



Foto: Angela Rocío Mora P.



ENFOQUE CONCEPTUAL

1. Sucesiones ecológicas

La sucesión ecológica es uno de los conceptos más importantes, siendo la base científica para la comprensión, manejo y restauración de dichos sistemas. Huston (1994), la define como un cambio en las abundancias relativas de las especies; en otras palabras, es la investigación de las variaciones de los patrones de abundancia de la especie en diferentes escalas espacio – temporales, o la secuencia lenta pero ordenada de comunidades biológicas distintas en el mismo lugar (Armesto et al., 1985; Glenn-Lewin et al., 1992). Es un término aceptado para identificar los cambios temporales que se presentan en la estructura, composición taxonómica y funciones de un ecosistema después de ser perturbado o el cambio en la composición de especies y en la arquitectura tridimensional de la cobertura vegetal de un lugar a través del tiempo (Pickett & White, 1985, Pickett y Cadenasso, 2005). Desde el punto de vista poblacional, la sucesión se define como una secuencia natural de conjuntos de poblaciones que ocurren en un lugar y tiempo determinado (Begon, et al., 2005, Rapport et al., 2003).

Se presenta cambio secuencial en la abundancia relativa de las especies, o grupo de especies dominantes, cuando ocurre un disturbio o variación ambiental (Van der Maarel, 1988; Huston & Smith, 1987). La sucesión se suele interpretar de acuerdo con la intensidad del disturbio y los procesos de colonización y regeneración natural que se produzcan en la comunidad.

La interpretación de los fenómenos sucesionales tiene diferentes enfoques, los cuales, en su mayoría, tratan de establecer patrones y procesos. En la comparación de diferentes patrones se establecen similitudes y diferencias para extraer generalizaciones que expliquen cambios en los procesos (McCook, 1994), y se puedan encontrar mecanismos que expliquen causalmente la sucesión.

Diferentes modelos examinan la sucesión en términos de teoría y explicación (Pickett et al., 1987), o de manejo y aplicaciones: desde escalas de paisaje u organismos individuales, y a niveles de poblaciones, comunidades o ecosistemas (la mayoría de modelos han trabajado a nivel de comunidad), esta variedad de modelos tiene diferentes propósitos y por consiguiente alcanzan varios fines, en micro, meso y macro escalas (McCook, 1994).

La sucesión se promueve a partir de la expresión o germinación de especies presentes en los bancos de semillas, y se determina por los rasgos de historias de vida de las especies, o características propias de los individuos, los cuales se adquieren por procesos evolutivos y crecen bajo ciertas condiciones. Dichos rasgos de historia de vida, son características fisiológicas y ecológicas como el tamaño, forma de dispersión de las semillas y de crecimiento, altura, mecanismos de reproducción sexual y asexual, capacidad para formar un banco de semillas y rasgos de la hoja (Lavorel & Garnier, 2002).

En las fases tempranas de una sucesión, las especies más abundantes son las llamadas oportunistas, pioneras, colonizadoras o sucesionales tempranas, que se reproducen con gran rapidez (estrategias r), pero poseen poca biomasa, las cuales tienen la capacidad de preparar las

condiciones para el establecimiento de nuevas especies (estrategias k), y por lo tanto, la sustitución de una comunidad por otra, cada vez con mayor complejidad a través del tiempo, hasta lograr la estabilidad de la etapa o comunidad clímax (Figueredo et al., 2011).

En el comienzo de una sucesión, la estructuración del proceso más importante en las comunidades es la llegada de propágulos desde el exterior y la expresión del banco de semillas del suelo, estos procesos son aleatorios, además de las condiciones ambientales (Meiners et al., 2015). La sucesión secundaria ocurre después de los disturbios como inundaciones y fuego (Beyers, 2004), así como terrenos que fueron dominados por actividades agrícolas y de pastoreo, que dejan un legado de especies que pueden persistir, pero que a menudo se componen de especies no deseadas (Moral et al., 2007).

1.1 Sucesión primaria y secundaria

La sucesión ecológica depende de la intensidad del disturbio y el grado de perturbación que han padecido los organismos y su entorno. La sucesión primaria se da por la colonización y establecimiento de especies pioneras en zonas carentes de una comunidad, como en sustratos recién formados sin nada de materia orgánica, y empieza en un área estéril con condiciones al principio no favorables; la sucesión es muy lenta al comienzo, y requiere tiempo para llegar a la madurez estable. Este tipo de sucesión es de gran importancia ya que aporta propágulos de zonas aledañas que no existen en el banco de semillas de estos sitios (Walker et al., 2003 y Barrera et al., 2010).

En la sucesión secundaria, la comunidad se desarrolla en lugares previamente ocupados por otras bien desarrolladas o ecosistemas que han sido perturbados por incendios forestales, tala de bosque y abandono de un campo agrícola. En tales casos, la sucesión,



parte del potencial biótico superviviente (semillas, retoños, plántulas, adultos), que hayan dejado las comunidades preexistentes (Barrera et al., 2010), como en las selvas aprovechadas para la extracción forestal y cultivos o campos ganaderos abandonado (Frangi et al., 2004).

1.1.2 Sucesión y disturbios

La moderna visión del cambio de la vegetación enfatiza la importancia de repetidos y relativamente frecuentes disturbios y acepta continuos cambios en la vegetación como la norma (Pickett & White, 1985). Un disturbio es cualquier evento discreto en el tiempo que irrumpe en un ecosistema, comunidad o estructura de una población y cambia los recursos, la disponibilidad del sustrato y el ambiente físico (Pickett & White, 1985). Los disturbios naturales hacen parte de los procesos y de la dinámica intrínseca de los ecosistemas. Ocurren a diferentes escalas espaciotemporales, pudiendo afectar a todos los niveles de organización ecológica (Pickett & White, 1985). El mosaico de parches que conforman el paisaje debe su gran variedad y heterogeneidad a los disturbios naturales y antrópicos, los cuales al abrir claros en la vegetación y cambiar las condiciones del medio, favorecen el ingreso de nuevas especies y desencadenan procesos sucesionales que permiten a la comunidad recuperarse de la perturbación y alcanzar un estado de relativa estabilidad (Denslow, 1985).

