

Regeneración de *Vochysia ferruginea* (Palo de mayo) un árbol de bosque húmedo huracanado e incendiado de Nicaragua:

Un modelo de transición matricial

Javier Ruiz

Después del huracán Juana, en noviembre de 1988, la especie *Vochysia ferruginea*, también conocida como "palo de mayo" y "botarrama", experimentó un patrón de regeneración excepcional a todos los árboles de bosque, en el cual todos los individuos adultos se encontraron muertos y su regeneración fue a partir de la regeneración avanzada de plántulas establecidas con densidades de 94.500 ha⁻¹ antes de la ocurrencia del huracán (Boucher 1994). Este patrón de amortiguamiento (resiliencia) fue opuesto al patrón de resistencia que presentó *Qualea paraensis*, otra especie de la misma familia (Boucher *et al.* 1994). Durante el periodo de El Niño, la especie presentó una mortalidad de 0.000, 0.011 y 0.034; sus tasas de crecimiento fueron 0.098, 0.044 y 0.067 en los años (1998, 1999 y 2000) respectivamente para todos los individuos con diámetros a la altura de pecho mayor a 10 cm; el crecimiento en la especie mostró una reducción y la mortalidad aumentó con la ocurrencia de fuegos en los periodos de 1999-2000 (Vandermeer *et al.* 2001).

Vochysia ferruginea es una especie que puede alcanzar 30-50 metros de altura y un diámetro, a la altura del pecho, de 0.5-1.2 m (Flores, 1993). Un estudio preliminar acerca de la autecología de la especie fue presentado por (Moreira-Gonzales, 1992). El tronco es robusto, cilíndrico y no presenta ramas en los dos tercios inferiores de éste. Las ramas son autopodadas como respuesta ésta es la razón para su nombre común -botarramas- en Nicaragua y Costa Rica. Otra característica de la especie es que puede resistir altas tasas de herbivoría foliar (Ruiz 1998, 1999). En Nicaragua, la especie es además de importancia cultural ya que, en vísperas de invierno, los pobladores de la Costa Atlántica celebran la fiesta de la fertilidad con el nombre de palo de mayo, siendo el objeto de rito principal el árbol de *Vochysia ferruginea*.

La importancia de la especie se atribuye a su madera; aunque no es de las mejores es una de las 16 especies de bosque secundario de neotrópico, con alto potencial para su aprovechamiento (Finegan, 1992) en carpintería de interiores (Picado, 1982). El aprovechamiento de estas 16 especies representan

un potencial para el aprovechamiento de bosques degradados, ya sea por disturbios, como el huracán Juana, o por desastres humanos. Asimismo, la familia Vochysiaceae, la cual pertenece esta especie, es comparada con la familia de las Dipterocarpaceae del sureste de Asia, ya que ambas familias regeneran muy bien después de disturbios así como por ser de importancia económica (Oldeman, 1990). De esta forma, el estudio abarca el marco teórico y práctico del manejo de bosques degradados (conocidos como bosques secundarios), en el cual las especies demandantes de luz, como *Vochysia ferruginea*, han mostrado tener un alto potencial para reforestar, enriquecer bosques degradados y recuperar bosques primarios (Butterfield y Fisher 1993, Gonzáles y Fisher 1994, Haggard *et al.* 1997, Powers *et al.* 1997).

Ya que la variable altura es fundamental en silvicultura, para determinar tiempo y grado de raleo silvicultural (Becking 1954 citado por Lamprecht 1986), se consideró que un modelo matemático de matices poblacionales basado completamente en la altura de todos los miembros de la población de *Vochysia ferruginea* sería ideal para brindar y poner en práctica recomendaciones para el manejo silvicultural de la especie (Ruiz 2000 citado por Boucher y Ruiz 2001a). El otro punto a favor de usar un modelo basado en altura y no el diámetro es el comportamiento que presentan especies de bosque secundario en su hábitat natural, las cuales, una vez que se forma un claro de luz en el dosel del bosque, se centran en crecer en altura, y una vez que han tomado posesión de un sitio en el dosel incrementan su tasa de crecimiento diamétrico.

Los objetivos de esta investigación son hacer una interpelación ecológica de los resultados de las proyecciones matriciales de la población de *Vochysia ferruginea*, para fines de manejo de la especie en el bosque post huracanado del sureste de Nicaragua, considerando la ocurrencia de fuego como un factor de gran importancia en el desarrollo de la población de la especie. Las preguntas de investigación son (1) ¿cuál es la estructura actual de todos los estadios de crecimiento en altura de la población de *Vochysia ferruginea*, en el bosque huraca-

nado? (2) ¿Cómo será la estructura de la población en la próxima década? (3) ¿Está alcanzando la población estabilidad en el bosque? (4) ¿Podrá *Vochysia ferruginea* incrementar su abundancia actual en el bosque? (5) ¿A qué estrategia primaria de regeneración pertenece *Vochysia ferruginea*? (6) ¿Existe un estadio más susceptible a cambiar el comportamiento total de toda la población en presencia de disturbios de escala mayor? (7) ¿Cuál es la influencia de ocurrencia de sequía y fuegos en la dinámica de la población? (8) ¿Pueden los modelos de matrices para la especie *Vochysia ferruginea* ser aplicados en decisiones de manejo de esta especie?

METODOLOGIA

Sitio de estudio

Los sitios de estudio se encuentran en el área de bosque húmedo tropical afectada por el huracán Juan en 1989. Una descripción completa de los sitios puede encontrarse en Granzow *et al.*

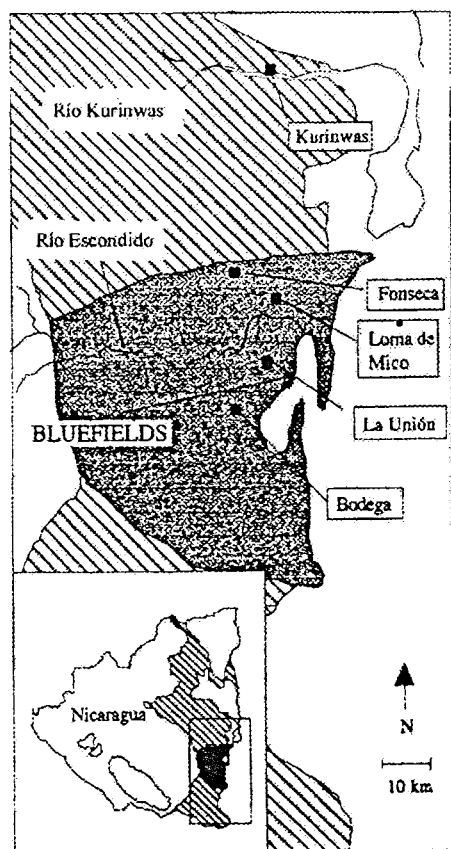


Figura 1. Área de estudio. El área sombreada representa el área que fue dañada por el huracán Juana, aproximadamente 500,000 ha. El área lineada corresponde aproximadamente al área original del bosque húmedo. Los rectángulos en negro sólido indican los sitios de investigación general (Vandermeer *et al.* 2000).

al. 1997, Ruiz *et al.* 2001). Los sitios de medición son: La Bodega (11° 52' N, 83° 58' W, elevación 10-20 msnm), con tres transectos (100 x 10 m), dos de los cuales fueron establecidos en febrero de 1990; La Fonseca (12° 16' N, 83° 58' W, elevación 20-40msnm), con tres transectos (100 x 10 m) establecidos en febrero de 1990; Loma de mico, un bosque ubicado a unos cinco kilómetros al este de Caño Malopi, afluente del río Escondido, con tres transectos (50 x 10 m) establecidos en 1994; la Unión, con una parcela de 30 x 10 m (12° 5' N, 83° 53' W, elevación 10-12msnm) establecido en 1994. Siendo el área total de estudio 0.93 Ha (Figura 1).

