se obtendría a una densidad máxima. Una extracción que mantenga a la población a un 75% de su densidad máxima en cada una de las categorías en que la población ha sido dividida proporciona un rendimiento aún mayor (caso 3), pero donde este rendimiento es un 60% mayor que el rendimiento "normal" es cuando existe una combinación de manejo tal que, mientras se permite un mayor crecimiento de los individuos liberados de interferencia por la extracción de los árboles que de cualquier manera morirían en el intervalo, se tiene el cuidado de promover la regeneración del bosque con las plántulas más sanas y vigorosas (caso 7).

En general, las simulaciones de aclareos rinden resultados similares a los encontrados por otros autores en cuanto a que los individuos dejados en pie una vez hecha la extracción tienen crecimientos mayores en los años siguientes al aclareo (Dell y Collicot, 1968; Borota, 1971; Whitesell, 1974). Desgraciadamente, estos estudios han dejado de considerar los efectos que estas prácticas tienen sobre otros elementos del ecosistema (Haberland y Wilde, 1961).

El modelo se presta para averiguar, al menos de una forma aproximada por el momento, cual es el valor óptimo de densidad que proporcionaría el máximo rendimiento sostenido. Este es en sí un problema que ha despertado el interés de los ecólogos por mucho tiempo, principalmente en aquellos relacionados con el manejo de recursos naturales (Usher,

1973). Esta es de hecho una de las preguntas interesantes que pueden hacerse en modelos tan simples incluso como el logístico (ver Fig. 1).

Debe aclararse que el rendimiento obtenido con la simulación "normal" resultó ser mayor que el predicho por la Tabla Normal de Producción de Zoquiapan. El valor aquí obtenido fue de $5.83 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ mientras que el valor de incremento medio anual de la tabla de producción fue de $4.64 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Garzón y Flores, 1976). Esto se debe muy probablemente a que en el área de Zoquiapan los árboles mayores no parecen morir por efecto de la densidad sino por la acumulación de efectos de depredadores y parásitos. Esta es quizá la razón por la cual la curva de autoaclareo calculada a partir de los datos de Garzón y Flores (1976) muestra una convexidad en su parte más vieja* (Fig. 31).

La regresión de los puntos obtenidos en esta gráfica fue:

$$\log w = 5.99 - 1.24 \log n \quad p < 0.001$$

indicando la pendiente de -1.24 que alguno o algunos otros factores de mortalidad intervienen además del autoaclareo.

Ahora bien, si se toman únicamente los valores para las edades de 10 a 110 años, la recta que mejor se ajusta es:

$$\log w = 6.81 - 1.51 \log n \quad p < 0.001$$

lo cual es realmente cercano a lo predicho por la "ley de $-3/2$ ".

* Es necesario aclarar que aunque se trata de una población natural con sobreposición de edades, la tabla está calculada como si se tratase de cohortes de diferentes edades distribuidas en mosaico.