Casi siempre el disturbio es el agente promotor de la sucesión, determinando además las condiciones iniciales del proceso, los dos, disturbio y sucesión, son los principales modeladores del paisaje (Huston, 1994). El paisaje es un sistema abierto compuesto por un mosaico de parches que varían en características como tamaño, composición florística y estado sucesional entre otras. Estas variaciones se deben a la heterogeneidad espacial y temporal generada por los disturbios naturales o antrópicos, que al producir la fragmentación de los ecosistemas pueden conducir a la extinción local de especies en algunos parches. Sin embargo, la extinción no alcanza a ser total,

porque al ser un sistema abierto en equilibrio dinámico, ocurre migración de especies entre parches (Huston, 1994).

El papel de los disturbios naturales en el paisaje es permitir la coexistencia de especies, promover una alta diversidad y estabilidad del ecosistema por medio de la generación de heterogeneidad espacial y temporal. Este papel es posible gracias a la capacidad que poseen los disturbios para redistribuir los recursos, por ejemplo, en comunidades vegetales abren espacios cambiando la disponibilidad de luz, nutrientes o la temperatura ambiental y de esta manera, permiten el establecimiento de otros individuos, al haber menos competencia por la disminución en la abundancia de las especies dominantes (Premauer, 1999).

Tanto los disturbios naturales como antrópicos, son fuerzas que transforman las dinámicas de los sistemas ecológicos (Individuos, poblaciones, comunidades, ecosistemas, paisajes) (Vargas, 2000), y modelan los diferentes tipos de dinámica de la vegetación: fluctuaciones, claros, parches, sucesiones primarias, sucesiones secundarias, sucesiones – regeneraciones, sucesiones cíclicas y sucesiones seculares (ver Van der Maarel, 1988).

Un disturbio es considerado directo, si su acción afecta la supervivencia de los individuos de un parche e indirecto si su acción altera los niveles de recursos de un modo u otro, para finalmente repercutir en la supervivencia de los individuos (Hobbs & Huennecke, 1992). Puede resultar un evento predecible o normal en una comunidad, si el área estudiada es lo bastante grande o el período de observación es lo suficientemente largo. Si un disturbio es predecible, la biota puede adaptarse a él, mientras que un disturbio impredecible tendrá un gran impacto sobre el ecosistema. El primer impacto de un disturbio siempre es remover organismos (Por desplazamiento o muerte), las especies y la cantidad de organismos removidos dependerá de la escala del evento (Reice, 1994).

1.1.3 Modelos de sucesión

Modelo de Clements

Este modelo asume la sucesión como una secuencia unidireccional que se origina de especies dominantes tempranas que modifican el ambiente y lo hacen favorable para otras especies, las cuales dominan competitivamente a las especies tempranas. El resultado de la modificación del ambiente por las plantas va conllevando a una progresiva estabilización, de tal manera que cada vez menos especies pueden colonizar el nuevo ambiente. Cada etapa sucesional es más estable que la anterior y por consiguiente el ecosistema se hace estable, más resiliente y menos susceptible a cambios en la dominancia de especies (Pickett & Cadenasso, 2005).

La interpretación de Clements asume el “**relevo florístico**”, las especies se van remplazando en tiempo y espacio. Clements enfatizó la unidireccionalidad progresiva de la sucesión hasta un inevitable clímax, pero, solamente en ausencia de disturbio (McCook, 1994). De acuerdo con este punto de vista, la clímax es una condición de gran estabilidad en la cual la vegetación alcanza un equilibrio con el clima regional. La teoría sucesional Clementsiana fue un punto de vista de equilibrio; es decir, que el cambio sucesional necesariamente progresa hacia el desarrollo de un tipo de vegetación estable en equilibrio con el clima regional. Este enfoque es determinístico, por postular que el desarrollo de la clímax era ordenado y predecible como la historia de vida de un organismo individual (McCook, 1994).

Clements (1916), desarrolló un esquema de procesos que dirigen la sucesión de la siguiente manera:

1. Nudación: es la creación de un área desnuda o parcialmente desnuda por un disturbio, el cual inicia la sucesión.
2. Dispersión o migración: arribo de organismos al sitio abierto.
3. Establecimiento de organismos en el sitio.
4. Competencia: la interacción de organismos en el sitio.

5. Reacción: la modificación del sitio por los organismos y de ese modo cambio en las habilidades relativas de las especies para establecerse y sobrevivir.
6. Estabilización: el desarrollo de una clímax estable.

Modelo de Gleason y Egler

Dos críticos tempranos de la teoría sucesional clementsiana, fueron Henry A Gleason y Arthur G Tansley. Gleason, criticó la afirmación de Clements, quien manifestaba que las comunidades vegetales eran entidades orgánicas altamente integradas y enfatizó en la conducta individual de las especies de plantas y el papel de los eventos casuales o al azar (o eventos fortuitos o procesos estocásticos). Gleason, entendió las comunidades como resultado de traslapes fortuitos de distribución de especies con similares tolerancias ambientales. La crítica de Tansley, se centró en la afirmación de Clements de que todo cambio en la vegetación, en una región particular, podía converger hacia el mismo tipo de Clímax . Él afirmó, que factores locales, tales como tipo de roca y posición topográfica, podía resultar en tipos de vegetación Clímax que difieren de la asociada con el clima regional (Glenn – Lewin & Van der Maarel, 1992).

Egler (1954, citado por McCook, 1994), amplió las críticas de Gleason, al modelo del superorganismo de Clements y enfatizó que la naturaleza de cambio en un sitio depende totalmente de la composición de especies que llegan por medios complejos y estocásticos, lo cual resulta en una dinámica sucesional de naturaleza individual. Además, propuso que la sucesión secundaria en campos abandonados puede ser comprendida mejor por la “**composición florística inicial**” de un área que por el sucesivo “relevo florístico” de especies que arriban posteriormente; propuso una hipótesis alternativa en la cual la sucesión es vista como la consecuencia de diferentes tasas de crecimiento de varias especies que están inicialmente presentes en un sitio. Esta visión implica, que la aparición de una secuencia de especies es debida al rápido crecimiento de algunas de ellas que eclipsan el crecimiento



de otras por su tamaño, longevidad y otros rasgos de historias de vida. Egler establece categóricamente que cualquier trayectoria sucesional real implica procesos tanto de “relevo florístico” como de “composición florística inicial” (McCook, 1994).

