

Una E. Mendoza ©

Como alguna vez comentaste, ahora nos podemos reír de estas tonterías que nos hacían ~~parecer~~^{sufrir}, pero que eran importantes. Aunque a decir verdad no me gana mucho que digamos la risa.

**LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE ENERGIA
DE Astrocaryum mexicanum LIEBM. (PALMAE)**

F. Vite
17/IV/85

FERNANDO VITE GONZALEZ

**Tesis para obtener el
título de Biólogo**

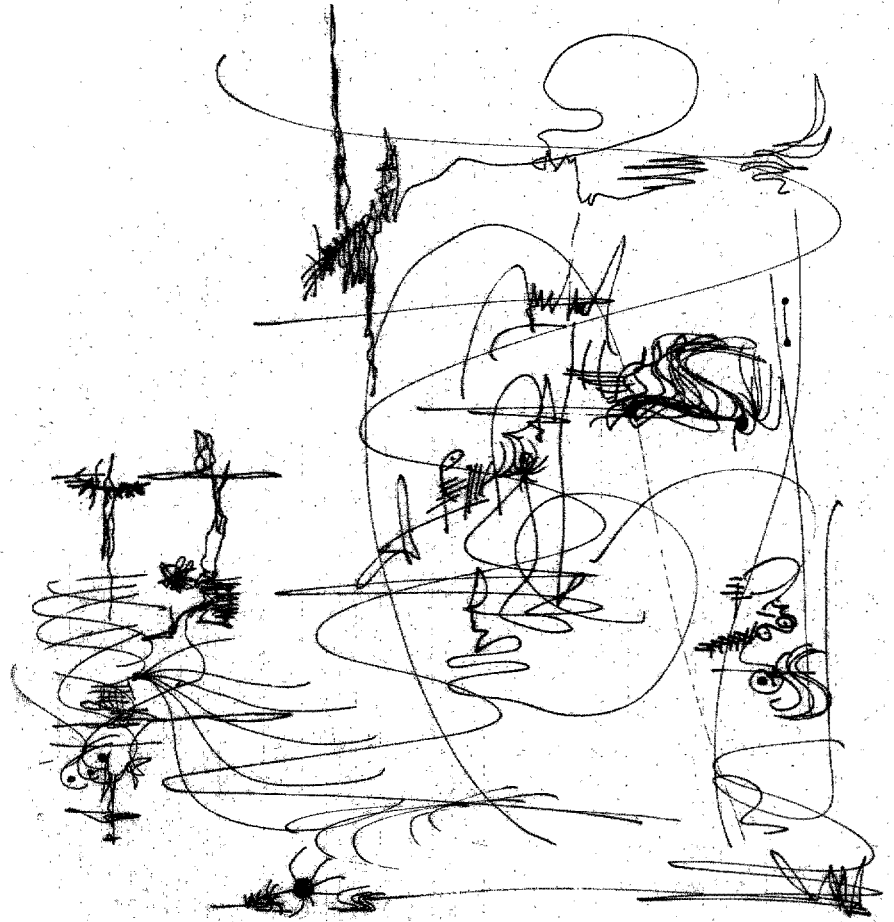


FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

México D. F. 1985

Para todos mis ancestros en línea directa
pero con especial énfasis para
Fernando Vite & Catalina González



'What we can measure is by definition uninteresting and
what we are interested in is by definition unmeasurable'.

[LEWONTIN, R. C. (1974)
The Genetic Basis of Evolutionary Change,
New York: Columbia University Press, p. 23.]

RECONOCIMIENTOS

El Dr. José Sarukhán fué el director del presente trabajo, y como tal el autor de la idea original. Asimismo, participó en la primera salida de campo, la del trabajo más arduo, y eligió los sitios específicos de estudio en el Volcán de Santa Martha, en Veracruz, y la selva Lacandona, en Chiapas, así como la región de Puyacatenco, en Tabasco. Por todo lo anterior, pero principalmente por la inmerecida confianza y mucha paciencia que siempre tuvo para conmigo le estoy permanentemente en deuda.

El Dr. Daniel Piñero fué en buena parte asesor del trabajo. También participó en la tercera salida de campo y en una anterior salida de prospección por el sureste de México, no reportada aquí, pero de la cual tengo especial recuerdo. Por esto, y por su continuo auxilio de todo tipo y constante estímulo le estoy especialmente agradecido.

El Biol. Miguel Martínez Ramos tiene mi especial reconocimiento por haber puesto toda su experiencia, visión, energía y buena voluntad durante las tres salidas de campo en las cuales estuvo presente. El eligió las áreas específicas en la región a la que llamé Uxpanapa (realmente en el municipio de Matías Romero, Oaxaca), y en Puyacatenco.

El Biol. Oscar Chávez colaboró de manera muy responsable y eficiente en el trabajo de la primera salida de campo. Se le reconoce.

Los Drs. Steve Bullock y Brian Peters gentilmente participaron también en el trabajo de campo durante la primera (Sitio Santa Martha) y tercera salidas, respectivamente.