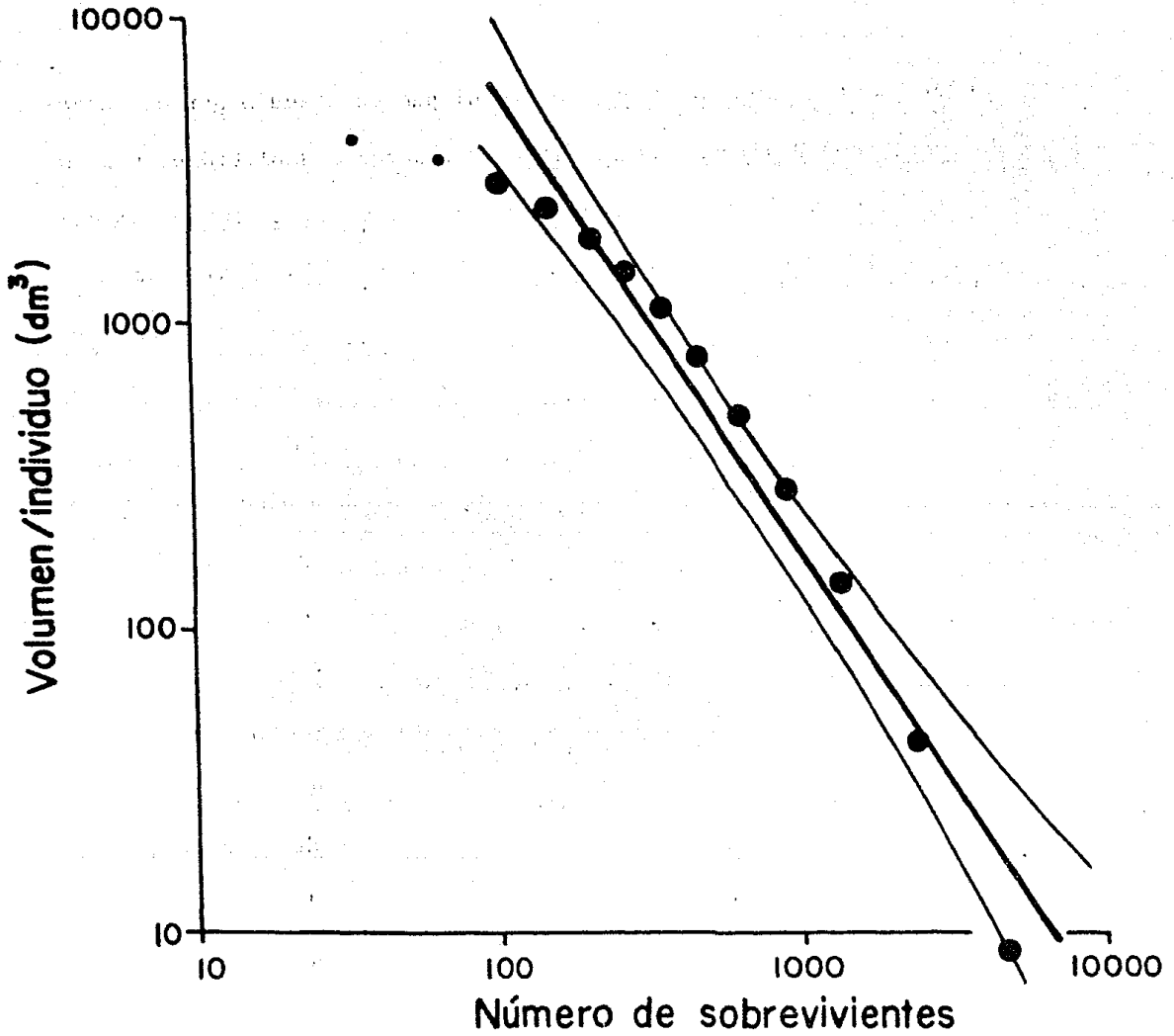


FIGURA 31.

Curva de autoaclareo para Pinus hartwegii en Zoquiapan (línea gruesa) con las bandas de confianza al 95% (líneas delgadas). Los puntos pequeños (edades 120 y 130 años) no fueron considerados en la regresión. La pendiente obtenida tiene un valor de -1.51.

Calculado a partir de los datos de Garzón y Flores (1976).

Ciertamente, Pinus hartwegii en Zocquiapan es atacado por el insecto descortezador Dendroctonus adjunctus (Coleoptera: Scolytidae) y principalmente por la planta parásita, el muérdago enano, Arceuthobium vaginatum vaginatum (Loranthaceae). Por regla general los individuos más grandes son precisamente los más afectados y aunque la muerte por ataque de descortezadores puede ocurrir mas o menos rápidamente, la muerte por causa de muérdago puede ser retardada por muchos años.

Otras prácticas de manejo que no mantengan las proporciones de individuos en cada categoría de edad constantes fueron simuladas (casos 5 y 6). En estos casos, aunque es seguro que las predicciones no sean del todo iguales con los resultados que cabría esperar en la naturaleza, se producen oscilaciones poblacionales que, si dejase de aplicarse dicho manejo, decrecerían en emplitud hasta alcanzar de nueva cuenta el equilibrio predicho por el caso V (Fig. 23). Los valores del tiempo que tarda en alcanzarse el equilibrio corresponden en estos dos casos al tiempo en el cual las oscilaciones se mantienen constantes entre los dos valores indicados para cada una de las demás variables. No fué posible calcular en estos dos casos el rendimiento promedio anual pero es seguro que éste es mas bien bajo. Además de lo anterior, es probable que el efecto que una práctica de este tipo tiene sobre la estructura del bosque, en la mayoría de los casos, no sea el más deseado tanto desde el punto de vista del aprovechamiento del recurso como desde el punto de vista conservacionista. Por otro lado, y más importante aún, es que no se sabe que repercusiones pueda tener este cambio de estructura sobre el comportamiento poblacional de otras especies en el bosque entre las que

se encuentran no solamente elementos perjudiciales a la población de pinos sino también componentes indispensables en el mantenimiento de la estructura y funcionamiento de todo el ecosistema.