En dichos sitios de estudio fue efectuado un censo de todas las plántulas, juveniles, vástagos, árboles y adultos *Vochysia ferruginea*, dentro de los transectos y la parcela; cada individuo fue identificado y etiquetado. Datos de altura, diámetro, reclutamiento y mortalidad de la población de *Vochysia ferruginea* se ha colectado anualmente, desde febrero de 1989, en cuatro sitios del área huracanada. Solamente los datos comprendidos en el periodo de 1994-1999 fueron utilizado aquí, para construir el modelo para la población de la especie.

La investigación es del tipo conocido como experimento mensurativo, el cual ha sido descrito por Krebs (1999), como aquél que involucran el marcaje de las unidades ecológicas. No se incurre en la realización de tratamientos a los organismos incluidos en las áreas de estudio, solamente se procede a su medición.

Método

La construcción de un modelo de matriz se inicia con la división de la variable continua edad (x) en clases discretas de la misma duración, $i = 1, 2, \dots$ (Figura 2), enumerando los estadios (o clases de edades). Esto permite disponer los datos en forma de filas y columnas, los cuales conforman los elementos de la matriz.

Figura 2.

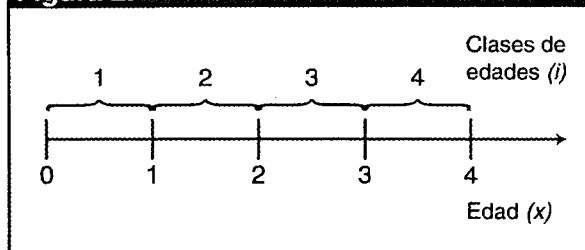


Figura 2. Clase de edades i corresponde a edades $i-1 \leq x \leq i$. Esta conversión tiene la ventaja de iniciar con una edad de clase 1 en vez de 0.

El número total de estadios o clases de edades usados para describir la población y sus límites entre clases es arbitrario. Vandermeer (1978) notó que el uso de muy pocos o muchos estadios podría incrementar el error asociado con el tamaño de muestra y la distribución de individuos entre estadios. En este estudio, los límites de los estadios reflejan las diferentes etapas de desarrollo poblacional llamados plántulas, juveniles, vástagos, árboles y adultos. Werner y Caswell (1977) explican que el papel de los estudios es el de encapsular la historia de vida del sistema (considérese aquí como sistema a las interacciones de la población con su medio), de tal forma que los estímulos medio ambientales, en conjunto con el número de individuos por estadios determinen la respuesta de la población, aunque se han publicado algunos trabajos acerca de la definición de los estadios, la literatura es aun inconsistente (Caswell 1989).

Posteriormente, se define el intervalo de proyección, o tiempo de salto, el cual debe ser de la misma duración al ancho de la clase de edades. Luego se proyecta la abundancia de cada clase de edades desde un intervalo de proyección al siguiente. Asumamos que $n(t)$ denota la abundancia de la clase de edad i en el tiempo de salto t .

Dejando la primer clase de edades a un lado, los individuos, en cualquier clase de edades diferentes a la primera en el tiempo $t + 1$, deben ser sobrevivientes de la previa clase de edades en el tiempo t .

De tal forma que,

$$n_i(t + 1) = P_{i-1} n_{i-1}(t) \text{ para } i = 2, 3, \dots \quad (1)$$

donde:

P_{i-1} es la probabilidad de sobrevivencia de los miembros de la clase de edad $i - 1$. Individuos en la primera clase de edad no pueden ser sobrevivientes de una previa edad de clases en $t = 1$; esos individuos debieron haber sido originados por reproducción durante el intervalo de tiempo $(t, t + 1)$. Así es posible escribir:

$$n_1(t + 1) = F_1 + F_2 n_2(t) + \dots \quad (2)$$

donde:

El coeficiente de *fertilidad neta* (F_i) proporciona el número de clases de edades en el tiempo $t + 1$, para la clase de edades i de individuos en el tiempo $t + 1$. A este punto es suficiente reconocer que, dada la abundancia de cada clase de edad en el tiempo t y con suficiente información acerca de sobrevivencia y fecundidad neta, uno podría hacer una proyección de cada clase

de edades en el tiempo $t + 1$ usando la expresión de las formulas (1) y (2). Por álgebra elemental de matriz el sistema de ecuaciones de (1) y (2) puede ser escrito como una matriz de la forma:

$$\begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_s \end{bmatrix} (t + 1) = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_s \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & P_{s-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_s \end{bmatrix} (t) \quad (3)$$

o más simplificado

$$n(t + 1) = An(t) \quad (4)$$

donde:

$n(t)$ es el vector cuyos componentes $n_i(t)$ describen la distribución de tamaño-estadio de la muestra poblacional en el tiempo presente (t) y A es la matriz cuadrada que describe probabilidades de transición. La matriz de transición contiene valores de tamaños específicos de la tasa de fecundidad neta (F) en la primera línea, valores de probabilidad de sobrevivencia y remanencia en el mismo tamaño de clase por año en la sub-diagonal. Entonces, multiplicando esas distribuciones de tamaños de clases de la muestra poblacional por las probabilidades de la matriz de transición se obtiene la predicción de la distribución tamaño-estadio después de que un simple intervalo de proyección ha terminado.

De esta forma, la población puede ser proyectada por muchos periodos de tiempo, k , en el futuro:

$$n(t + k) = A^k n(t) \quad (5)$$

A medida que el valor k incrementa, el tamaño predicho de la distribución de tamaños se aproxima a una estabilidad en que eventualmente la proporción de individuos en cada estadio-tamaño llega a ser constante. Esto es conocido como distribución estable de estadios (DEE). DEE describe la estructura de la población y su desarrollo, en el caso que las probabilidades de transición sean constantes a través del tiempo. Comparación de DEE con la observada distribución inicial de clase de tamaño, a como es la distribución inmediatamente después del huracán Juana en Nicaragua, descritas como $n(t=0)$, mostrará si la población está en balance con las tasas de crecimiento determinadas, sobrevivencia y fecundidad neta. Diferencias entre las dos distribuciones podrían indicar una variación anterior, por ejemplo, reclutamiento y mortalidad (Enright y Wat-

son 1991). Esto significa que mediante la utilización de los modelos de proyección de matrices es posible comparar diferencias en el crecimiento de las poblaciones después de disturbios (como tala y quema, deslizamientos de tierra, destrucción de la estructura forestal por huracanes) y compararlos con su desempeño antes de éste, en caso que esos datos estén disponibles. Una vez que se ha obtenido el DEE, la tasa de cambio poblacional de un periodo al siguiente debe ser estable, ya sea para las clases de tamaños como para la población como un todo. DEE puede ser descrito como:

$$\lambda = \frac{n(k)}{n(k-1)} \quad (6)$$

Donde Lambda (λ) es la tasa finita de incremento natural y $n(k)$ denota el tamaño de la distribución del vector proyectado k periodos de tiempo en el futuro, de tal forma que DEE ha sido alcanzado.

Donde:

$n(k-1)$ es vector de la distribución del tamaño en el periodo anterior.

$n(k)$ es vector de la distribución del tamaño en el periodo posterior.