Los Srs. Don Andrés Ayala y Don Decundo Acopa, en ese entonces trabajadores del Centro Regional Tropical Puyacatenco en Tabasco, y el Aserradero de Chancelá, en Chiapas, respectivamente, colaboraron en la primera y tercera (Puyacatenco), y en la segunda (Lacandona) salidas, también respectivamente.

El Cof. Silvino Acuña A., Jefe del Servicio Meteorológico Nacional y la Srta. Ma. Guadalupe Carrillo, amablemente proporcionaron los datos meteorológicos que se les solicitaron.

El M. en C. Alejandro Zavala me puso en contacto con los métodos de Análisis Multivariado y me ayudó en el uso del Paquete Clustan.

La Dra. Silvia del Amo y el Biol. José Luis Delgado me concedieron las facilidades de tiempo y servicios de computación necesarios para llevar a su término el presente trabajo mientras trabajaba en el Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, INIREB.

Los miembros del Jurado, los Drs. José Sarukhán Kermez, Daniel Piñero Dalmeu, y Rodolfo Dirzo Minjarez, y los M. en C. María Julia Carabias Lillo y José Alberto Bórquez Montijo, hicieron la cuidadosa lectura del texto que de ellos se esperaba y sus valiosas observaciones, siempre que fue posible incorporarlas, contribuyeron en mucho a mejorar el trabajo.

El presente trabajo se realizó en las instalaciones y con equipo y presupuesto del Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, a cargo del Dr. José Sarukhán K. y contó asimismo con apoyo económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

Se tuvieron también facilidades para el trabajo de campo en la Estación de Biología Tropical de los Tuxtles del Instituto de Biología de la UNAM y en el Aserradero de Chancalé, Chiapas. Con las autoridades de este último estoy especialmente en deuda.

Los análisis multivariados y el procesamiento del texto se llevaron a cabo con el paquete estadístico 'Clustan' y el programa 'Runoff', respectivamente, del computador VAX 11/780 de Digital Equipment Corporation propiedad del INIREB, en Xalapa, Veracruz.

TABLA DE CONTENIDOS

INTRODUCCION

1

LA TEORIA DE SELECCION r Y K	1
LA TEORIA DE LAS ESTRATEGIAS DE CICLO DE VIDA EN GENERAL	7
LA TEORIA DE LAS ESTRATEGIAS DE CICLO DE VIDA EN LA ECOLOGIA VEGETAL	12
ENFOQUES UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DEL PATRON DE ASIGNACION DE RECURSOS Y EL ESFUERZO REPRODUCTIVO EN PLANTAS	14
1. EL PRESUPUESTO ENERGETICO CON BASE EN LA ENERGIA NETA	14
b) Aproximación por la biomasa seca (equivalente al peso seco)	14
a) Aproximación por el peso seco libre de cenizas	15
c) Aproximación calorimétrica	16
2. EL PRESUPUESTO ENERGETICO CON BASE EN LA ENERGIA BRUTA	18
3. ESTUDIO DEL PATRON DE ASIGNACION CON BASE EN NUTRIENTES MINERALES	21
4. PRODUCCION DE SEMILLAS Y ESFUERZO REPRODUCTIVO TOTAL	22
5. ESTIMACION DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO CON BASE EN LA CONCENTRACION DE MINERALES	23
DOS PUNTOS CLAVE PARA LA TEORIA DE LAS ESTRATEGIAS DE CICLO DE VIDA	24
LA BASE GENETICA DE LAS CARACTERISTICAS DE CICLO DE VIDA	24
LA CARACTETIZACION DE LOS AMBIENTES	26
LOS ANTECEDENTES DEL PRESENTE TRABAJO	28
OBJETIVOS	29

XI

MATERIALES Y METODOS

31

LA ESPECIE	31
LOS SITIOS DE ESTUDIO	38
SITIO SANTA MARTHA (SM)	39
SITIO UXPANAPA (UXP)	42
SITIO PUYACATENGO (PUY)	45
SITIO LACANDONA (LAC)	46

EL TRABAJO DE CAMPO	49
INFORMACION DEMOGRAFICA SOBRE <i>Astrocarpum mexicanum</i>	49
COSECHA DE PARTES E INDIVIDUOS DE <i>A. mexicanum</i>	51
MARCAJE DE LAS HOJAS DE LOS INDIVIDUOS DE <i>A. mexicanum</i>	53
OBTENCION DE DATOS SOBRE LA COMUNIDAD ARBOREA DE LOS SITIOS	53
EL TRABAJO DE LABORATORIO	54
METODOS DE ANALISIS Y SINTESIS DE DATOS	55
DETERMINACION DE LA PRODUCCION DE HOJAS	55
DETERMINACION DE LA DENSIDAD DE CICATRICES FOLIARES	55
ESTIMACION DE LA EDAD	56
OBTENCION DEL PATRON DE ASIGNACION DE ENERGIA	59
PESO SECO DE LA RAIZ Y DEL TRONCO VS EDAD	59
PESO SECO DE LAS HOJAS VS EDAD	59
PESO SECO DEL MATERIAL REPRODUCTIVO EN RELACION A LA EDAD	61
CARACTERIZACION DE LOS AMBIENTES	62
ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD ARBOREA	62
ANALISIS DE LOS DATOS CLIMATICOS	63
USO DE METODOS DE ANALISIS MULTIVARIADOS	66