En este punto es necesario hacer mención de la aparente estabilidad de la población. Si bien es cierto que el modelo es estable "por fuerza" por la razón de que el patrón de mortalidad está predeterminado por una función de autoaclareo, el análisis de la estabilidad puede hacerse desde otro punto de vista. Este puede ser el tiempo o número de generaciones que le lleva a la población el alcanzar un equilibrio en las variables individuales y poblacionales (principalmente F , W e I y como consecuencia R y P , pues N es controlada por medio del manejo del recurso) y también la amplitud de las variaciones en estas variables o la cercanía de ellas a cero.

Williamson (1972) ha sugerido el uso de la desviación estandard del logaritmo de la densidad poblacional como una medida de su variabilidad; si por variabilidad entendemos el inverso de la estabilidad, esta medida podría usarse entonces como una forma de evaluación de la tendencia de una población a recuperar cierto valor de densidad cuando éste ha sido alterado por alguna causa. Se debe ser muy preciso en lo que por estabilidad se entiende pues la diversidad de conceptos y criterios hace difícil la generalización y formalización de estas ideas como puede comprobarse por los trabajos del Simposio de Brookhaven (Woodwell y Smith, 1969) y de la reunión de trabajo de la Universidad de York (Usher y Williamson, 1974) para mencionar solamente dos reuniones cuyo objetivo ha sido exclusivamente el discutir dicho concepto. Una revisión muy comple-

ta del estado de avance en este campo puede verse en Holling (1973) aunque sería deseable tener una revisión más reciente.

En los resultados de las simulaciones a las que aquí se hace mención puede observarse que existe una leve, pero más o menos clara, correspondencia entre el número de árboles en pie y el tiempo en alcanzar el equilibrio. Así por ejemplo, la extracción periódica de los individuos más vigorosos y de mayor edad (caso 6), en el cual, no obstante, se mantiene una densidad relativamente alta, es aquella que tarda menos tiempo en alcanzar un equilibrio de oscilaciones constantes, de igual amplitud y duración. Algo similar sucede con el caso de la extracción periódica de los individuos de edades 70, 80 y 90 años (caso 5) aunque, como ya se mencionó se debe ser cuidadoso al analizar estos dos casos pues dado el corto tiempo en alcanzar el equilibrio se habría de suponer que este tipo de manejo sería muy adecuado para la estabilidad de la población. Sin embargo, si ahora se fijase la atención en la variabilidad del tamaño poblacional debería concluirse que ambos casos, y en mayor medida el 6, podrían ser muy riesgosos para el mantenimiento indefinido de la población. En este extremo se halla también el tipo de manejo con el cual se mantiene a la población aproximadamente a la mitad de su densidad máxima (caso 2) y en menor grado, pero siempre con un aparente gran riesgo, el caso de una combinación de "pastoreo" y extracción de madera (caso 7) ¡a pesar de la relativamente alta densidad!

Sorprendentemente, la población aparenta ser muy resistente a la pérdida de gran cantidad de plántulas, pues a partir de las dos definiciones de estabilidad aquí usadas: tiempo en alcanzar el equilibrio e in

verso de la variabilidad, la población sería bastante estable bajo este tipo de manejo (caso 4). Sin embargo, como ya se mencionó, esta gran mortalidad supone que ella no ha sido acompañada de modificaciones en el medio ambiente físico y aún en el tamaño y forma de las plántulas sobrevivientes, lo cual no es ciertamente el caso de un pastoreo intenso.

Finalmente, solo quedaría por decidir cuál de las dos estrategias de manejo restantes (casos 1 y 3) sería la más adecuada de aquellas con las que se ha "experimentado". Esta opción no es nada fácil porque aunque desde el punto de vista de utilización del recurso el máximo rendimiento del caso 3 debería de tener prioridad, desde el punto de vista de la estabilidad, vista como tiempo en alcanzar el equilibrio, se debería optar por el manejo ilustrado en el caso 1; pero si ahora se ve a la estabilidad desde el otro punto de vista, el caso 3 sería el más conveniente.

En última instancia, puesto que la confirmación de estos resultados en el campo requeriría esperar 100 ó 150 años y no se tienen registros del historial del bosque, se precisa de estudios colaterales del efecto a corto plazo de estas prácticas sobre otros elementos del ecosistema. Estos estudios deben enfocarse no solamente al efecto inmediato sobre los individuos liberados de interferencia y por lo tanto estudios detallados de la interferencia a nivel individual, sino también del efecto del pastoreo y el fuego sobre la estructura y composición de la cubierta herbácea de la comunidad y del establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de plántulas de pino bajo estas condiciones. A este respecto algo ha sido hecho ya por Obieta (1977).

DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES.

Se ha mencionado en la introducción que el estudio de la regulación natural de las poblaciones es un problema interesante por dos razones. La primera de ellas se refiere fundamentalmente al interés académico de la construcción de una teoría general de regulación de poblaciones de plantas, pues a través de este conocimiento pueden detectarse patrones evolutivos moldeados precisamente por las presiones de selección que han actuado sobre una gran cantidad de generaciones en el pasado, principalmente en aquellas características que no pueden "observarse" visualmente, es decir, características no morfológicas ni fisiológicas, sino características de comportamiento poblacional como son los parámetros de la tabla de vida de la especie (esperanza de vida, valor reproductivo, edad a la que ocurre la primera reproducción, etc.). La segunda razón es que dicho conocimiento puede tener una aplicación inmediata en virtud de que el trabajar con un enfoque cuantitativo permite hacer predicciones precisas sobre el efecto que ciertas prácticas de manejo tendrían sobre la estructura y la dinámica de la población.

El campo de la Ecología de Poblaciones Vegetales es un área verdaderamente nueva en donde hacen falta estudios que respondan a preguntas de interés académico general y tanto mejor si estos estudios pueden tener una aplicación inmediata. De hecho, abundante información necesaria para construir un buen cuerpo de conocimientos se halla presente, aunque sin analizar desde este punto de vista, en trabajos de tipo agronómico y forestal por la sencilla razón de que la necesidad de medir en estas dos

ramas del conocimiento biológico aplicado les obliga a tomar cierto tipo de datos de la dinámica poblacional que pueden ser analizados e interpretados en beneficio tanto de la teoría como de la práctica.

El modelo aquí presentado ciertamente tiene limitaciones en algunas partes del ciclo de vida de la especie. Mientras por un lado existen grandes lagunas de conocimiento en algunos aspectos, por el otro, algunas de las proposiciones hechas tendrán que tomarse como hipótesis a comprobar en un futuro próximo. Varias características de este modelo requieren, en algunos casos de mayor detalle, y en otros de mayor conocimiento de la situación real. Citaré los que me parecen más importantes sin dar prioridad por el momento a alguno de ellos.

1° El haber tomado a la edad como variable independiente implica que los comportamientos, tanto demográficos como productivos, son cronoespecíficos lo cual no es necesariamente cierto. De hecho, en el caso particular de los vegetales se prefiere usar el tamaño del individuo como la variable independiente en virtud de que en muchos casos estos comportamientos están determinados más por el vigor del individuo que por su edad; otra razón es que en numerosos casos es imposible conocer la edad de una planta, en especial cuando ésta no presenta ritmos estacionales, discretos, de crecimiento. Es cierto que existen comportamientos cronoespecíficos cuya variabilidad está determinada por el vigor particular de cada uno de los individuos, pero hay otros cuya naturaleza está determinada casi en su totalidad por el vigor independientemente de la edad del individuo. Cuales son unos y otros me parece que depende de la especie en particular. Podemos aprovechar la ventaja que nos brinda el

trabajar con especies de climas estacionales en los cuales la determinación de la edad es una tarea realmente sencilla para averiguar las relaciones precisas de causa-efecto.

2° Si bien es cierto que el modelo se adapta fácilmente a los datos de las poblaciones de Pinus hartwegii ello no significa forzosamente una relación de causa-efecto. Lo que quiero decir es que no se tienen mediciones reales de producción y pérdida de follaje y como éstas determinan el crecimiento total del individuo.

3° Es necesario averiguar las causas precisas de la muerte de cada uno de los individuos, fundamentalmente en lo que se refiere a densidad individual o la magnitud de interferencia que un individuo en particular sufre por sus vecinos. Lo mismo puede decirse del crecimiento individual.

4° Igualmente, es necesario detallar con mayor precisión los determinantes de la producción de semillas. El hecho de que los resultados obtenidos en las simulaciones del modelo, en cuanto a la producción promedio de semillas por individuo, sean tan semejantes a los encontrados en la naturaleza y de que las suposiciones que el modelo tiene en estos cálculos sean realmente tan simples, me hace pensar que quizá no sea tan difícil encontrar relaciones más precisas entre la reproducción y el ritmo de recambio foliar.

5° Sería también no solamente interesante sino necesario estudiar el efecto que los depredadores, como defoliadores, descortezadores y muérdago, tienen sobre el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción.