Modelo de Drury & Nisbet.

Drury y Nisbet (1973), demostraron que los patrones de abundancia de las plantas que siguen a un disturbio, implican no solamente reemplazamiento sucesional, sino, además, ciclos y divergencias. Ellos afirmaron claramente que la sucesión en un sitio único implica una secuencia de especies (más bien que simplemente el crecimiento de las especies dominantes), porque ninguna especie puede dominar la vegetación a través de su período de crecimiento. En otras palabras, la causa básica del fenómeno de sucesión secuencial es entender las correlaciones entre: tolerancia al estrés, crecimiento rápido, pequeño tamaño, corta vida y amplia dispersión de semillas. Drury y Nisbet (1973), consideraron que si diferentes estrategias de historias de vida son generalmente excluyentes, entonces, “mucho del fenómeno de la sucesión se puede entender como consecuencia del crecimiento diferencial, supervivencia diferencial (y quizás capacidad diferencial de colonización), de las especies adaptadas a crecer en diferentes puntos de un gradiente ambiental”.

Modelo de las tres vías o trayectorias de Connell y Slatyer

Connell y Slatyer (1977), sugirieron tres trayectorias o vías alternativas de sucesión: facilitación, tolerancia e inhibición. La sucesión secuencial procede por una de las tres vías exclusivamente.

Los modelos de tolerancia e inhibición, suponen que cualquier especie que llega a un sitio tiene el potencial de colonizar. Por el contrario, el modelo de facilitación presume que solo las especies sucesionales tempranas o “pioneras” son capaces inicialmente de colonizar (Pulsford et al., 2014).

En el modelo de facilitación, las especies sucesionales tempranas facilitan la entrada o llegada de las especies sucesionales tardías. Las especies tardías son inicialmente incapaces de colonizar el espacio, porque requieren de condiciones ambientales generadas por las especies tempranas. Posteriormente, las especies sucesionales tardías asumen la dominancia.

En el modelo de tolerancia (Connell & Slatyer, 1977), las especies sucesionales tempranas y tardías se establecen. Las especies sucesionales tardías modifican el ambiente, pero no excluyen a las sucesionales tempranas y asumen la dominancia. Las especies sucesionales tardías se establecen con éxito si son tolerantes a los bajos niveles de recursos y, por lo tanto, superan a las especies sucesionales tempranas.

En el modelo de inhibición (Connell y Slatyer, 1977), las especies sucesionales tempranas modifican el ambiente y las sucesionales tardías no pueden establecerse. Las especies sucesionales tempranas inhiben el establecimiento y desarrollo de otros individuos hasta que mueren o se dañan. Las especies sucesionales tempranas alteran las condiciones y las hacen menos adecuadas para las especies de sucesionales posteriores tempranas y tardías. Como consecuencia, la teoría de la inhibición predice una sucesión secuencial gradual de especies de corta a larga vida. Connell y Slatyer (1977), concluyeron que, para la sucesión de la vegetación, la literatura en ese momento mostró más apoyo para este modelo que para los modelos de tolerancia y facilitación (Pulsford et al., 2014).

El mecanismo de facilitación corresponde al modelo de reemplazo florístico de Clements, en el cual las especies tempranas van modificando su ambiente y facilitan el establecimiento de las especies tardías; este modelo incorpora aspectos de la historia de vida de las plantas (tiempo de arribo y longevidad), interacciones de facilitación y desplazamientos competitivos. En

el modelo de inhibición las especies tempranas son reguladoras de la sucesión, otras especies no pueden crecer en la presencia de estas, este modelo incorpora aspectos de la historia de vida (tiempo de arribo y longevidad), e inhibición competitiva. En el modelo de tolerancia, los cambios florísticos pueden ser una función de los rasgos diferenciales de las historias de vida (tiempo de arribo y tasa de crecimiento), y de la capacidad diferencial de las especies sucesionales tardías a tolerar las condiciones iniciales del ambiente (Pickett et al. 1987, Walker & Chapin, 1987).

Los modelos de Connell y Slatyer (1977), además de basarse en propiedades de la comunidad, enfatizan en la importancia de las características de las historias de vida de las especies en la determinación de los patrones de sucesión. Este interés por las propiedades individuales de las especies ha sido especialmente tratado en los trabajos de Grime (1979), Peet y Christensen (1980), Glenn-Lewin et al. (1992). La conclusión general de este enfoque, enmarcado en la hipótesis de Gleason, se centra en que muchos aspectos del fenómeno sucesional pueden ser entendidos como consecuencia de la capacidad diferencial de colonización, crecimiento y supervivencia de las especies.

Modelo de Noble y Slatyer:

Noble y Slatyer (1980), presentan cinco consideraciones o generalizaciones acerca de los factores más importantes a tener en cuenta para la comprensión del fenómeno sucesional:

- a. La composición de especies, inmediatamente después de un disturbio, depende de los propágulos, los cuales se dispersan en el sitio o de otro sitio; o persisten a través de disturbios en el sitio; o de retoños vegetativos de órganos sobrevivientes al disturbio.
- b. Inmediatamente después del disturbio hay un pulso de reclutamiento o rebrote bajo condiciones de poca competencia por espacio u otros recursos.

- c. Después del pulso inicial, el reclutamiento baja (o es lento). Una vez una planta individual se establece es muy difícil desplazarla.
- d. El posterior reclutamiento de especies adicionales es a veces facilitada por los componentes iniciales, pero es frecuentemente restringida y puede ser inhibida.
- e. En ausencia de disturbios posteriores, las especies de larga vida y aquellas que pueden regenerar en presencia de sus propios adultos, llegarán a ser finalmente las dominantes.