RESULTADOS

69

PRODUCCION DE HOJAS	70
DENSIDAD DE LAS CICATRICES FOLIARES	74
ESTRUCTURA DE EDADES DE LAS POBLACIONES	75
DINAMICA DE LA ACUMULACION DE BIOMASA	78
PATRON DE ASIGNACION DE ENERGIA	87
ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD ARBOREA	92
ANALISIS DE LAS VARIABLES METEOROLOGICAS	94

XII

DISCUSION	103
SOBRE LA METODOLOGIA EMPLEADA	103
SOBRE EL SIGNIFICADO BIOLOGICO DE LOS RESULTADOS	119
SOBRE LA RELACION ENTRE EL TIPO DE DESCRIPCIONES AQUI PRESENTADAS Y LA TEORIA DE ESTRATEGIAS DE CICLO DE VIDA	128
 RIBLIOGRAFIA	 133
 APENDICES	 141
APENDICE 1. ASPECTOS SOBRE LA TAXONOMIA Y LA NOMENCLATURA DE LA ESPECIE	141
APENDICE 2. ESTIMACION DEL PESO SECO DE UNA HOJA ENTERA PROMEDIO A PARTIR DEL PESO SECO DE LA LAMINA FOLIAR DE LA TERCERA HOJA MAS VIEJA	143
APENDICE 3. ESTIMACION DEL PESO SECO REPRODUCTIVO TOTAL A PARTIR DEL PESO SECO DE LOS FRUTOS MAYORES DE 2 GR	147
APENDICE 4. CALCULO DE LA PREDECIBILIDAD, LA CONSTANCIA Y LA CONTINGENCIA DE LAS VARIABLES METEOROLOGICAS DE ACUERDO CON COLWELL (1974)	151

INTRODUCCION

LA TEORIA DE SELECCION r Y K

Si uno considera los mejores trabajos publicados en los cincuenta y los sesentas, acerca de la forma en la que el ambiente determina la evolución de las características de ciclo de vida [1] (por ejemplo Cole, 1954; Lack, 1954; Williams, 1966a, pp. 158-192 y 1966b), debería resultarle extraño observar que, no siendo las ideas de MacArthur (1962) y de MacArthur & Wilson (1967), precisamente las mejores al respecto, hayan sido tales las que posteriormente se constituyeron en el paradigma adaptacionista más popular entre muchos ecólogos.

Sin duda, la posibilidad de reducir la diversidad de las respuestas evolutivas a un número finito de categorías, de preferencia mediante una sola división dicotómica, puede considerarse como uno de los principios atractivos de la llamada Teoría de selección r y K, pero es también muy probable que el prestigio de sus autores haya desempeñado un papel importante en su aceptación. Consideremos por ejemplo las notables contribuciones que hicieron MacArthur a los variados problemas ecológicos a los que se dedicó, principalmente en la década de los sesentas (Cody & Diamond, 1975, pp. v-ix, 1-14. Ver también Fretwell, 1975).

[1] Las características de ciclo de vida ('life-history traits') son principalmente aquellos aspectos numéricos y cuantitativos del ciclo de vida que pueden presentar variación no solo interespecífica, sino también inter e intrapoblacional, y que incluyen principalmente los atributos individuales que tienen su expresión sintética en los parámetros demográficos clásicos, tales como el número de eventos reproductivos en el ciclo de vida, la edad de la primera reproducción, la cantidad de prole producida en cada evento reproductivo, la duración del ciclo de vida, etc.

MacArthur & Wilson (1967, pp. 145-146) empiezan sus razonamientos considerando el carácter aparentemente tautológico de los enunciados de la Teoría de la Selección Natural. Se dice, comentan los autores mencionados, que la selección natural opera debido a que son los más aptos los genotipos que más descendientes dejan pero, del mismo modo, se define a los genotipos más aptos como aquellos que dejan más descendientes. Si la aptitud ('fitness') se definiera en términos de alguna propiedad medible de las poblaciones actuales, la teoría tendría valor predictivo y dejaría de ser tautológica pues, de hecho, sus predicciones podrían resultar erróneas [2]. Esto último fue lo que hicieron Fisher, Haldane & Wright en los veinte y los treinta, cuando definieron la aptitud de un alelo en términos de su tasa de crecimiento instantánea per capita (r) (o de alguna otra medida equivalente) dentro de la población. Un alelo con una r mayor que otro, eventualmente predominará en la población. Sin embargo, es evidente que la predicción será válida solo si el ambiente no cambia. ¿Pero y si el ambiente cambia, que es por cierto lo que con mayor probabilidad puede ocurrir?

La gran aportación de MacArthur & Wilson consistió precisamente en haber propuesto una definición de la aptitud para el caso de las poblaciones en ambientes cambiantes. Ante la dificultad de poder predecir qué genotipos serán favorecidos sin conocer al menos qué cambios exactamente tendrán lugar en el ambiente, los autores optan por considerar solo el caso general del tipo de cambio más predecible del ambiente: el producido por el crecimiento de la población en un espacio limitado. Inmediatamente proceden a hacer una análisis entre la competencia interespecífica del modo como fue matemáticamente tratada por Lotka & Volterra [3] y la situación de dos alelos en competencia dentro de una misma población.