6° El reclutamiento, aún en especies demandadoras de luz, depende de otra serie de factores tanto bióticos como físicos entre los que podemos contar depredadores de semillas y especies competidoras una vez que éstas han germinado, entre los primeros, y disponibilidad de recursos como ciertas características físicas del suelo y presencia de los elementos necesarios para el desarrollo de las plántulas (luz, agua, nutrientes), entre los segundos.

Se ha hablado todo el tiempo de los niveles de individuo y población considerando que la especie en estudio crece en condiciones de un especificidad. Sin embargo, a un nivel más amplio se requiere también de la caracterización de los elementos e interacciones que determinan la estructuración de comunidades más complejas desde el punto de vista de diversidad. Por ello sería conveniente el estudio de comunidades bi-específicas del tipo de bosques de 2 especies de pinos, bosques de pino-encino o asociaciones de pino-aile como ocurre en algunas zonas del área de Zoquiapan. Ello permitiría ir descubriendo comportamientos integrados al nivel de comunidad.

Es claro que este es un enfoque integrado de la biología de las especies que permite, por aproximaciones sucesivas, obtener información más amplia o detallada conforme los requerimientos de aplicación del modelo así lo determinen. El grado de precisión de las predicciones y la universalidad de su aplicación son elementos que pueden ser modulados por el investigador interesado en el manejo formalizado y en la búsqueda de bases científicas de conocimiento de los recursos naturales a nuestra disposición.

BIBLIOGRAFIA.

- Allen, P.H. y K.B. Trousdell. 1961. Loblolly pine seed production in the Virginia North Carolina Coastal Plain. Jour. Forestry 59: 187-190.
- Anaya-Lang, A.L. 1962. Estudio de las relaciones entre la vegetación forestal, el suelo y algunos factores climáticos en seis sitios del declive occidental del Iztaccihuatl. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Andrewartha, H.G. y L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press. Chicago.
- Assmann, E. 1970. The principles of forest yield study. Pergamon Press. Oxford.
- Attiwill, P.M. y J.D. Ovington. 1968. Determination of forest biomass. Forest Sci. 14: 13-15.
- Bainbridge, R., G.C. Evans y O. Rackham (Eds.). 1966. Light as an ecological factor. VI Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- Bannister, B.A. 1970. Ecological life cycle of Euterpe globosa Gaertn. In: H.T. Odum y R.F. Pigeon (Eds.). A Tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. Oak Ridge, Tenn, U.S. Atomic Energy Commission. pags. 299-314.
- Bazzaz, F.A. y J.L. Harper. 1977. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytol. 78: 193-208.
- Beddington, J.R. 1974. Age structure, sex ratio and population density in the harvesting of natural animal populations. J. appl. Ecol. 11: 915-924.
- Borota, J. 1971. The result of the oldest thinning experiment in Pinus patula. Silviculture Research Note 18. Tanzania.
- Braathe, P. 1957. Los aclareos en rodales coetáneos. Trad. del inglés por M.A. - -

Musalem y F. Becerra (1978). Publicaciones especiales Depto. de Bosques, Universidad Autónoma Chapingo, México.

- Bosch, C.A. 1971. Redwoods: a population model. Science 172: 345-349.
- Brussard, P.F., S.A. Levin, L.N. Miller, R.H. Whittaker, K. Halbach, J.E. - - Diem y J.L. McGregor. 1971. Redwoods: a population model debunked. Science 174: 435-436.
- Bunce, R.G.H. 1968. Biomass and production of trees in a mixed deciduous woodland. I. Girth and height as parameters for the estimation of tree dry-weight. J. Ecol. 56: 759-775.
- Burkhart, H.E. 1971. Slash pine plantation yield estimates based on diameter distribution: an evaluation. Forest Sci. 17: 452-453.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley and Sons. -- London.
- Chaney, W.R. y T.T. Kozlowski. 1977. Patterns of water movement in intact and excised stems of Fraxinus americana and Acer saccharum seedlings. -- Ann. Bot. 41: 1093-1100.
- Clark, L.R., P.W. Geier, R.D. Hughes y R.F. Morris. 1967. The ecology of - - insect populations in theory and practice. Methuen and Co. Ltd. London.
- Cleary, B.D. 1970. The role of moisture stress and temperature in the growth of - seedlings. In: R.K. Hermann (Ed.), Regeneration of ponderosa pine. - School of Forestry, Oregon State Univ., Corvallis, Oregon. pages. - - 64-68.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution 20: 174-184.
- Cooper, J.D. (Ed.). 1975. Photosynthesis and productivity in different environ--
ments. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