O,

$$\mathbf{V}_{s+1} = \mathbf{M} \mathbf{V}_s = \lambda \mathbf{V}_s \quad (7)$$

En el ciclo de crecimiento de un árbol en el bosque tropical (Figura 3), la tasa de incremento finito, $\lambda > 1$, ocurre en las etapas iniciales de reestructuración del dosel (por ejemplo, en un gran claro formado después de un disturbio). En estas condiciones de regeneración forestal, si $\lambda = 2$, la población $\mathbf{V}$ en la fórmula (7) será doble cada intervalo de proyección (años de proyección en el futuro), en el modelo, pero la proporción en cada tamaño de clase permanecerá igual. Este comportamiento puede asociarse a las especies demandantes de luz, las cuales en condiciones de grandes claros presentan gran incremento en tamaño, abundancia de los individuos en su crecimiento y una excelente fecundidad neta. Dichas especies demandantes de luz formarán una parte importante en la fase de construcción del bosque, en el caso que las especies primarias se vieran afectada por las bajas condiciones lumínicas o que no hayan "regenerado directamente". En Nicaragua, *Vochysia ferruginea* experimentó un $\lambda = 1.156$ en las etapas iniciales de construcción del bosque, indicando un alto crecimiento de la especie entre estadios de altura-diámetro (Boucher y Mallona 1997). λ , posee un valor teórico de 1 el cual podría ocurrir cuando la fase de auto-raleo aún no ha iniciado y la proporción

de individuos por estadios de tamaños permanece constante. Una vez que el bosque ha alcanzado su etapa de madurez $\lambda < 1$, para las especies demandantes de luz, ya que, debido al proceso de competición, estas especies son reducidas por la competencia de las especies tolerantes a la sombra. Aquí la proporción de individuos, tamaño y fertilidad neta por estadio decrece al alcanzar el bosque su condición de bosque normal. La mortalidad se espera que sea alta.

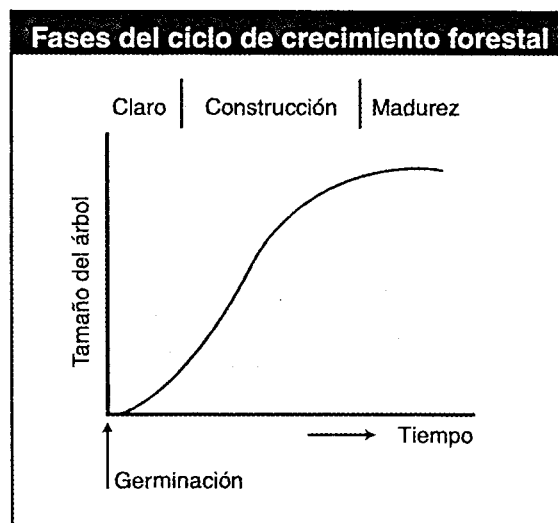


Figura 3. Árbol creciendo libremente y su relación con el ciclo de crecimiento forestal (Whitmore 1990).

Cada cambio en los elementos de la matriz de transición (a_{ij}) representa variación en el ciclo de vida de la población. Para tener una medida de la elasticidad de la matriz de lambda proporcional a los cambios en los elementos de la matriz, Caswell (1989) y Kroon *et al.* (1986) utilizaron el concepto económico de elasticidad como una medida de elasticidad proporcional. La suma de los coeficientes de elasticidad es igual a 1, y puede ser sumado a través de regiones determinadas de la matriz (P+C, F) en orden de comparar la importancia relativa de, digamos, fertilidad neta con la importancia de crecimiento o sobrevivencia.

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \quad (9)$$

$$= \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln a_{ij}} \quad (10)$$

Modelando la población de *Vochysia ferruginea* (Matriz 5x5): Formulación de los parámetros del modelo de transición

Inicialmente hay que determinar cuál será la duración del intervalo de proyección, en este caso se determinó que sería de un año debido a que las mediciones de altura en la población se han venido tomando anualmente, ya que las alturas experimentan cambios aparentes en periodos mayores a un año. Entonces, al decir que la población será proyectada ocho periodos es igual a decir que la proyección será de ocho años en el futuro.

A continuación se categorizaron cinco estadios de crecimiento en altura, tomando en cuenta que muchas categorías o muy pocas son propensas a brindar sesgos (Vandermeer, 1978). Estas categorías fueron determinadas principalmente por experiencia de campo y a una búsqueda de información en la literatura científica. El principio básico para la determinación de dichas categorías es que los individuos de las especies "salten" solamente un estadio a la vez. Como lo indicaron Enright y Watson (1991), los estadios en este estudio son elegidos arbitrariamente, más que atendiendo a un procedimiento matemático.

Estadios	Categoría de altura
Plántulas (E_1)	0-1 m
Juveniles (E_2)	1.01-3 m
Vástagos (E_3)	3.01-5 m
Arboles (E_4)	5.01-10 m
Adultos (E_5)	10+ m

Tabla 1. Nombre del estadio y sus categorías en altura.

El establecimiento de cinco estadios da a la matriz la forma de una matriz simétrica de 5x5 categorías, de la forma siguiente:

Stages	Plántulas	Juveniles	Vástagos	Árboles	Adultos
Plántulas	P_{11}	P_{12}	P_{13}	F_{14}	F_{15}
Juveniles	P_{21}	P_{22}	P_{23}	P_{24}	P_{25}
Vástagos	P_{31}	P_{32}	P_{33}	P_{34}	P_{35}
Árboles	P_{41}	P_{42}	P_{43}	P_{44}	P_{45}
Adultos	P_{51}	P_{52}	P_{53}	P_{54}	P_{55}

Tabla 2. Matriz de transición donde P= probabilidad de "saltar o permanecer" de un estadio a otro y F= es la fertilidad la cual es un número entero.

La fertilidad neta (reclutas) es la contribución anual de plántulas de las categorías arbustos y árbol maduro. Por experiencia de campo se determinó que árboles y adultos son las categorías reproductivas de la especie. Los cálculos de las fertilidades fueron realizados mediante la asignación de una abundancia de plántulas proporcional al número de categorías reproductivas en un periodo de tiempo. En este procedimiento se aplicaron reglas de tres, donde, a la proporción de la abundancia de árboles y adultos se asignó una cantidad de plántulas en el periodo ($n_t, n_t + 1$).

		Años t				
Estadio		E_1	E_2	E_3	E_4	E_5
Años $t + 1$	E_1	P			F	F
	E_2	C	P			
	E_3		C	P		
	E_4			C	P	
	E_5				C	P

Tabla 3. Regiones de la matriz de proyección (C/P/F) para la población de *Vochysia ferruginea*. F=fertilidad neta, C=crecimiento a la siguiente categoría, P=permanencia en la misma categoría.

RESULTADOS Matrices de transición

Fueron calculadas cinco matrices para el periodo de medición 1994-1999, ya que se determinó la ocurrencia de fuegos en el periodo del fenómeno de El Niño 1997-98; la matriz correspondiente al periodo 1998-99 fue identificada como la que daría los mejores resultados de una simulación con la ocurrencia de fuegos. A continuación se detallan las matrices para todos los periodos de medición, así como las matrices promediadas para todo el periodo de medición.