Como en el caso de la competencia entre especies, a valores de equilibrio (esto es, en los que la tasa de crecimiento es igual a cero) el modelo predice los siguientes resultados para la competencia entre un par de alelos. Si la capacidad de carga del ambiente (K) para el alelo i es

[2] Una discusión más completa y esclarecedora sobre la relación entre la Teoría de la Selección Natural y las definiciones de la aptitud, puede encontrarse en Dawkins (1982, Cap. 10); más específicamente en la p. 182.

[3] Este tema se puede revisar en un texto de ecología como el de Reson & Hartman (1981, pp. 75-80). Tal antecedente es, por otro lado, necesario para la mejor comprensión del siguiente párrafo del texto, en el que conceptos como el de isocline no se explican por razones de concisión.

INTRODUCCION

uniformemente mayor que la K para el alelo 2, el alelo 1 prevalecerá sobre el 2; lo contrario ocurrirá si la K del alelo 2 es uniformemente mayor que la del alelo 1. Si la capacidad de carga del ambiente para los heterocisóticos es mayor que para los dos homocisóticos (uno de los casos de intersección de las isoclinas), ambos alelos coexistirán indefinidamente. Finalmente, si la capacidad de carga del ambiente para los heterocisóticos es inferior que para ambos homocisóticos (el otro caso de intersección de las isoclinas) cualquiera de los dos alelos, si uno es inicialmente sobreadundante en relación con el otro, quedará fijado en la población (MacArthur & Wilson, 1967, pp. 146-149). Nótese que en cualquiera de los casos, será siempre una mayor capacidad de carga del ambiente (K) la característica [sic] que decidirá el éxito de un genotipo, independientemente de si es homocisótico o heterocisótico, a densidades de saturación de la población.

Por lo anterior expuesto, MacArthur & Wilson dijeron haber reemplazado [sic] la genética de poblaciones de las poblaciones en expansión, en donde la aptitud era r , tal y como se mediría en un ambiente no sobrepoblado, por una genética de poblaciones análoga, de poblaciones saturadas, en donde la aptitud sería K . Así por ejemplo, si consideramos dos situaciones diferentes, en una de las cuales la densidad reduce la disponibilidad de alimento per capita a un nivel precario, mientras que en la otra no tiene este efecto, en un ambiente no saturado (selección r), los genotipos que toman la mayor parte del alimento tendrán más prole y serán los más aptos. La evolución favorece aquí la productividad. En el otro extremo, en un área sobrepoblada (selección K), los genotipos que al menos puedan reemplazarse, aunque con poca prole, serán los más aptos. La evolución favorece aquí la eficiencia de la conversión del alimento en prole (MacArthur & Wilson, 1967, p. 149).

Lo anterior es la forma básica de la Teoría de selección r y K , propuesta primeramente por MacArthur (1962) y por MacArthur & Wilson (1967), pero las contribuciones de otros autores le dieron la forma que se popularizó en la década de los setentas. Así por ejemplo, Cody (1966) había hecho particular énfasis sobre el Principio de asignación de recursos ('Principle of allocation'), implícito en la teoría, y el cuál podríamos definir como la hipótesis de que, a lo largo de su vida, un organismo dispone de una cantidad finita de recursos en la forma de energía, materia y/o tiempo, de entre las cuales destina una determinada fracción a cada una de diferentes actividades, la

compleja interrelación de las cuales decide, en última instancia, el éxito evolutivo o aptitud del organismo en cuestión (Ver Cody, 1966; Harper & Osden, 1970) [4].

Pianka (1970) estableció la idea del continuo r y K, según la cual ningún organismo es enteramente r o enteramente K, sino que la mayoría se distribuyen a lo largo de un gradiente entre estos dos extremos. Asimismo, sistematizó los tipos de ambiente y las características que cabría esperar en los organismos sometidos a las condiciones de éstos [Tabla 1]. Por otro lado, Gadsil & Solbrig (1972) mostraron, con el caso de diferentes biotipos de *Taraxacum officinale* (Compositae), el carácter relativo de los conceptos r y K a nivel no solo intraspecifico, sino incluso intrapoblacional. Sin embargo, Pianka (1970) también suscribió la posibilidad de que, a nivel de grandes grupos, existieran estrategias r y estrategias K, digamos absolutos, como serían, por un lado, los insectos (y tal vez los invertebrados terrestres en general) y, por el otro, los vertebrados (exceptuados los peces), o las plantas anuales y las perennes, respectivamente.

El principal argumento en apoyo a la opinión anterior es la relación observada entre la tasa máxima de crecimiento instantánea per capita (r_{max}) y el tiempo medio de generación (T). La gráfica de estas dos variables, en escala lineal, produce una hipérbola, en cada uno de cuyos brazos se alinean, de manera natural (y con sus respectivas excepciones) los insectos por un lado, y los invertebrados terrestres por el otro.