Con estas generalizaciones Noble y Slatyer (1980), desarrollaron un modelo cualitativo para predecir los cambios mayores en la dominancia y composición de especies en comunidades de plantas sujetas a disturbios recurrentes. El modelo afirma que la dinámica cualitativa de las especies (como persistencia o extinción), se puede predecir sobre la base de ciertos atributos vitales, o atributos de historias de vida de la población, en conjunto (Vargas 1997, 2000).

Los atributos vitales o rasgos de historias de vida exitosos en las secuencias de reemplazamiento determinan el éxito de las especies ante el disturbio en un ambiente particular. La sucesión secuencial entonces se puede explicar correlacionando rasgos de historias de vida (forma de crecimiento, tasa de crecimiento y tolerancia), especies que tienen una amplia dispersión, alto reclutamiento y altas tasas de crecimiento tienden a ser intolerantes a la sombra (McCook, 1994). Esta correlación sugiere la siguiente interpretación mecanística: inmediatamente después de un disturbio se forman sitios disponibles y especies con altas tasas de colonización y crecimiento son rápidamente reclutadas y dominan el sitio (Noble & Slatyer, 1980).

El aspecto más interesante del trabajo de Noble y Slatyer es el uso de atributos de historias de vida de plantas individuales, o de atributos vitales de poblaciones que se basan en propiedades de



plantas individuales, para explicar patrones a nivel de la población y dinámicas a largo plazo. Los atributos vitales son características que se consideran vitales para la supervivencia y reproducción de especies en áreas periódicamente sometidas a disturbios (Vargas, 1997).

Modelo de Tilman

Es un modelo cuantitativo y es conocido como la hipótesis de la razón de recursos, o modelo de asignación de recursos, en él se enfatiza el papel de la competencia a lo largo de un gradiente de recursos. Las especies capaces de establecerse crecen y se reproducen más rápido, en un nivel particular de recursos limitados y serán competitivamente dominantes.

Tilman (1985), considera que este arreglo a lo largo de un eje de recursos puede explicar patrones de especies en la sucesión y considera que un cambio en los recursos causará un cambio simultáneo en la dominancia de las especies. Tilman, observó que la trayectoria sucesional de los recursos, implica el decrecimiento e incremento de dos nutrientes limitantes. Tal trayectoria en la cual dos recursos limitantes están inversamente correlacionados, resultará en una sucesión secuencial siempre y cuando la dinámica de la competencia sea más rápida que la dinámica de la trayectoria de recursos (Mc Cook, 1994).

Los niveles de luz en el suelo son alterados por la acumulación de biomasa (Tilman 1985), y el mecanismo sugerido para cambios en los niveles de nitrógeno son grandemente dependientes de nitrógeno de origen biológico. El modelo predice sucesión en respuesta a cambios en los niveles de recursos, independientemente de la causa del cambio, en sucesiones autogénicas o cambios de facilitación (McCook, 1994).

Modelo de Pickett: la síntesis moderna

La dinámica de la vegetación se basa en la idea fundamental, de que las diferentes capacidades de las plantas, que prevalecen o dominan

en un ambiente, determinan la naturaleza del arreglo o ensamble de especies que puede existir en un lugar determinado. La sucesión resulta, entonces, de las características de un sitio, una colección de especies que pueden ocupar el sitio y la interacción de las especies que ocupan ese sitio. (Pickett et al., 1987, Pickett & Cadenasso, 2005) (Fig. 1).

La *Ley de la dinámica de la vegetación* (Pickett & Cadenasso, 2005), tiene la siguiente estructura lógica: si existe un sitio disponible y hay una disponibilidad diferencial de especies en el sitio y las especies tienen desempeños diferenciales, entonces la composición o estructura de la vegetación cambiará a través del tiempo:

1. Un sitio llega a estar disponible porque los disturbios alteran o afectan la vegetación establecida, abren espacios o crean nuevas superficies.
2. El cambio en la composición y estructura de la vegetación, después de un disturbio, depende de la capacidad de las especies para sobrevivir al disturbio o para alcanzar un sitio después del disturbio. Las especies pueden estar disponibles en un sitio de dos formas: a. las especies pueden persistir al disturbio como bancos de semillas, plántulas o retoños, o como adultos y b. pueden llegar al sitio por dispersión: lluvia de propágulos. La supervivencia diferencial de las especies después de un disturbio está determinada por las características tanto de las especies como del tipo e intensidad del este.
3. Las características individuales de las especies como la capacidad de adquirir recursos, crecimiento, persistencia y reproducción, estas características junto con rasgos de historia de vida como tasas de crecimiento relativo, edad de la primera reproducción, capacidad competitiva, tolerancia al estrés, defensas antiherbívoro, son algunos de los rasgos que determinarán su desempeño diferencial.

1.2 Filtros ecológicos

El conjunto de las comunidades en la restauración es dirigido por condiciones bióticas y abióticas que moderan la entrada de nuevas especies, individuos o comunidades, estas condiciones se denominan filtros ecológicos (Temperton et al., 2004, Bochet et al., 2011).

Según la teoría de ensamblaje de las especies, solo aquellas pertenecientes al conjunto de especies locales capaces de atravesar una serie de filtros, podrán establecerse con éxito en una zona determinada (Weiher & Keddy, 2004). Dicha teoría, a diferencia de la sucesión ecológica, se enfoca sobre las interacciones entre organismos dentro de la comunidad y las actuales trayectorias que dicha comunidad toma en respuesta a sus interacciones (Prado, 2013).

Para Hobbs y Norton (2004), entre las reglas de ensamblaje están los filtros ecológicos, condiciones bióticas y abióticas que permiten el establecimiento o no de una especie en una comunidad y su importancia tiene dependencia espacio-temporal. Mediante un proceso de selección a través de filtros sucesivos, el tamaño del conjunto de especies locales se ve progresivamente reducido a un subconjunto de especies del conjunto original.