Matriz A: periodo 1994-1995

$$A = \begin{bmatrix} 0.5971 & 0 & 0 & 0.4604 & 60.9302 \\ 0.1980 & 0.7500 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1087 & 0.7195 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.2683 & 0.9072 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0773 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 327 \\ 92 \\ 82 \\ 194 \\ 5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 589 \\ 134 \\ 69 \\ 198 \\ 20 \end{bmatrix}$$

Matriz B: periodo 1995-1996

$$B = \begin{bmatrix} 0.6248 & 0 & 0 & 0.2335 & 7.8879 \\ 0.0781 & 0.7090 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0522 & 0.8841 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1014 & 0.8333 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.1615 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 589 \\ 134 \\ 69 \\ 198 \\ 120 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 572 \\ 141 \\ 68 \\ 172 \\ 51 \end{bmatrix}$$

Matriz C: periodo 1996-1997

$$C = \begin{bmatrix} 0.6258 & 0 & 0 & 0.1239 & 1.4253 \\ 0.0350 & 0.7021 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0213 & 0.8529 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0883 & 0.8140 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.1802 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 572 \\ 141 \\ 68 \\ 172 \\ 51 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 452 \\ 119 \\ 61 \\ 146 \\ 82 \end{bmatrix}$$

Matriz D: periodo 1997-1998

$$D = \begin{bmatrix} 0.5486 & 0 & 0 & 0.9440 & 5.7339 \\ 0.0133 & 0.5966 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0168 & 0.8197 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0983 & 0.7809 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.2123 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 452 \\ 119 \\ 61 \\ 146 \\ 82 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 856 \\ 77 \\ 52 \\ 120 \\ 113 \end{bmatrix}$$

Tabla 4. Matrices de transición y vector de abundancia poblacional ($n(t=1)$ y $t(t+1)$) donde, t = tiempo) para un periodo de seis años de regeneración forestal. Fertilidad neta ha sido fijada en las matrices para mayor discusión del procedimiento. Para obtener la fertilidad neta ver en (Ruiz 2000).

Matriz promediada E: periodo 1994-1998 sin ocurrencia de fuegos.

$$E = \begin{bmatrix} 0.6066 & 0 & 0 & 0.4405 & 18.9943 \\ 0.0811 & 0.6894 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0498 & 0.8191 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1391 & 0.8339 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.1578 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} n_{(t=1)} \\ 856 \\ 77 \\ 52 \\ 120 \\ 113 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{(t+1)} \\ 2718 \\ 123 \\ 46 \\ 107 \\ 131 \end{bmatrix}$$

Matriz F: periodo 1998-1999

$$F = \begin{bmatrix} 0.0619 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.0023 & 0.2208 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4615 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.7999 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.1167 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} n_{(t=1)} \\ 856 \\ 77 \\ 52 \\ 120 \\ 113 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{(t+1)} \\ 53 \\ 19 \\ 24 \\ 96 \\ 127 \end{bmatrix}$$



Tabla 5. Matriz promediada (M_t^n): en las cuales se evaluaron periodos sin ocurrencia de fuegos (1994-98) y con la ocurrencia de fuegos (1994-99), también se presenta el vector de abundancia ($n(t=1)$ y $t(t+1)$) donde, t = tiempo).

Distribución Estable de Estadios para periodo con y sin ocurrencia de fuego

Para la población de *Vochysia ferruginea* fueron determinados los valores estables de las matrices (eigenvalues), los valores estables de la izquierda (left eigenvalue) y DEE utilizando la fórmula (6). Para el periodo sin la ocurrencia de fuego: $\lambda = 1.1057$ y para el periodo con ocurrencia de fuego: $\lambda = 1.0427$. Para la obtención del DEE se utilizaron las matrices promediadas para los periodos con y sin la ocurrencia de fuego.

Proyección de la abundancia poblacional de cada estadio en el tiempo

Las proyecciones matriciales de la población en el periodo sin la ocurrencia de fuego (1994-98) fue determinada por la multiplicación continua de la matriz por el vector promedio de abundancia para todo el periodo de medición. Las proyecciones fueron realizadas utilizando la fórmula (5). Los resultados son presentados a continuación.

Fuego	Edad	Plántulas	Vástagos	Juveniles	Árboles	Adultos
0	10	856	77	52	120	113
0	11	2718	123	46	107	131
0	12	4202	305	44	96	149
0	13	5419	551	51	86	164
0	14	6440	819	69	79	178
0	15	7315	1087	98	76	190
0	16	8081	1343	134	77	202
0	17	8772	1581	177	83	214
0	18	9423	1801	224	93	227
0	19	10070	2006	273	109	242
0	20	10750	2200	323	129	259

Tabla 6. Proyecciones matriciales de abundancia poblacional por categoría en el tiempo, donde (0) significa que no existe la ocurrencia de fuego.

Proyecciones matriciales para *Vochysia ferruginea* sin ocurrencia de fuego

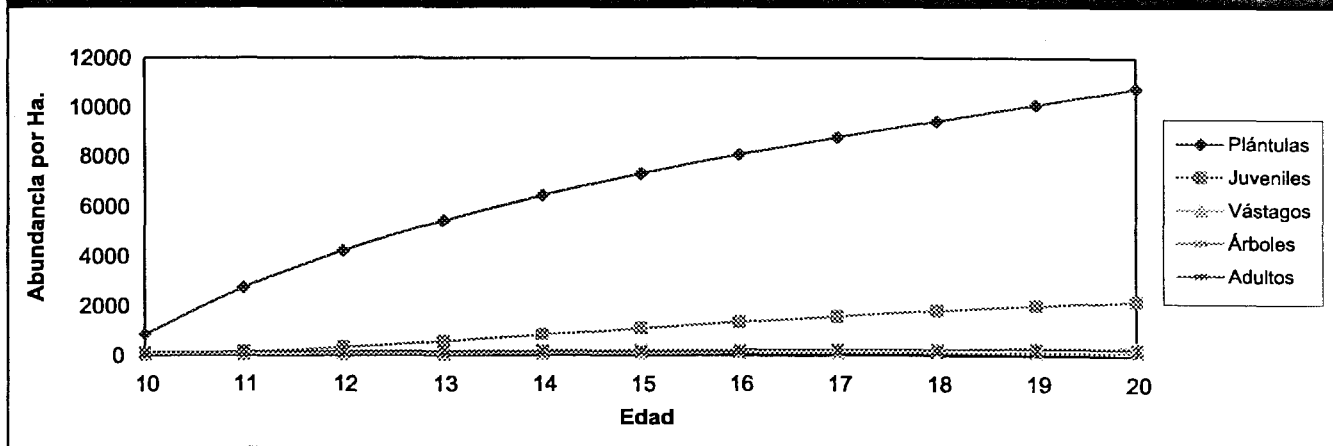


Figura 4. Proyecciones matriciales de las abundancias para las cinco categorías de la especie *Vochysia ferruginea* (abundancia vs. edad).

La fórmula cinco fue utilizada para ambas condiciones forestales con y sin ocurrencia de fuegos. Los resultados para el bosque incendiado se muestra a continuación:

Fuego	Edad	Plántulas	Vástagos	Juveniles	Árboles	Adultos
1	11	53	19	24	96	127
1	12	1990	15	19	82	141
1	13	3167	139	15	70	154
1	14	3935	289	16	59	164
1	15	4473	429	24	51	173
1	16	4872	548	35	45	181
1	17	5185	645	48	41	187
1	18	5441	723	61	39	193
1	19	5662	786	75	39	199
1	20	5860	838	87	41	205
1	21	6049	882	98	43	211

Tabla 7. Proyecciones matriciales de abundancia poblacional por categoría en el tiempo, donde (1) significa que existe la ocurrencia de fuego.