- Curtin, R.A. 1970. Dynamics of tree and crown structure in Eucalyptus obliqua. Forest Sci. 16: 321-328.
- Curtis, R.O. 1970. Stand density measures: an interpretation. Forest Sci. 16: 403-414.
- Darwin, C. 1859. El origen de las especies por medio de la selección natural. Traducción (1970), Diana. Barcelona.
- DeBach, P. 1964. The scope of biological control. In: P. DeBach (Ed.). Biological control of insect pests and weeds. Chapman and Hall Ltd. London.
- DeBach, P. 1974. Biological control by natural enemies. Cambridge Univ. Press. - Cambridge.
- Dell, T.R. y L.V. Collicot. 1968. Growth in relation to density for slash pine plantations after first thinning. Forest Sci. 14: 7-12.
- Emlen, J. M. 1973. Ecology: an evolutionary approach. Addison Wesley Publ. Co. Reading, Massachusetts.
- Evans, G.C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Blackwell Sci. - - Publ. Oxford.
- Gadgil, M. y O.T. Solbrig. 1972. The concept of r- and K-selection. Evidence - from wild flowers and some theoretical considerations. Am. Nat. 106: -- 14-31.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Garzón, J.C. y L.C. Flores R. 1976. Tabla normal de producción para Pinus - - hartwegii Lindl. de la estación experimental forestal de Zaquiapan. Departamento de Bosques, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México.

- Haberland, F.P. y S.A. Wilde. 1961. Influence of thinning of red pine plantations on soil. Ecology 42: 584-586.
- Hann, D.W. 1975. Site index and maximum gross yield capability equations for ponderosa pine in the black hills. USDA Forest Service Research Note-INT-191.
- Harper, J.L. 1967a. A darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55: 242-270.
- Harper, J.L. 1967b. The regulation of number and mass in plant populations. -- In: R.C. Lewontin (Ed.). Population Biology and Evolution. Syracuse - Univ. Press. Syracuse, New York. pp. 139-158.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London.
- Harper, J.L. y J. Ogden. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I.- The concept of strategy with special reference to Senecio vulgaris L. -- J. Ecol. 58: 681-698.
- Harper, J.L. y J. White. 1971. The dynamics of plant populations. In: P.J. den Boer y G.R. Gradwell (Eds.). Dynamics of Populations. Proc. Adv. -- Study Inst. on "Dynamics of numbers in populations". Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen. pages. 41-61.
- Harper, J.L. y J. White. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. - - Syst. 5: 419-463.
- Hartshorn, G.S. 1972. The ecological life-history and population dynamics of -- Pentaclethra macroloba, a tropical wet forest dominant, and Striphnodendron excelsum, an occasional associate. Ph. D. Thesis. Univ. -- Washington.
- Herrera H., B. y D. Rodríguez B. 1975. Estudio integrado de los recursos físicos-naturales del área de Zoquiapan. Información técnica de Bosques. Chapingo, México 1 (2): 7-25.

- Hett, J.M. y O.L. Loucks. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern - hemlock. J. Ecol. 64: 1029-1044.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small - mammal predation of the European pine sawfly. Canad. Entomol. 91: - - 293-320.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev. - - Ecol. Syst. 4: 1-23.
- Hubbell, S.P. y P.A. Werner. 1979. On measuring the intrinsic rate of increase - of populations with heterogeneous life histories. Am. Nat 113: 277-293.
- Hutchinson, I. 1976. Ecological modelling and the stand dynamics of Pinus caribaea in Mountain Pine Ridge, Belize. Ph. D. Thesis. Simon Fraser Univ. Vancouver, Canada.
- Huxley, J. 1942. Evolution: the modern synthesis. George Allen & Unwin Ltd. - - London.
- Jack, W.H. 1971. The influence of tree spacing on sitka spruce growth. Irish Forestry 28: 13-33.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 465-492.
- Key fitz, N. 1968. Introduction to the mathematics of populations. Addison-Wesley. Reading, Massachusetts.
- Klepac, D. 1976. Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales. Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Bosques. Universidad - - Autónoma Chapingo. Chapingo, México.
- Kozlowski, T.T. 1961. The movement of water in trees. Forest Sci. 7: 177-192.