Pianka (1970) postula que los ciclos anuales representan un umbral que, una vez salvado, produce un viraje drástico de selección r a selección K, ya que los organismos que alcanzan la perennialidad deberán estar mejor protegidos de las vicisitudes del ambiente (por ejemplo mediante un mayor tamaño

[4] Cabe mencionar que un antecedente del Principio de asignación lo encontramos ya en el llamado Principio de economía de Darwin, quien a su vez lo había tomado de la Ley de la compensación o balance del crecimiento, propuesta independiente, pero casi simultáneamente, por Johann Wolfgang Goethe y Etienne Geoffroy Saint-Hilaire y según la cual, "para gastar en un lado, la naturaleza está obligada a economizar en otro" (Darwin, 1859, pp. 147-148, 455). Ronald A. Fisher también expresa claramente este principio al plantear como un problema interesante la inversión de, no solo los mecanismos fisiológicos por los que se hace un justo prorrateo entre las sustancias nutritivas dedicadas a las semillas y las dedicadas al resto del organismo eterno, sino también sobre las circunstancias del ciclo de vida y el ambiente que hacen conveniente una mayor o menor desviación de estas sustancias disponibles hacia la reproducción (Fisher, 1958, p. 47).

TABLA 1. Características correlacionadas con la selección r y con la selección K, de acuerdo con Pianka (1970).

	Selección r	Selección K
Clima	Variable y/o impredecible; incierto	Muy constante y/o predecible; más cierto
Mortalidad	A menudo catastrófica; no dirigida; independiente de la densidad	Más dirigida; dependiente de la densidad
Sobrevivencia	A menudo del Tipo III (Deevey 1947)	Comunmente Tipo I y II (Deevey 1947)
Tamaño de la población ..	Variable en el tiempo; no en equilibrio; comunmente bien por abajo de la capacidad de carga del ambiente; comunidades no saturadas o partes de éstas; vacíos ecológicos; recolonización cada año	Muy constante en el tiempo; en equilibrio; a o casi la capacidad de carga del ambiente; comunidades saturadas; no es necesaria la recolonización
Competencia intra e interespecífica	Variable; a menudo laxa	Comunmente fuerte
Abundancia relativa	A menudo no se ajusta al modelo de la barra rota de MacArthur (Kins 1964)	Frecuentemente se ajusta al modelo de MacArthur (Kins 1964)
La selección favorece ..	<ol style="list-style-type: none"> 1. Desarrollo rápido 2. Una r max alta 3. Reproducción precoz 4. Tamaño corporal pequeño 5. Semelparidad; una sola reproducción 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Desarrollo más lento; mayor habilidad competitiva 2. Umbrales de recursos más bajos 3. Reproducción tardía 4. Tamaño corporal grande 5. Iteroparidad; reproducción repetida
Longitud de vida	Corta; comunmente menor que 1 año	Más larga; comunmente más que 1 año
Conduce a	Productividad	Eficiencia

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

corporal) y sus poblaciones seran más estables, lo que a su vez traerá como consecuencia un incremento en la predecibilidad y la constancia de las relaciones competitivas.

Pianka (1970) también muestra que la distribución de frecuencias del tamaño corporal presenta una bimodalidad al considerar los insectos y los vertebrados del este de Norteamérica. Por supuesto que esta bimodalidad podría no corresponder a la explicación de Pianka si, por ejemplo, la encontráramos para los trópicos, en donde la importancia de los ciclos anuales podría no ser tan grande como en las latitudes medias para la producción del evento umbral que él postula como determinante de los estratemas r y K absolutos.

En general, la posición de Pianka (1970) no fue muy resuelta con respecto a esta proposición e incluso llegó a aceptar que podría ser un mero accidente histórico que los tamaños corporales y los tiempos medios de generación de insectos y vertebrados no estuvieran en gran medida sobrepuestos. [5].

Si bien el punto de vista anterior puede ser objetado como tal, un asunto relevante que toca implícitamente es sobre el nivel al que las estrategias de ciclo de vida se han percibido y el nivel al que deberían por lo tanto estudiarse. Por ejemplo, Stearns (1980) ha llegado incluso a poner en tela de juicio la existencia de las estrategias de ciclo de vida al nivel intraspecífico. Si bien tal problema no tiene una solución clara al presente, es importante señalar al menos que esta es una fuente de ambigüedad de la teoría que deberá resolverse.

[5] Aunque Pianka (1970) no ofrece una explicación al sentido de "accidente histórico", esto puede interpretarse de la siguiente manera. Es posible que la correlación positiva entre el logaritmo del tamaño corporal y el logaritmo del tiempo medio de generación no signifique que uno sea función del otro, es decir, que el aumento en uno no sea la causa del aumento en el otro. Esto implicaría que la relación inversa entre el logaritmo de la r max y el logaritmo del tamaño corporal (o de T) fuera solo una consecuencia de la relación entre el logaritmo de r max y el logaritmo de T (o del tamaño corporal). Lo anterior a su vez significaría que la bimodalidad observada en el tamaño corporal de insectos y vertebrados podría no corresponder a una bimodalidad en el sentido r y K es que en los insectos, por ejemplo, el tamaño corporal podría estar determinado (más bien, constreñido evolutivamente) por razones ajenas, como la presencia del exoesqueleto, mientras que el tiempo medio de generación, efectivamente, podría estar determinado por un preferencial ajuste adaptativo del ciclo de vida a la duración de un ciclo natural (el ciclo anual). En tal caso, la sobreposición de los dos rasgos de ciclo de vida sería mera coincidencia.