Proyecciones matriciales para *Vochysia ferruginea* con ocurrencia de fuegos

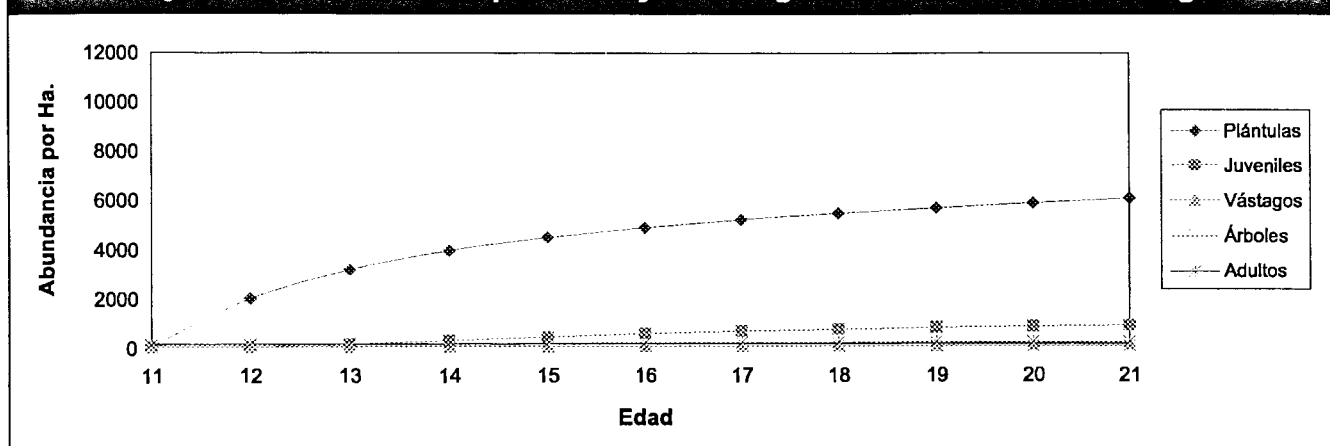


Figura 5. Proyecciones matriciales de las abundancias para las cinco categorías de la especie *Vochysia ferruginea* (abundancia vs. edad).

Matrices de elasticidad

Se calcularon matrices de elasticidad (Tablas 7 y 8), como intento de clarificación de las estrategias de vidas primarias de las especies propuestas por Grimi (1977). Los datos fueron agrupados para cada uno de las regiones de las matrices (Figura 7) y planteados en un triángulo de tipo propuesto por Grime (Figura 8).

	Plántulas	Juveniles	Vástagos	Árboles	Adultos
Plántulas	0.0526	0	0	0.0007	0.0426
Juveniles	0.0433	0.0717	0	0	0
Vástagos	0	0.0433	0.1237	0	0
Poles	0	0	0.0433	0.1328	0
Adultos	0	0	0	0.0426	0.40336

Tabla 7. Matriz de elasticidad (e_{ij}) para *Vochysia ferruginea* en el bosque húmedo huracanado del suroeste de Nicaragua en el periodo sin ocurrencia de fuegos.

	Plántulas	Juveniles	Vástagos	Árboles	Adultos
Plántulas	0.0248	0	0	0.0002	0.0269
Juveniles	0.0271	0.0361	0	0	0
Vástagos	0	0.0271	0.0687	0	0
Árboles	0	0	0.0271	0.1040	0
Adultos	0	0	0	0.0270	0.6310

Tabla 8. Matriz de elasticidad (e_{ij}) para *Vochysia ferruginea* en el bosque húmedo huracanado del suroeste de Nicaragua en el periodo con ocurrencia de fuegos.

Fuego	Grupo	Suma e_{ij}
0	Fertilidad	0.0433
0	Permanencia	0.7842
0	Crecimiento	0.0173
1	Fertilidad	0.0271
1	Permanencia	0.8632
1	Crecimiento	0.1083

Figura 7. Promedios de los valores de elasticidad para las tres regiones, de una matriz del tipo propuesta por Usher. 0 = sin ocurrencia de fuegos y 1 = con ocurrencia de fuegos.

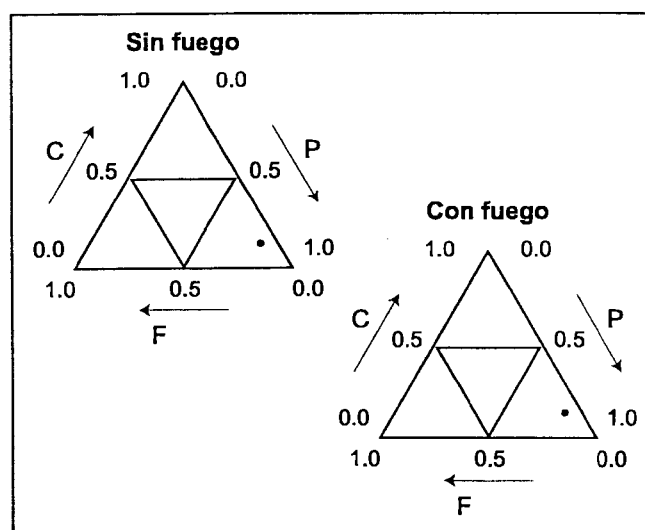


Figura 8. Diagrama de triángulo de los valores de λ para clasificar el tipo de grupo funcional a la cual *Vochysia ferruginea* pertenece.

DISCUSION

Matrices de transición para el periodo sin ocurrencia de fuego. Una vista aguda a los elementos de las matrices de la tabla 4 (Matrices A-E) muestra que la población es bastante estable, ya que los elementos de las matrices permanecen muy similares a través de los periodos de medición; el elemento que más cambió en las matrices fue la fecundidad neta, esto es usual en especies tropicales en las cuales se producen fertilidades netas masivas en periodos cortos de tiempo (aproximadamente cada cinco años en *Vochysia ferruginea*). El hecho que en todas las matrices se representen fertilidades netas mayores a 1 se puede atribuir además al establecimiento de nuevas parcelas a lo largo del periodo de medición. Otra particular característica de la población de *Vochysia ferruginea* en el periodo sin ocurrencia de fuegos es que las matrices presentan altos valores de los coeficientes de las matrices en la región de permanencia (es decir, hay muchos individuos que no crecieron ni decrecieron), lo cual significa que una alta proporción de la población no crece o decrece al siguiente estadio en un periodo. Los coeficientes de fertilidad neta indican que la mayor contribución es aportada por los árboles maduros (E_3).

Matrices de transición para el periodo con ocurrencia de fuego. Los efectos de la ocurrencia de la sequía y los fuegos (tabla 5) en los estadios correspondientes a plántulas, vástagos y juveniles fue significativa y la fertilidad neta se redujo prácticamente a cero. A través de los cálculos de una matriz promediada para todo el periodo de medición (1994-1999) fue posible modelar la ocurrencia de fuegos en el bosque. La matriz media para el periodo de ocurrencia de fuegos representa muy bien la dinámica del bosque cuando ésta es multiplicada por su vector de abundancia en el mismo año de los fuegos, y se determinó que es más eficiente que utilizar un vector promediado para todo el periodo de medición.

A partir de la matriz promediada con la ocurrencia de fuego (tabla 7) se puede observar que la máxima repercusión no es sobre los coeficientes de las matrices, pero sí en la reducción de la abundancia de los individuos de menor alturas expresados en el vector de abundancia. La fertilidad neta además sufrió una sobreestimación al ser promediadas las matrices para todos los años, pero esto se consideró como un artificio del método para promediar las matrices (Ruiz 2000).