- Krajicek, J.E., K.A. Brinkman y S.F. Gingrich. 1961. Crown competition - a measure of density. Forest Sci. 7: 35-42.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Lack, D. 1966. Population studies of birds. Clarendon Press. Oxford.
- Larson, M.M. y G.H. Schubert. 1970. Cone crops of ponderosa pine in Central Arizona including the influence of abert squirrels. USDA Forest Service Research Paper RM-58.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics 21: 1-18.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. - Biometrika 33: 183-212.
- Leslie, P.H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population biology. Biometrika 35: 213-245.
- Levins, R. 1966. The strategy of model building in population biology. Amer. - Scientist 54: 421-431.
- Lewis, E.G. 1942. On the generation and growth of a population. Sankhya 6: 93-96.
- Mack, R.N. y J.L. Harper. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. J. Ecol. 65: 345-363.
- Malthus, T.R. 1798. An essay on the principle of population. Anthony Flew -- (Ed.), 1970. Penguin Books Ltd. Harmondsworth, Middlesex, England.
- Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seeds by forest trees. Forestry Abstracts 24 (1): i-xiii.

- Maynard Smith, J. 1968. Mathematical ideas in biology. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Maynard Smith, J. 1974. Models in Ecology. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Mead, R. 1966. A relationship between individual plant spacing and yield. Ann.-Bot. 30: 301-309.
- Monsi, M., Z. Uchijima y T. Oikawa. 1973. Structure of foliage canopies and photosynthesis. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 301-327.
- Myers, C.A. 1967. Growing stock levels in even-aged ponderosa pine. USDA Forest Service Research Paper RM-33.
- Negrete, J., G. Yankelevich y J. Soberón. 1976. Juegos ecológicos y epidemiológicos. FOCCAVI-CoNaCyT. México. ✓
- Obieta O., C. 1977. Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de Pinus hartwegii. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Odum, E.P. 1972. Ecología. Interamericana. México.
- Opie, J.E. 1968. Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area. Forest Sci. 14: 314-323.
- Pearl, R. y L.J. Reed. 1920. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.) 6: 275-288.
- Pennycuik, C.J., R.M. Compton y L. Beckingham. 1968. A computer model for simulating the growth of a population, or of two interacting populations. J. Theor. Biol. 18: 316-329.
- Pennycuik, L. 1969. A computer model of the Oxford great tit population. J. Theor. Biol. 22: 381-400.

- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. John Wiley and Sons. New York.
- Poole, R.W. 1974. An introduction to quantitative ecology. McGraw Hill. New York.
- Radford, P.J. 1967. Growth analysis formulae - their use and abuse. Crop Science 7: 171-175.
- Rodríguez B., D. y H. Padilla G. 1976. Tablas de volúmenes para pino (Pinus -- sp.) y oyamel (Abies religiosa Schl. et Cham.) del campo Zoquiapan. Información Técnica de Bosques, Chapingo, México 3 (8): 26-35.
- Sakai, K.I. 1961. Competitive ability in plants: its inheritance and some related problems. In: F.L. Milthorpe (Ed.). Mechanisms in biological competition. Symposia of the Society for Experimental Biology XV. Cambridge Univ. Press. Cambridge. pags. 245-263.
- Sarukhán, J. 1968. Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia en la planicie costera del Golfo de México. Tesis M. en C., Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.
- Sarukhán, J. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. J. Ecol. 62: 151-177.
- Sarukhán, J. 1976. On selective pressures and energy allocation in populations of Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. Ann. Missouri Bot. Gard. 63: 290-308.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge-pags. 163-184.
- Sarukhán, J. y M. Gadgil. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. J. Ecol. 62: 921-936.

- Sarukhán, J. y J.L. Harper. 1973. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. I. Population flux and survivorship. J. Ecol. 61: 675-716.
- Shinozaki, K. y T. Kira. 1956. Intraspecific competition among higher plants. - VII. Logistic theory of the C-D effect. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D, 7: 35-72.
- Shinozaki, K. y T. Kira. 1961. Intraspecific competition among higher plants. - X. The C-D rule, its theory and practical uses. J. Biol. Osaka City Univ. 12: 69-82.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi y T. Kira. 1964a. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. Basic analysis. Jap. J. Ecol. 14: 97-105.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi y T. Kira. 1964b. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Jap. J. Ecol. 14: 133-139.
- Smith, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (Tamiasciurus) and conifers. Ecol. Monogr. 40: 349-371.
- Sykes, Z.M. 1969. On discrete stable population theory. Biometrics 25: 285-293.
- Usher, M.B. 1966. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forest. J. appl. Ecol. 3: 355-367.
- Usher, M.B. 1967/68. A structure for selection forest. Sylva 47: 6-8.
- Usher, M.B. 1969a. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forest - two extensions. J. appl. Ecol. 6: 347-348.
- Usher, M.B. 1969b. A matrix model for forest management. Biometrics 25: 309-315.