LA TEORIA DE LAS ESTRATEGIAS DE CICLO DE VIDA EN GENERAL

Puesta en una perspectiva más amplia, la Teoría de selección r y K viene siendo solo uno de los varios modelos propuestos para explicar la evolución de las características de ciclo de vida. Este área de la biología ha sido llamado Teoría de las tácticas de ciclo de vida ('Theory of life-history tactics') por Stearns (1976) [6].

En un principio, el análisis de las características de ciclo de vida se centró sobre el patrón reproductivo, y además, el problema se abordó sin considerar el costo energético asociado al mismo. Estos son los tratamientos del patrón reproductivo que no toman en cuenta el costo energético ('Energy-free treatments of reproductive pattern') (Giesel, 1976). Ejemplos de este enfoque son los trabajos pioneros de Cole (1954) y Lewontin (1965). En el primero de ellos se analiza uno de los aspectos más básicos del patrón reproductivo: ¿Por qué algunas especies son semelparas (se reproducen solamente una vez en el ciclo de vida), mientras que otras son iteroparas (tienen varios eventos reproductivos en el ciclo de vida)? En el segundo, dada una ventaja evolutiva para la iteroparidad, se estudia la forma más eficiente de maximizar r (que bajo este enfoque sería sinónimo con maximizar la aptitud) mediante la modificación de la edad de la primera reproducción o la cantidad de prole producida en cada evento reproductivo.

[6] De acuerdo con Stearns (1976) una táctica es un conjunto de características coadaptadas, diseñadas por selección natural, para resolver problemas ecológicos particulares. En otras palabras, se trata de una adaptación compleja. En este sentido, táctica tiene el mismo significado que el término *estrategia*, más comúnmente empleado, pero con el que Harper & Osden (1970) involucran además el programa genotípico básico de un organismo. Para estos autores, una táctica es solo uno de los varios posibles patrones de desarrollo contenidos en el programa genotípico o *estrategia*, el cual depende de las condiciones ambientales a las que el organismo está expuesto. "The expression of the life cycle, the ontogeny of the phenotype, is the outcome of the genotypic strategy, and the particular tactics followed in response to the environment in which the organism develops." "The strategy itself determines the possible range of tactics..." (Harper & Osden, 1970). Anteriormente, uno de estos autores llegó incluso a hacer una distinción entre *estrategia* y *táctica* completamente fuera de este contexto al considerar vagamente a la segunda como el significado de los mecanismos de dispersión específicos ("...the significance of specific dispersal mechanisms, etc.") (Harper, 1967, p. 255).

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

Puesto que finalmente las características de ciclo de vida están íntimamente interrelacionadas, los modelos deberían incluir también sus interacciones, de tal modo que las primeras pudieran ser concuertualizadas como un sistema de características coadaptadas que constituyen un conjunto de tácticas reproductivas (Stearns, 1976).

Aunque no perfectamente compatible con el punto de vista anterior (ya que Stearns (1976) usa un enfoque más demográfico que fisiológico y por lo tanto casi no habla de presupuesto energético como tal), podemos señalar que el reconocimiento por Giesel (1976) de un enfoque del presupuesto energético ('energy budget approach') en el estudio del patrón reproductivo (usando su propia terminología) equivale a esta maduración en el estudio de las características de ciclo de vida señalada por Stearns (1976), ya que puede ser una consecuencia del balance del presupuesto energético (o de los recursos en general) de un organismo el que se afecte una de sus características demográficas si evolutivamente se modifica otra.

Entre los modelos del patrón reproductivo que consideran el presupuesto energético (y por lo tanto las interacciones entre diferentes características de ciclo de vida) se encuentra la Teoría de Selección r y K , pero también puede incluirse el modelo el que Stearns (1976) llama 'bet-hedging' [aludo aquí su traducción], implícito en los trabajos de Murphu (1968) y Schaffer (1974) (pese a que el trabajo del primero de ellos no sea incluido como tal por Giesel (1976) entre los modelos con enfoque del presupuesto energético).

Según Stearns (1976, 1977) la Teoría de Selección r y K y el modelo bet-hedging predicen la misma combinación de características coadaptadas, pero por diferentes razones.