Análisis de las matrices en el bosque sin ocurrencia de fuegos. La principal diferencia de la matriz con ocurrencia de fuego y la matriz sin ocurrencia de fuego fue obtenida por el cálculo de dos matrices promediadas para el periodo con y sin ocurrencia de fuegos respectivamente (Tabla 5) tal y como se explicó arriba. Análisis de matrices estándares fueron conducidos para el bosque sin ocurrencia de fuegos; el valor más alto

del valor estable (*eigenvalue*) $SEE = 1.1057$. Ya que λ está relacionado con el valor más alto de $\lambda = 1.057$, indicando que el bosque antes del periodo de fuego (1994-1998) está creciendo cerca a una situación estable. El vector estable de la izquierda (*lefteigenvector*) representa la situación de crecimiento estable de la población modelada y será ligeramente arriba de 1 para todos los estadios, indicando crecimiento en todos los estadios, cercano a una situación estable.

Análisis de las matrices en el bosque con ocurrencia de fuegos. Análisis de matrices fueron en la matriz promediada en el periodo con ocurrencia de fuegos (1994-1999), el más alto *eigenvalue* el llamado $\lambda = 1.0427$. Esto indica que la ocurrencia de fuegos a finales de 1998 y la sequía asociada a esta estación, no condujo al ecosistema bosque a una situación de desequilibrio $\lambda > 1$; pero si llevó a la población de *Vochysia ferruginea* a una situación cercana a la estabilidad, además, que todos los *lefteigenvalues* fueron mayores a 1 en todos los estadios. Los fuegos particularmente mataron a una gran cantidad de plántulas en el sitio La Bodega, el lugar con mayor densidad de plántulas de la especie. La mortalidad inicial fue alta en plántulas para este periodo, además, esto puede ser asociado al periodo de sequía, el cual ha sido observado en años previos donde el fuego ha secado completamente la hojarasca del dosel del fuego; de esta forma el sistema radicular de las plántulas no puede resistir la sequía y se muere.

A diferencia de los incendios, en 1989, en el bosque húmedo huracanado, donde inmensas áreas del ecosistema de pantanos se incendiaron producto de la sequía que secó una gran cantidad de hojas de yolillo (*Raphia taedigera*) propiciando que el fuego y los incendios no se propagaran al bosque de latifoliados, porque en ese periodo la hojarasca se encontró húmeda y sirvió como una barrera física para los fuegos. Algo muy diferente ocurrió en el periodo de la ocurrencia de El Niño, en el cual la hojarasca del bosque de latifoliadas se encontraba completamente seca lo que permitió que el fuego avanzara dentro del bosque de latifoliadas y causara altas mortalidades y reducción de las tasas de crecimiento de casi todos los árboles del bosque (Ruiz *et al.* 2001, Vandermeer *et al.* 2001).

Proyecciones matriciales en periodos sin ocurrencia de fuegos. Proyecciones de las abundancias de los estadios en la matriz promediada para el periodo con ocurrencia de fuego muestran un continuo incremento en la cantidad de plántulas en solo diez años de simulación, el cual pudo haber sido una sobre estimación en este estadio, producto del método de cálculo de la matriz promediada. Además, los juveniles son esperados incrementar en abundancia, pero mucho menos que las plántulas. Vástagos y árboles experimentan una leve disminución en los primeros cuatro años de simulación, pero aún presentan una buena abundancia cuando es comparada con el estadio de adul-

tos. Árboles adultos normalmente incrementan en abundancia. Se observó que las proporciones de los cinco estadios se ajustan a la curva de "J" invertida. Basados en los resultados de la tabla 6 y la figura 4, solamente un corto periodo de simulación de cuatro años proporciona resultados confiables y muy importantes para el manejo de la especie puesto que se obtendrían 178 árboles con buen porte para su manejo tan solo en los próximos cuatro años, esto sería posible si la competencia por espacio no limita el crecimiento actual de la especie.

Proyecciones matriciales en periodo con ocurrencia de fuegos. Ya que grandes áreas del bosque previamente huracanado experimentaron la ocurrencia de fuegos en el periodo 1998-1999, se espera que esta simulación brinde un panorama de cómo responderán las poblaciones de la especie *Vochysia ferruginea*, afectadas por los fuegos en el suroeste de Nicaragua.

La curva que experimentan las plántulas (Figura 5) se incrementa en los primeros años después del fuego, causado principalmente por los métodos utilizados para calcular la matriz de transición promediada, pero se espera que la abundancia de dichas plántulas aumente como producto de una mayor abertura en el dosel del bosque después de la ocurrencia de fuegos, el cual incrementa la oportunidad de las plántulas para germinar y crecer. Dichas condiciones de luz son muy necesarias ya que la semilla de esta especie es muy pequeña y podría tener solamente las energías necesarias para germinar. Asimismo, el fuego pudo haber disminuido la cantidad de hojarasca en el sotobosque lo cual incrementa las probabilidades de establecimiento de la radícula de las plántulas en el suelo del sotobosque. La curva de las plántulas, en la figura 5, incrementan continuamente, pero ya que la simulación incluye la ocurrencia de fuegos cada cinco años, es de esperar que un nuevo incendio ocurrirá en los próximos cinco años aproximadamente, pero es algo que no se refleja en los resultados de las proyecciones matriciales de la abundancia por estadio.

En presencia de fuego los juveniles y vástagos incrementan su abundancia (figura 5) y los árboles experimentan un decrecimiento más o menos continuo, el cual es más obvio en el periodo de simulaciones. Ciertamente, este decrecimiento no se esperaba que fuera muy extremo, en todas los estadios de altura, incluso atendiendo la distribución de "J" invertida se esperaba que ésta fuese menor para los árboles. Causas de dicho decrecimiento pudo haber sido producto en gran manera de los métodos utilizados para calcular los elementos de la matrices, los cuales no permiten hacer proyecciones en periodos largos de tiempo en el futuro. Observando cuidadosamente los datos en la tabla 7, un periodo de simulación de cuatro periodos en el futuro brinda resultados confiables. Si la población de *Vochysia ferruginea* crece de acuerdo a las simulaciones, los árboles maduros podrían tener su copa bien establecida en el dosel su-

perior en un futuro cercano, dichos individuos se espera que no sean susceptibles a estrés asociado con sequía o incendios de dosel inferior. De ser así, la cantidad de plántulas representada en la figura 7 incrementarían, pero sus oportunidades para crecer serán pequeñas, principalmente por las condiciones de oscuridad en el sotobosque.

Análisis de elasticidad

Análisis de elasticidad fueron calculados en forma de matrices de elasticidad, en los cuales el bosque presenta una alta sensibilidad en los estadios de árboles maduros $e_{jj}=0.40336$ en el periodo sin ocurrencia de fuegos y $e_{jj}=0.6310$ para el periodo con ocurrencia de fuegos. Esto significa que cualquier cambio (raleo, explotación o disturbio natural: como fuego o herbivoría intensiva) que afecte a este estadio tendrá la mayor repercusión sobre la poblacional y específicamente sobre el λ poblacional; ya que este estadio representa la proporción de la población que ya está establecida y la cual contribuye reproductivamente a la matriz poblacional por medio de la fertilidad neta, es decir, la producción de plántulas. De esta forma, cualquier cambio en este estadio tendrá la mayor repercusión en la población, dicho análisis será de gran importancia en nuestra siguiente fase de investigación la cual compete al manejo de la especie –Boucher y Ruiz (2001a,b). De acuerdo con Boucher y Mallona (1997), la sensibilidad para los árboles maduros fue solamente 0.3580, menor, incluso, que los índices calculados para el periodo, con y sin ocurrencia de fuegos, determinado en esta investigación.