- Usher, M.B. 1972. Developments in the Leslie matrix model. In: J.N.R. Jeffers (Ed.). Mathematical models in ecology. Symp. Brit. Ecol. Soc. 12. - Blackwell Sci. Publ. Oxford. pags. 29-60.
- Usher, M.B. 1973. Biological management and conservation. Chapman and Hall. London.
- Usher, M.B. y M.H. Williamson. (Eds.). 1974. Ecological stability Chapman - and Hall. London.
- Vandermeer, J.H. 1975. On the construction of the population projection matrix for a population grouped in unequal stages. Biometrics 31: 239-242.
- Vandermeer, J.H. (manuscrito en prensa). Choosing category size in a stage projection matrix. Oecología.
- Vandermeer, J.H. (manuscrito no publicado). Observations on the demography of Welfia georgii, a lowland rainforest palm from Costa Rica, with notes on density dependent feedback.
- Van Valen, L. 1975. Life, death and energy of a tree. Biotropica 7: 259-269.
- Varley, G.C., G.R. Gradwell y M.P. Hassell. 1973. Insect population ecology. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- Verhulst, P.F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corresp. Math. et Phys. 10: 113-121.
- Villa Salas, A.B. 1963. Cálculo de incrementos en los bosques de coníferas. Boletín Técnico 11. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, - - Subsecretaría de Recursos Forestales y de Caza, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México.
- White, J. 1974. Dynamics of forest tree populations. Bull. Canad. Bot. Ass. - - 7: 10-11.

- White, J. y J.L. Harper. 1970. Correlated changes in plant size and number in -
plant populations. J. Ecol. 58: 467-485.
- Whitesell, C.D. 1974. Effects of spacing on loblolly pine in Hawaii after 11 - -
years. USDA Forest Service Research Note PSW-295.
- Williamson, M.H. 1972. The analysis of biological populations. Arnold. London.
- Woodwell, G.M. y H.H. Smith (Eds.). 1969. Diversity and stability in ecologi -
cal systems. Brookhaven Symposia in Biology 22. Brookhaven National-
Laboratory. New York.
- Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa y K. Hozumi. 1963. Intraspecific competition - -
among higher plants. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under
cultivated and natural conditions. Jour. Biol. Osaka City Univ. 14: --
107-129.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, N.J.
- Zimmermann, M.H. 1978. Structural requirements for optimal water conduction -
in tree stems. In: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical
trees as living systems. Cambridge Univ. Press. Cambridge. pags. 517-
532.

APENDICE.

I) La solución de la ecuación diferencial

$$\frac{df}{dt} = pf$$

donde $p = b - d$

se obtiene de la manera siguiente:

Despejando los términos que contienen a 'f' hacia el lado izquierdo de la ecuación y los que contienen a 't' hacia el lado derecho

$$\frac{df}{f} = p dt$$

e integrando ambos lados

$$\int_{f_0}^{f_t} \frac{df}{f} = p \int_0^t dt$$

$$\ln f \Big|_{f_0}^{f_t} = p t \Big|_0^t$$

$$\ln f_t - \ln f_0 = pt - p0$$

$$\ln f_t = \ln f_0 + pt$$

$$f_t = f_0 e^{pt}$$

donde \ln = logaritmo natural
 e = base de los logaritmos naturales (2.71828...)

II) Para obtener la solución de la ecuación diferencial

$$\frac{dw}{dt} = Cbf$$

se sustituye 'f', según la solución anterior, por $f_0 e^{pt}$

$$\frac{dw}{dt} = Cbf_0 e^{pt}$$

se despeja 'w' de 't'

$$dw = Cbf_0 e^{pt} dt$$

e integrando ambos lados

$$\int_{w_0}^{w_t} dw = Cbf_0 \int_t^0 e^{pt} dt$$

$$w \Big|_{w_0}^{w_t} = Cbf_0 \frac{e^{pt}}{p} \Big|_0^t$$

$$w_t - w_0 = \frac{Cbf_0}{p} (e^{pt} - e^{p0})$$

$$w_t = w_0 + \frac{Cbf_0}{p} (e^{pt} - 1)$$

III) La solución de la ecuación diferencial

$$\frac{dr}{dt} = \frac{\beta}{p}$$

donde $p = b - d$

se obtiene también despejando 'r' de 't' e integrando ambos lados de la ecuación:

$$dr = \frac{\beta}{p} dt$$

$$\int_0^r dr = \frac{\beta}{p} \int_0^t dt$$

$$r = \frac{\beta}{p} t$$