Por lo anterior, la selección de especies leñosas y no leñosas se hace en función de sus rasgos morfológicos y funcionales que definen su capacidad para alcanzar una zona, como los son: filtro de la dispersión (banco de dispersión de semillas, mutualismo y polinización); para adaptarse a las condiciones del medio a través del filtro de factores abióticos como el clima (lluvia, gradientes de temperatura y heladas), el sustrato (fertilidad del suelo, disponibilidad de agua del suelo y la toxicidad), la estructura del paisaje (posición del paisaje, uso previo de la tierra, tamaño y aislamiento); para competir con las demás plantas establecidas; filtro de las interacciones bióticas: facilitación, tolerancia e inhibición (Weiher & Keddy, 2004); filtros socioeconómicos como

las expectativas de la gente (metas) y recursos disponibles (Hobbs & Norton, 2004).

A medida que van entrando las especies en la comunidad y transcurre la sucesión, la intensidad e influencia relativa de los filtros va cambiando, mientras que la dispersión y los factores abióticos tienen un mayor peso en las primeras etapas de la sucesión, las interacciones planta-planta van controlando la retroalimentación inherente al sistema y hacen que los filtros sean dinámicos (Hobbs & Norton, 2004).

1.3 Sucesión e Historias de Vida

Se han hecho intentos por clasificar el gradiente de especies que van desde sucesionales tempranas hasta sucesionales tardías, basados en sus atributos o rasgos de la Historia de Vida. Estudiando la sucesión se ha observado que las características de las especies tempranas o pioneras difieren de las especies tardías. Las primeras, suelen ser de porte herbáceo o arbustivo, de corta vida, con semillas pequeñas ampliamente dispersadas por el viento u otros vectores abióticos principalmente, que necesitan de la apertura de claros para germinar y tienden a presentar entre sus estrategias reproductivas la formación de Bancos de Semillas Persistentes.

Por otro lado, las especies tardías alcanzan portes mayores de tipo arbóreo, tienen larga vida, sus semillas son más grandes, predominando usualmente las especies zoócoras en hábitats húmedos y anemócoras en hábitats secos (Howe & Smallwood, 1982), capaces de germinar bajo la sombra del dosel debido a que poseen reservas nutritivas, las cuales confieren a la plántula una ventaja para establecerse bajo condiciones ambientales poco favorables. Estas especies presentan estrategias como la formación de bancos de plántulas, bancos de retoños y en caso de tener bancos de semillas, suelen ser de tipo transitorio, porque germinan fácilmente o son depredadas (Brown 1992, Vázquez-Yanez & Orozco-Segovia, 1987).



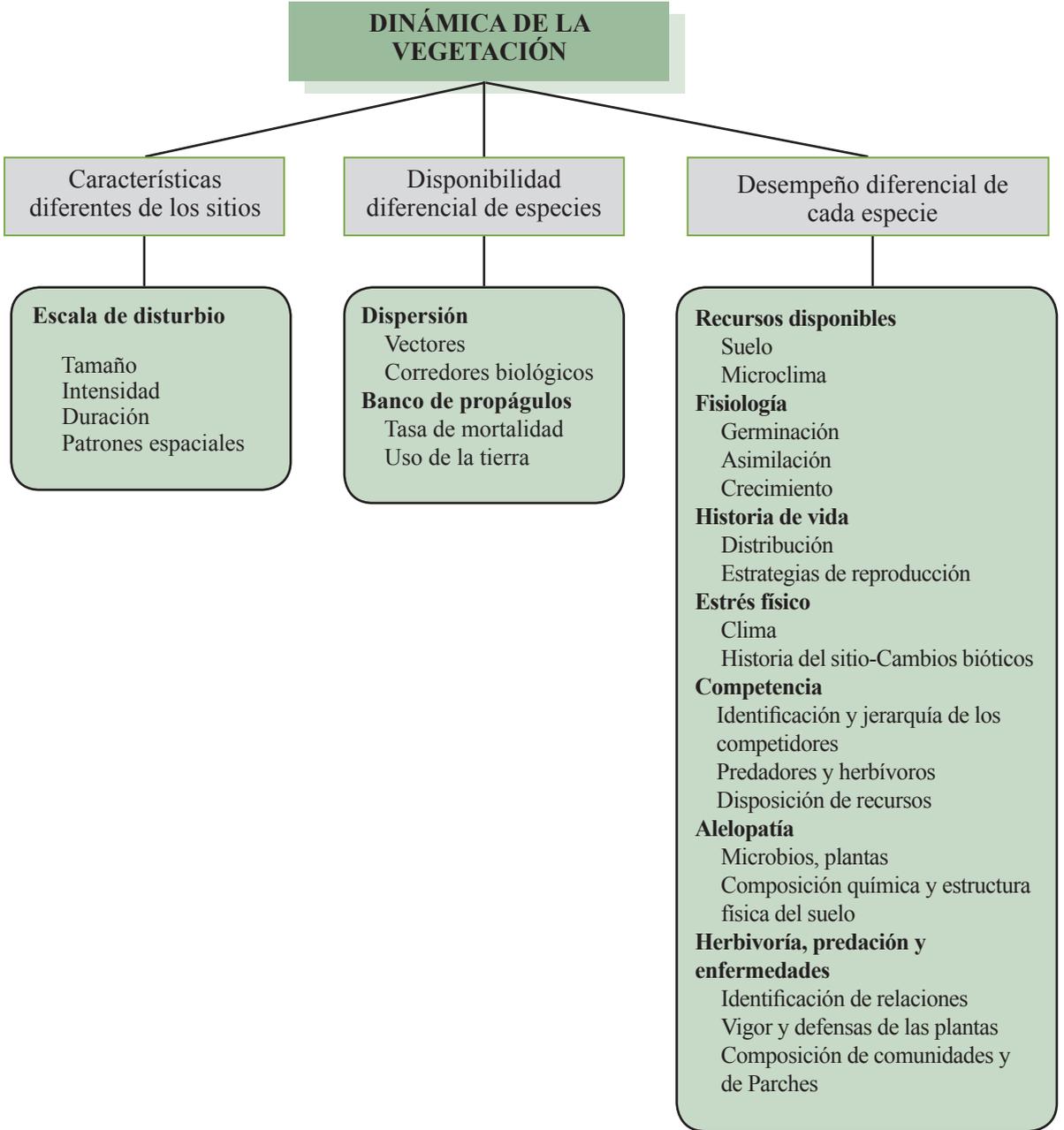


Figura 1. Estructura jerárquica de las causas de sucesión (Tomada de Pickett et al. 1987, Pickett & Cadenasso 2005).