Análisis de elasticidad: Intento de clasificación

Vochysia ferruginea es reportada como una especie de bosque secundario ya sea por observaciones de su conducta en el de campo o a partir de experiencia producto de experimentación en viveros forestales (Boucher *et al.* 1994, Boucher y Mallona 1997, Boucher 1997, Butterfield y Fisher 1993, Finegan 1992, Gonzáles y Fisher 1994, Hagar *et al.* 1997, Powers *et al.* 1997). En este apartado se utilizó el bien conocido modelo de Grime (1977) para determinar las estrategias primarias de plantas a través de la graficación de los valores de matrices de elasticidad (Caswell 1989, Silvertown *et al.* 1993, 1996).

Los resultados presentados en la figura 8 demuestran que la región del triángulo de Grime al cual pertenece la especie *Vochysia ferruginea* es al de "Ruderal". Las especies "Ruderales" han sido descritas como aquellas que experimentan un rápido crecimiento y reproducción en orden de eludir la competencia al máximo o tomar ventajas de disturbios de intensidad intermedia. Para este estudio en particular, el ambiente que ocupa la especie es el de bosques en regeneración,

la cual es la situación actual del bosque huracanado de Nicaragua. Tomando en cuenta la estrategia de regeneración excepcional de la especie después del huracán Juana (Boucher *et al.* 1994), la categorización de la especie *Vochysia ferruginea* debe reconsiderarse como: *especie de estrategia ruderal que optimiza su regeneración en bosques recientemente perturbados*.

***Vochysia ferruginea* en el bosque huracanado y post incendios: Una perspectiva de ecosistema.**

Doce años después del huracán Juana, la especie *Vochysia ferruginea* ha mostrado un crecimiento muy rápido, hasta convertirse en la especie más abundante del bosque huracanado (Boucher 1997 a,b) e incendiado. Su desempeño muy excepcional inmediatamente después del huracán se encuentra enfrentando la etapa de autoraleo del bosque. El proceso de autoraleo ha iniciado con mortalidades anuales bajas, 5 % aproximadamente, para todo el bosque (Boucher *com. per.* 2001); si esta mortalidad se considera como acumulativa puede considerarse que la etapa de autoraleo está en proceso. La copa actual del bosque se encuentra aproximadamente a 13 metros de altura del sotobosque y aparenta ser muy continua desde abajo. Muchas especies demandantes de luz se encuentran llenando agujeros en la copa por medio de ramificaciones laterales de sus copas (lo cual se considera un crecimiento logarítmico de su copa con respecto a su área basal) ocupando nichos de regeneración formados después de la ocurrencia de pequeños disturbios, como la caída de una rama, de esta forma coexistiendo con especies de la copa superior.

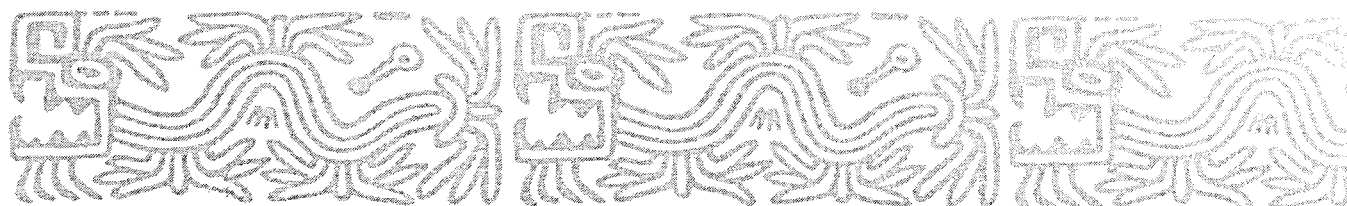
A partir de los resultados del modelo se espera que *Vochysia ferruginea* continúe creciendo rápidamente, pero a una tasa menor a los años iniciales después del huracán, esto como producto de la fase actual de autoraleo. Por otro lado, Finegan *et al.* (1999) determinó que la especie *Vochysia ferruginea* y otras dos especies mostraron crecimientos diamétricos que no estuvieron relacionados con el grado de apertura de la copa como producto de diferentes intensidades de sistemas silviculturales de liberación y sistemas de transformación que incentivan la regeneración natural como el *shelterwood*, los que fueron aplicados hace treinta años; concluyendo que la especie es demandante de mucha luz en sus primeros estadios, pero tiene

un punto de saciación en el cual el crecimiento será independiente a la cantidad de luz ofertada por el tratamiento silvicultural, esto debe tomarse muy en cuenta al momento de decisiones orientadas al manejo de la especie, ya que de acuerdo a las proyecciones matriciales habrán aproximadamente 160 individuos de *Vochysia ferruginea* aptos para ser manejados en solo cuatro años en el futuro.

La diversidad de especies de bosque húmedo tropical es mantenida, simplemente, porque las especies presentes no tienen tiempo de excluirse competitivamente puesto que el tiempo entre disturbios de gran escala es muy corto (Hubbille y Foster 1986). De esta forma se ha atribuido a los disturbios la composición y estructura presente de los bosques naturales. En caso de perturbaciones de escala mayor, como el huracán Juana en Nicaragua, mantiene un número de especies acordes a la intensidad del disturbio, es decir, a mayor intensidad del huracán mayor será la diversidad de especies que regenerarán (Vandermeer *et al.* 2000); aunque aún es tema de debate el factor de limitante por causa de reclutamiento principalmente para el gremio de las pioneras (Hubble 1999), pero el panorama general en el bosque huracanado de Nicaragua es que los sitios donde el huracán azotó con mayor intensidad son los que presentan mayor diversidad de especies. Evidentemente favoreciendo a la abundancia de *Vochysia ferruginea* la cual es hoy día la especie con mayor potencial de manejo a partir de la implementación de sistemas silviculturales de manejo de bosque húmedo huracanado de Nicaragua (Ruiz, 2001).

Agradecimientos

Agradezco a National Science Foundation (NSF) por financiar este estudio a partir de la beca para investigación a John Vandermeer. Al profesor N. Reitze de Graaf quien fue tutor de este trabajo de maestría en ciencias de Ecología Silvicultural para la Universidad de Wageningen. Jans Jansen brindó muchos comentarios y ayuda para el manejo de la base de datos. El profesor Douglas H. Boucher fue una gran ayuda al facilitar literatura y programas estadístico de álgebra de matrices así como enseñarme los principios básicos de moldeaje matricial. Este trabajo no hubiera sido posible sin la solidaridad fraterna de John Vandermeer, Ivette Perfecto, Iñigo Granzow de la Cerda, Clara Pastora Téllez, Ever Otero, Magdalena López, Sjoerd Van der Berg, Wartono Rasidin, el amor de mamá, mi familia y amigos. ■