El modelo bet-hedging centra su atención sobre la variación en el éxito reproductivo (que en este caso es sinónimo con variación en la mortalidad Juvenil) y la variación en la mortalidad de los adultos. Con alta variabilidad en la sobrevivencia Juvenil, el modelo predice un síndrome de madurez tardía, iteroparidad, esfuerzo reproductivo reducido, alta longevidad, poca prole en cada evento reproductivo y muchos eventos reproductivos. Salvo para el caso de la iteroparidad, en un ambiente más estable se esperaría una combinación de las

INTRODUCCION

características alternativas. Con una variabilidad alta en la sobrevivencia de los adultos, el modelo predice desarrollo rápido y madurez temprana, semelparidad, esfuerzo reproductivo alto, mucha prole en un evento reproductivo y ciclo de vida corto. Lo contrario en un ambiente más estable (Stearns, 1976).

No se puede asegurar, como mantiene Stearns (1976), que las predicciones del modelo bet-hedging vayan en contra de la Teoría de Selección r y K al considerar las fluctuaciones en la mortalidad Juvenil, ya que realmente cada modelo está elaborado de manera que no puede ser comparado con el otro. Bet-hedging trata de predecir las consecuencias de las fluctuaciones en la mortalidad y la fecundidad y r y K el grado de dependencia de la densidad en la mortalidad. r y K es determinístico y cualitativo, no cuantitativo, y considera que no existen fluctuaciones en la tasa de fecundidad y mortalidad. De manera contraria, con bet-hedging se investigan los efectos de las fluctuaciones de estas tasas, las cuales se modelan bajo la forma de un efecto estocástico sobre los miembros de una población (Stearns, 1976, 1977).

De los trabajos de revisión sobre las estrategias de ciclo de vida, merecen especial atención los de Stearns (1976, 1977, 1980). En el primero de ellos hace una revisión de las ideas formuladas en este campo principalmente entre 1954 y 1974. Sin embargo, puesto que su revisión incluye una historia de los conceptos demográficos básicos y los da una buena estructuración al tema a partir de muchas ideas no sistematizadas antes, su trabajo representa una magnífica introducción al campo de estudio. En este sentido no puede dejar de mencionarse la revisión que al mismo tiempo, aunque independientemente, hiciera Giesel (1976), también con carácter pionero. Este autor pone más atención a los patrones reproductivos como tales, que en su inclusión dentro del ciclo de vida integral de los organismos. Piffero (1979) presentó también una revisión tanto de los trabajos teóricos como empíricos concernientes al tema hasta 1979.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

En su segundo trabajo, Stearns (1977) inició la crítica de la teoría principalmente a causa de sus ambigüedades. Entre estas se cuentan el ignorar la complejidad de la genética diploide y la ontogenia; el ignorar las restricciones de diseño que impiden a las poblaciones alcanzar los óptimos predichos por la teoría; el uso de K como una característica de ciclo de vida; etc.

En su tercer trabajo de revisión Stearns (1980) profundizó su crítica; ahora poniendo atención a las ideas sobre la importancia de la especiación dentro del proceso de la evolución. De las ideas sobre el equilibrio puntuado (principalmente Eldredge & Gould, 1972); de las cuales se desprende la hipótesis de que la mayor parte del cambio adaptativo puede tomar lugar durante las revoluciones genéticas que caracterizan los eventos de especiación; Stearns (1980) pone el tela de juicio la existencia misma de las estrategias de ciclo de vida al nivel intraespecífico y explora las condiciones bajo las cuales, sin embargo, algunos modelos de optimización en este nivel podrían funcionar. En resumen; Stearns (1980) lleva a sus mayores consecuencias la crítica que iniciara en 1977 al estudio de la evolución de las estrategias de ciclo de vida basadas en un enfoque puramente demográfico (sin embargo, ver Variable, 1984). Finalmente, cabe mencionar que Stearns (1980) propuso en este trabajo la creación de un boletín especializado en la evolución de las características de ciclo de vida.

Un aspecto que quizá sea inesperado ver comentado aquí, pero que sin embargo podría, tras una investigación a fondo, conducir a interesantes e importantes conclusiones acerca de los modelos sobre las estrategias de ciclo de vida; es la exploración de su lenguaje y de las fuentes en las que éstos se inspiran.

El rasgo más notable con respecto a lo anterior, es la adopción en la biología de un punto de vista que podríamos llamar **optimizacionista**; o quizá más bien **economista**. Este deriva, como se aprecia del segundo término; de la aplicación de los conceptos y la formulación de las diferentes "teorías" microeconómicas derivadas de la Teoría General de Sistemas al estudio de la evolución. Conceptos como **estrategia**; **relación costo-beneficio** e incluso **asignación de recursos** o **principio de asignación**; revelan ésta situación.

INTRODUCCION

Calow (1973) utilizó, aunque con escasa repercusión, la Teoría general de sistemas para tratar el principio de asignación de recursos, y más recientemente, Kins & Rousharden (1983) y Schaffer (1983) aplicaron la Teoría del control óptimo en estudios sobre asignación de energía principalmente en especies vegetales.

La aplicación de la Teoría de Juegos al estudio de la evolución, de manera apresada como fué originalmente desarrollada para explicar la conducta económica humana, es relativamente reciente. En este punto de vista se conceptualiza a los miembros de una población en un Juego contra cada uno de los otros miembros y se analiza la dinámica y equilibrio que como consecuencia de ello surge en la población (Maynard Smith, 1982, p. 2). Pocas han sido las contribuciones a la teoría de las estrategias de ciclo de vida dentro de este ámbito más bien estrecho de aplicación de la Teoría de Juegos al estudio de la evolución, destacándose el trabajo de Mirmirani & Oster (1978) y el estudio del propio Maynard Smith (1982, pp. 140-146).