1.4 Sucesión y restauración ecológica

Para Luken (1990), las causas sucesionales de Pickett et al. (1987), pueden ser modificadas para ser aplicadas en el direccionamiento de sucesiones en acciones de restauración ecológica. De esta forma, al dirigir una sucesión se debe inicialmente generar un lugar disponible en el cual se realiza un control dejando que colonicen únicamente las especies de interés, su desempeño puede ser modificado y mejorado usando distintas técnicas como el uso de enmiendas o la eliminación de especies competidoras. Estos tres componentes se interrelacionan y son complementarios de tal manera que su aplicación es un proceso circular y continuo, como se observa en las Figuras 2 y 3.



Figura 2. Equivalencia entre las tres causas generales de sucesión de Pickett et al. (1987) y los tres componentes propuestos por Luken (1990) para dirigir sucesiones mediante acciones de gestión y restauración (Tomado de Luken, 1990).

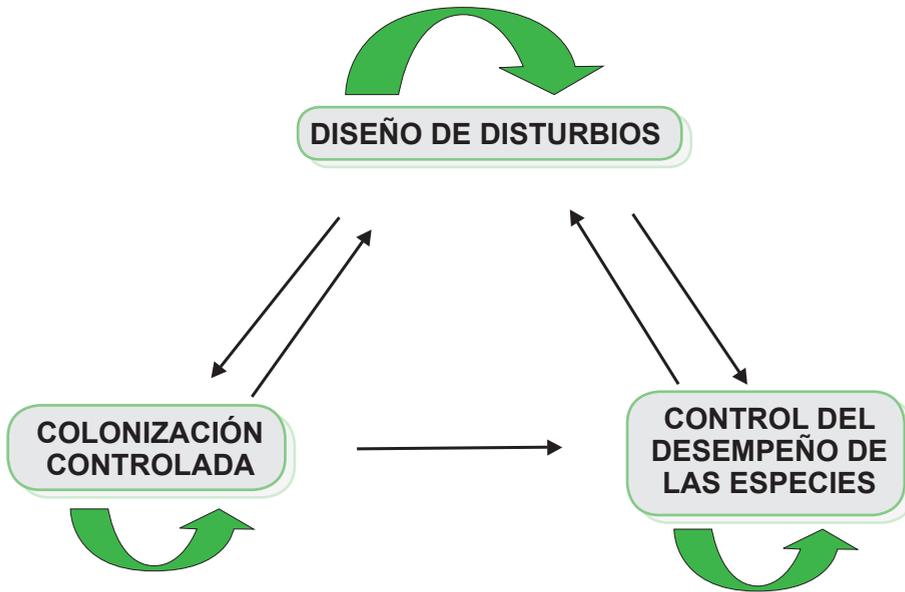


Figura 3. Tres componentes de gestión para la sucesión dirigida. Líneas rectas representan pasos secuenciales, líneas curvas indican pasos repetidos. Modificado de Rosenberg y Freedman (1984), por Luken 1990 (Tomado de Luken 1990).

El estudio de las sucesiones vegetales, sean naturales o inducidas por los hombres en proyectos ambientales, de conservación o restauración, permite entender los cambios en composición y abundancia de especies del ecosistema, estos cambios son los que buscan imitar, facilitar y acelerar o en algunos casos evitar (McCook, 1994, Cairns & Heckman, 1996). Para Martínez (1996), “la sucesión ecológica es el marco conceptual en el cual se basa la restauración ecológica”, cuando se dirigen las sucesiones se sugiere manipular satisfactoriamente la fuente de propágulos en etapas tempranas de la sucesión y aumentar el desempeño de las especies de interés, garantizando así el cumplimiento de sus objetivos (Luken, 1990).

Del Moral et al. (2007) establecieron relaciones entre los conocimientos proporcionados por el estudio de las sucesiones vegetales y su aplicación en proyectos de restauración (Tabla 1).

Lo anterior facilita la identificación de acciones necesarias de restauración, según el caso, orienta su implementación y evalúa su pertinencia y eficacia en cada situación.



Tabla 1. Comparación de conocimientos adquiridos desde el estudio de las sucesiones y sus aplicaciones en restauración. Tomado de del Moral et al. (2007).

Tema	Conocimientos desde el estudio de las sucesiones	Aplicación a la restauración
Mejoramiento	Restricciones al establecimiento por estrés, creación de sitios seguros, baja fertilidad puede incrementar diversidad	Reducir infertilidad y toxicidad. Crear heterogeneidad.
Dispersión	Banco de especies a escala regional limitado.	Introducir en etapas tempranas especies con baja dispersión
Colonización	Las etapas tempranas tienen como características alta entropía, baja sobrevivencia y fenómenos estocásticos	Introducir plantas de diferentes hábitos y plantar más de las necesarias.
Establecimiento	Determinado por las condiciones de estrés, necesidad de lugares seguros.	Crear heterogeneidad y sitios seguros apropiados
Facilitación e Inhibición	Importancia de plantas niñeras, efectos de prioridad de llegada. Fuerte dominancia reduce diversidad.	Mejorar las condiciones y conducir al dominio de mosaicos. Uso de plantas “serales” en el inicio del proceso.
Herbivoría	Animales pueden eliminar especies potencialmente exitosas	Proteger las plantas de la herbivoría y las semillas de pequeños predadores.
Ensamble de especies	Afectado por interacciones bióticas, azar; trayectorias alternativas son comunes, a veces inducida por diferencias de herbivoría	Aceptar la presencia de varias estructuras viables y que sus resultados sean funcionales
Desarrollo del ecosistema	Afectado ampliamente por las interacciones bióticas después de los disturbios	Planear respuestas a más disturbios y manejar los efectos bióticos.