Bibliografía

- Boucher, D. H. 2001. Comunicación Personal. Departamento de Biología. Hood College. Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland.
- Vandermeer J.H., Mallona M.A., Zamora N. & I Perfecto. 1994. "Resistance and resilience in a directly regeneration forest: Nicaraguans trees of Vochysiaceae after hurricane Joan". **Forest Ecology and Management**. 68: 127-136.
- . 1997a. "Crecimiento del palo de mayo (*Vochysia ferruginea*) en el bosque huracanado de Nicaragua". **Wani, la revista del Caribe Nicaragüense** (Managua, Nicaragua) 21:16-20.
- . 1997b. "General patterns of age-by-stage distribution". **Journal of Ecology**. 85: 235-240.
- & Mallona M.A., 1997. "Recovery of the rain forest tree *Vochysia ferruginea* over 5 years following hurricane Joan in Nicaragua: a preliminary population projection matrix". **Forest Ecology and Management**. 91: 195-204.
- , y J. Ruiz. 2001a. *Recruitment Limitation studies using population matrices for Vochysia ferruginea and Dipterix olifera at the Atlantic Coast of Nicaragua*. Reporte Interno. Proyecto Biodiversidad. 16 Pag.
- , y J. Ruiz. 2001b. *Monograph on Vochysia ferruginea a tree from Nicaraguan Rain Forest*. En preparación.
- Butterfield, R. P. & R. F. Fisher. 1993. "Untapped potential: native species for reforestation". **Journal of Forestry**. 92: 37-43.
- Caswell, H. 1989. *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer, Sunderland, MA. 328 pp.
- de Kroon H., A. Plaisier, J. Groenendaal, & H. Caswell. 1986. "Elasticity: The relative importance of demographic parameters to population growth rate". **Ecology** 67: 1427-1431.
- Enright N. J. & A. D. Watson. 1991. "A matrix population model analysis for the tropical tree, *Astrocaryum cunninghamii*". **Australian Journal of Ecology** 16: 507- 520.
- Finegan B., 1992. "The management potential of neotropical secondary lowland rain forest". **Forest Ecology and Management**. 47: 295-321.
- Finegan B., M. Camacho, & N. Zamora. 1999. "Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest". **Forest Ecology and Management**. 121:159-176.
- Flores, E. 1993. *Árboles y Semillas del Neotrópico* Vol. 2. National Herbarium of Costa Rica. p. 29 -52.
- González J.E. & R. F. Fisher. 1994. "Growth native forest species planted on abandoned pasture land in Costa Rica". **Forest Ecology and Management**. 70: 159-167.
- Granzow de la Cerda I., N. Zamora, J. Vandermeer & D. Boucher. 1997. "Diversidad de especies arbóreas en el bosque tropical húmedo del Caribe nicaragüense siete años después del huracán Juana". **Biol. Trop.** 45: 1409-1419.
- Grime J. P. 1977. "Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory". **The American Naturalist** 982: 1169 - 1194.
- Haggard J., K. Wightman & R. F. Fisher. 1997. "The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica". **Forest Ecology and Management**. 99: 55-64.
- Hubble, S. P. & R. B. Foster. 1986. "Biology, change, and history and the structure of tropical rain forest tree communities". In: J. Diamond and T. J. Case (Editors), *Community Ecology*. Harper and Row, New York. p. 314-329.
- Hubbell, S. P. 1999. "Tropical Tree Richness and Resources-Based Niches". **Science** 283. 554.?
- Krebs 1999. *ECOLOGICAL METHODOLOGY*. Benjamin/Cummings. California. U.S.A. Chapter 10 p. 340-369.
- Lamprecht H. 1986. *Silviculture in the Tropics*. (GTZ) GmbH. Hamburg & Berling (Germany). Capítulo 6. p. 110 - 143.
- Moreira-González I. 1992. "Estudio preliminar sobre autoecología de *Vochysia ferruginea*". **Tecnología en Marcha**. 11: Special No. 45-50.
- Oldeman R. A. A. 1990. "Forest Elements of Silvology". Springer-Verlag. Berling, Heidelberg (Germany). 176-181.
- Picado, F. 1982. "Procesamiento para el diseño de columnas de madera". **Tecnología en Marcha**. 4: 11-14.
- Powers J. S., Haggard J. P. & R. F. Fisher. 1997. "The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-years-old plantation in Costa Rica". **Forest Ecology and Management**. 99: 43-54.
- Ruiz J. 2001. *Ecología: Fundamentos y Ecosistemas Caribeños*. CIDCA-UCA-IDRC (Canadá). En prensa. 160 Páginas.
- , D. H. Boucher, J. H. Vandermeer, I. Granzow de la Cerda, I. Perfecto y V. Martínez. 2001. "Recuperación Inicial de un Bosque Incendiado y Previamente Afectado por el Huracán Juana en Nicaragua". Managua, Nicaragua. **Revista Encuentro** 58: 66-75.

———. 2000. *Playing the tape again - Recovery of Vochysia ferruginea a tree from Nicaraguan rain forest: A matrix transition model*. M. Sc. Thesis Tropical Forestry. Wageningen University. Wageningen, Holanda.

———. 1999. "Mortalidad, crecimiento y fenología de plántulas del palo de mayo (*Vochysia ferruginea*) expuestas a la herbivoría foliar en el bosque huracanado del Caribe Nicaragüense". Managua, Nicaragua. **Wani, revista del Caribe Nicaragüense** 24: 34 - 47.

———. 1998. *Respuesta en sobrevivencia y crecimiento de plántulas de Vochysia ferruginea ante niveles y tipos de daño causado por herbivoría foliar*. Tesis de Licenciatura en Ecología y Recursos Naturales. Universidad Centroamericana. Managua, Nicaragua. 25 PP.

Silvertown J., M. Franco, & E. Menges. 1996. "Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant population for conservation" **Conservation Biology** 10 (2): 591 - 597.

Silvertown J., M. Franco, Pisanty I. & A. Mendoza. 1993. "Comparative plant demography - relative importance of life cycle compo-

nents to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials". **Journal of Ecology** 81: 465-476.

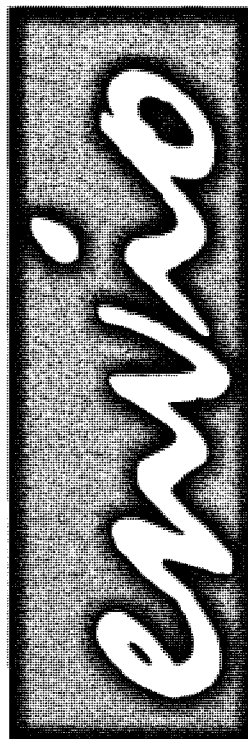
Vandermeer J. H. 1978. "Choosing categories size in a stage population matrix". **Oecologia** 32: 79-84.

Vandermeer J. H., D. H. Boucher, I. de la Cerda, I. Perfecto y J. Ruiz. 2000. "Hurricane disturbance and tropical tree species diversity". **Science**. Vol 290: 788 - 791

Vandermeer J. H., J. Ruiz, I. Granzow-de-la-Cerda, D. Boucher, V. Salgado e I. Perfecto. 2001. Direct and delayed tree mortality associated with the El Niño-induced draught of 1998 in Nicaraguan rain forest. Ecology. En preparación. 14 páginas.

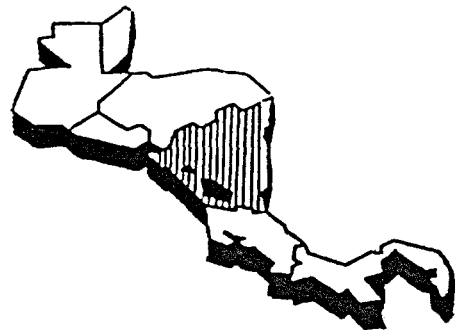
Werner, P. A. & Caswell, H. 1977. "Population growth rates and age- vs. stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris*.)" **Ecology** 58: 1103-1111.

Whitmore, T. C. 1990. *An introduction to tropical rain forest*. Clarendon Press, Oxford. 226 pp.



... SUSCRIBETE YA!

- * Cada número contiene un análisis de la realidad nicaragüense y de los países centroamericanos.
- * Análisis sobre la economía neoliberal y sobre alternativas económicas, ecológicas y sociales.
- * Enfoques y debates de la nueva situación internacional.
- * Política - Economía - Ecología - Sociedad



Suscripción anual de 12 números: NICARAGUA C\$130.00 / CENTROAMERICA Y AMERICA LATINA USD \$30.00
ESTADOS UNIDOS Y CANADA USD \$32 / EUROPA Y RESTO DEL MUNDO USD \$40.00