Actualmente, eventos asociados a las alteraciones antrópicas, como la invasión de especies exóticas, la fragmentación de los ecosistemas y el cambio climático, son una amenaza para los ecosistemas e importantes motores de pérdida de la diversidad, razón por la cual los proyectos de restauración son cada vez más necesarios (Suding & Hobbs, 2009). Para Walker et al. (2007); la restauración es la manipulación de hábitats o paisajes después de la aplicación de disturbios. El objetivo principal es el retorno a una trayectoria sucesional posible, gracias a la comprensión del cambio de la vegetación. Esta labor se facilita al contar con información acerca de cómo funcionaba el ecosistema antes de ser modificado o degradado, así, se tiene una base para la reintroducción y la reinstalación de los procesos esenciales (Hobbs & Cramer, 2008).

La restauración ecológica opera desde escalas muy locales a regionales (Hobbs & Cramer, 2008), proporciona beneficios como estabilización del suelo, hábitat para la vida silvestre y biodiversidad, además reduce la expansión de especies invasoras gracias al establecimiento de especies nativas (Bakker & Wilson, 2004). Actualmente, los procesos de restauración se integran con estudios de ecología sucesional, ya que conceptos de dispersión, interacciones de las especies, al igual que la relación plantas-suelo y recuperación del suelo son explicados desde la dinámica sucesional, lo que convierte a esta área de la ecología en una herramienta tangible, útil y aplicada a las acciones de restauración (Walker et al. 2007).

1.5 Restauración ecológica

Es un procedimiento que nació a finales de la década de los años 80, es entendida como la actividad intencional que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema degradado, dañado, destruido o transformado por actividades humanas o un agente natural (SER, 2004), es decir, interviene en el proceso de la sucesión ecológica en ecosistemas que han sido afectados por algún disturbio. Sin embargo, este procedimiento es reconocido ampliamente como el esfuerzo

práctico para recuperar de forma asistida las dinámicas naturales tendientes a restablecer algunas trayectorias ecológicas de los ecosistemas nativos de una región (Vargas, 2011).

Mediante la restauración, se busca recobrar los atributos funcionales y estructurales de un ecosistema (Guariguata, 2000), como los niveles de diversidad, complejidad, sostenibilidad, estructura biológica y composición de especies, la cual opera por medio de la inducción de transformaciones ambientales (Gann & Lamb, 2006), y en dirección de las tendencias generales de la sucesión, lo que implica el manejo de factores físicos, biológicos y sociales.

La base conceptual de la restauración está fundamentada en la teoría de la sucesión. En los ecosistemas, las comunidades naturales tienden a recuperar de forma espontánea su composición y estructura después de una perturbación natural o antropogénico hasta remover los efectos dañinos (Young et al., 2005). Por ende, la restauración es principalmente la manipulación de la sucesión y se centra en la aceleración de las especies óptimas para la recuperación y el cambio de sustrato al punto final deseado (Luken, 1990).

Por ello, “El propósito de la restauración ecológica es la aplicación de técnicas y estrategias para la restauración de áreas perturbadas, como punto de referencia se utiliza el estado de los ecosistemas predisturbio” (Bradshaw, 1993; Woodwell, 1994 y Clewell & Aronson, 2006), por lo expuesto anteriormente, una restauración exitosa aprovecha los procesos que impulsan la sucesión generando estudios de cambio de la vegetación como son la dinámica del cambio climático global, biología de invasión, las consecuencias de la degradación regional y de cuencas hidrográficas (Davis et al., 2005). Además, es importante mencionar que este proceso de restauración ecológica en un área disturbada se realiza tanto en la escala de las comunidades, ecosistemas y paisaje.

Uno de los principales pasos en los procesos de restauración para áreas disturbadas, es realizar el diagnóstico, ya que permite

el conocimiento de la historia, tipo de disturbio tensionante o tensionantes, los factores potenciadores, las técnicas y estrategias (tratamiento), por emplear en el proceso de restablecimiento; por esta razón, la caracterización vegetal es uno de los primeros elementos a tener en cuenta para lograr la efectividad de la restauración (Bernal & Fajardo, 2004).

Los estudios de restauración proporcionan una importante información para mejorar la comprensión de la sucesión, donde las pruebas prácticas son evidentes en la publicación de los resultados, y las cuales deben incluir actividades como la utilización de protocolos, pruebas de diseños experimentales (comparaciones de tratamientos), análisis estadísticos y discusión de resultados. También, proporcionan una visión de vínculos históricos y biológicos entre componentes del paisaje, detalles sobre impactos al agua o en los cambios de sustrato y los esfuerzos para hacer frente a la toxicidad del suelo y la infertilidad, así como los esfuerzos para promover la dispersión de propágulos al sitio, son actividades que pueden contribuir a la comprensión de la fisiología y la historia de vida de las especies (Walker et al., 2007).

Para la restauración del bosque, y en general de cualquier ecosistema que haya sido sometido a diferentes regímenes de disturbio, se hace necesario entender los fenómenos sucesionales y los disturbios que los generan (Vargas, 2000). Así, se aborda el disturbio como un evento que modifica el curso de la sucesión e influye sobre las comunidades y especies, tanto en la estructura y dinámica de la comunidad, como las propiedades del ecosistema (Pickett & White, 1985).

1.6 Diferencias entre sucesión y restauración

La sucesión y la restauración difieren en escala, la sucesión comúnmente aborda intervalos de tiempo entre 10 y 200 años, que abarca los tiempos de vida de la mayoría de las plantas vasculares perennes, mientras que la restauración normalmente se centra en períodos de entre 1 y 20 años, o la duración de la participación humana en la mayoría de los proyectos (Walker et al., 2007).

Ambos pueden implicar una amplia gama de escalas temporales y trayectorias particulares de sucesión que pueden ampliarse a miles de años (Wardle et al., 2004), y el uso de dichas cronosecuencias o espacios para sustituciones temporales (Pickett, 1989), es esencial para escalas de tiempo más largas y que está bien establecida en los estudios de sucesión, pero no comúnmente para la planificación de la restauración (Hobbs, 2005), donde dichas escalas espaciales difieren con la sucesión.

1.7 Similitudes y vínculos entre sucesión y restauración

A pesar de los diferentes orígenes y planteamientos, la sucesión y la restauración comparten muchos rasgos que hacen vínculos más fuertes. En una propuesta realizable, ambos tienen que ver con las respuestas a las perturbaciones en especial los iniciados por el humano. Los dos se refieren a un subconjunto del paisaje y depende de los conocimientos sobre la función del ecosistema, la estructura de la comunidad, su dinámica y los atributos de las especies con el fin de actuar y predecir sobre la secuencia de eventos discretos llamada trayectorias sucesionales (Walker et al., 2007).

1.8 La sucesión en restauración

Por casi un siglo de estudio en muchas áreas del mundo, el proceso de sucesión puede ofrecer contribuciones sustanciales a la disciplina de la restauración. La sucesión ofrece una perspectiva a largo plazo y las predicciones a corto plazo en la dinámica de las especies y proporciona puntos de referencia para la restauración que pueden sugerir resultados de acciones de gestión (Andel & Aronson, 2009).

Los métodos desarrollados en los estudios de sucesión se pueden incorporar en la restauración, por ejemplo, grupos funcionales de plantas (atributos vitales), filtros de especies,



montaje de ecosistemas, transición de modelos y de modelización biogeoquímica. Esta también contribuye a la comprensión de que múltiples trayectorias son posibles, por lo que los objetivos de restauración deben permanecer flexibles y abiertos al cambio.

La teoría de sucesión también sugiere que la reconstrucción de la dinámica de los ecosistemas debe incorporar respuestas a los cambios dentro del sistema, es decir, realizar interacciones entre especies y las perturbaciones del exterior, y entenderlas no solo como modificaciones de las variables abióticas, sino también de invasiones bióticas (Walker et al., 2007); este tipo de cambios pueden o no ser previsibles lo que significa que la restauración debe seguir un estilo en la dirección de adaptación (Rapport et al., 2003).

Sin embargo, la comprensión de la sucesión puede aclarar varias funciones de los ecosistemas para la restauración, como desarrollo del suelo, dinámica de nutrientes, almacenamiento de carbono, flujo de energía e hidrología local; mientras que, a nivel de comunidad vegetal, las sucesiones incluyen información sobre la biomasa, riqueza de especies, uniformidad de especies, densidad de especies, distribución de área foliar, índices y agregación espacial (Walker et al., 2007). Mientras que, para la dinámica de la comunidad, esta ayuda a explicar el modo de facilitación e inhibición competitiva de las interacciones de las especies, como planta / suelo, planta / planta y planta/animal, así como una visión de la dispersión, como sus efectos prioritarios y de atrapamiento). También, ofrece información sobre diversas características de historia de vida como la polinización, germinación, establecimiento, crecimiento y longevidad de especies (Walker et al., 2007).

1.9 Sucesión y respuestas a los impactos ambientales

Los disturbios provocan cambios bruscos en pérdidas de biomasa, por lo general asociado con cambios similares en la función del ecosistema, mientras que la sucesión se produce después de las perturbaciones, que van de leves a severas, donde según las alteraciones las especies

cambian, el recambio no es direccional y los nutrientes pueden perderse, al igual que, muchos individuos mueren, pero la mayoría de las especies sobreviven.

La sucesión primaria se produce después de las perturbaciones severas que forman nuevas superficies. Rara vez hay una herencia biológica, por lo que la regeneración es impulsada desde fuera del sitio. Como ejemplos de perturbaciones naturales están las lavas, los glaciares, los corrimientos de tierras y las inundaciones (Walker et al., 2003).

Por ejemplo, la minería produce enormes desechos completamente inertes y el mal uso del suelo en actividades inadecuadas de explotación de recursos bióticos, acelera la erosión a tal grado que terminan por formarse ambientes carentes de vida y suelo, y en regiones cubiertas por glaciares se ha notado la disminución de tamaño a consecuencia de una elevación de la temperatura. Cuando un glaciar se retrae deja al descubierto una superficie fuertemente erosionada y completamente desprovista de vida, es en ese momento que este espacio libre comienza a ser colonizado por esporas de microorganismos, donde aparecen sobre el sustrato rocoso líquenes y si el clima es húmedo por musgos (Valdés & Cano-Santana, 2005).

1.10 Especies Facilitadoras

La facilitación biológica es el proceso por el cual las plantas establecidas mejoran el rendimiento de otras plantas, lo cual se ha destacado durante el establecimiento, en gran parte a los primeros estudios de sucesión que fueron enfocados en este proceso (Walker et al., 2003). La facilitación de carácter o tipo físico se da cuando las plantas establecidas mejoran la disponibilidad de humedad del suelo, la temperatura o condiciones de luz o reducir el viento. Las plantas también mejoran su vigor (Barchuk et al., 2005), y facilitan el establecimiento de plántulas (Henríquez & Lusk, 2005). Las plantas nodrizas pueden inhibir una especie,



liberando así otras especies de la competencia. Las leguminosas son particularmente propensas a tener tales interacciones complejas (del Moral & Rozzell, 2005).

1.11 Dinámica de dispersión y reclutamiento de plantas

La producción de semillas, su dispersión y el reclutamiento de plántulas son procesos importantes en la dinámica de poblaciones, precisamente porque estos casi nunca son completamente exitosos

(Clark et al., 1999), la falta de arribo de semillas a todos los sitios del sotobosque, limita las tasas de crecimiento poblacional, abundancia y distribución, un fenómeno denominado como limitación de semillas.

Sin embargo, el reclutamiento se puede entender cuando las especies de ciclo corto suelen tener una estructura poblacional de tipo piramidal, con elevados porcentajes de plántulas y de individuos juveniles, lo que indica que muchas plántulas sobreviven y pasan a formar parte del establecimiento poblacional.