Aunque de una manera menos escrita, más general, Lewontin (1961) fué el primero en aplicar explícitamente la Teoría de Juegos al estudio de la evolución (Maynard Smith, 1982) y Slobodkin (1964) comparó el proceso evolutivo a un Juego en el que el único premio para el ganador era seguir jugando. En tal enfoque se visualiza a la especie en un Juego contra la naturaleza y se estudian las formas en las que se minimiza su probabilidad de extinción.

Puede asegurarse, sin embargo, que el anterior ha sido en realidad el sistema de pensamiento que ha prevalecido en la base de la mayoría de las ideas y los modelos desarrollados sobre la evolución de las características de ciclo de vida, ya que en ellos se han tratado las relaciones entre los miembros de una o más poblaciones de una manera muy general y se ha puesto más atención a los efectos del ambiente físico. Del mismo modo, si bien se ha reconocido la importancia de la variación individual de las características de ciclo de vida, en la práctica estas se han analizado, y hecho las comparaciones entre grupos, a variados niveles: clones (Gadsil & Solbris, 1972; Law, Bradshaw & Putwain, 1977; Luckinbill, 1979), variantes fenotípicas dentro de una cohorte (Sarukhán, Martínez-Ramos & Piñero, 1984), o cohortes (Piñero, Sarukhán & Alberdi, 1982), e incluso poblaciones (Abrahamson, 1975a; Hickman, 1975; Lewontin, 1965;

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

McNaughton, 1975, por ejemplo) y especies (Kawano, 1975; Luckinbill, 1979; Sarukhán, 1976; Pitelka, 1977, entre otros). De este modo, lo que quisiera decirse sobre la probabilidad de éxito evolutivo (aptitud) de un organismo, tendría que expresarse (y se ha expresado) en términos de probabilidades de persistencia o de extinción de una población o especie ideal genéticamente homogénea.

Lo anterior refleja quizá la necesidad de analizar la variación individual sobre una base estadística. Se necesitan réplicas de las variantes individuales para poder asignar una probabilidad a la ocurrencia de un determinado proceso, así como para evaluar su confiabilidad. La justificación de los análisis de la variación, que por principio debe investigarse a nivel de individuo genético, en grupos de heterogeneidad genética cada vez mayor que la de los clones, sobre todo poblaciones, debe al menos sustentarse en algún argumento teórico, del tipo de la estrategia óptima estable de Maynard Smith (1982).

LA TEORIA DE LAS ESTRATEGIAS DE CICLO DE VIDA EN LA ECOLOGIA VEGETAL

En el ámbito de la ecología vegetal, la Teoría de estrategias de ciclo de vida se desarrolló principalmente a partir de las ideas de Robert H. MacArthur y Martin L. Cody, las cuales fueron introducidas por John L. Harper, figura muy destacada en este campo, y quien además hizo aportaciones propias. Así por ejemplo, Harper (1967) propuso que la manera de describir el comportamiento de las plantas en cuanto a la forma en la que distribuyen sus recursos entre diferentes actividades, lo que denominaremos el patrón de asignación de recursos, era conociendo el porcentaje de la energía neta, generalmente estimada como peso seco, representada por las diferentes partes de la planta; de manera general, por las raíces, el tallo, las hojas y las estructuras reproductivas, a las diferentes edades de la misma. Siguiendo esta idea, Harper & Osden (1970) definieron el esfuerzo reproductivo ('reproductive effort') como la fracción del total de los recursos invertida en las estructuras reproductivas. Este viene siendo una depuración tanto conceptual como metodológica de índice de cosecha ('harvest index') propuesto por los agrónomos para otros fines.

INTRODUCCION

A partir de las proposiciones de Harper (1967), siguieron una serie de descripciones del patrón de asignación de energía y del esfuerzo reproductivo en diferentes especies y poblaciones de plantas. Pifano (1979) menciona que, hasta 1979, se habría reportado el esfuerzo reproductivo en 56 especies y, por el mismo tiempo, Abrahamson (1979) reportaba el patrón de asignación de energía (y con ello el esfuerzo reproductivo) en 50 especies más. Así, ya antes de 1980 las descripciones rebasaban el centenar de especies.

La mayoría de las descripciones hechas se refieren a las poblaciones naturales y a las condiciones en las que estas se encuentran, pero en algunos casos se han investigado de manera experimental los efectos de la limitación de espacio para el crecimiento (Harper & Osden, 1970); la variación en la densidad y el nivel de nutrientes (Osden 1974; Kawano & Nassi, 1975; Snell & Burch, 1975; Kawano & Hayashi, 1977; Lovett Doust, 1980) e incluso el efecto de diferentes tratamientos quirúrgicos (defoliación, remoción de la mitad del sistema radical y ambos) (Lovett Doust, 1980b). Prácticamente en todos estos casos, el patrón de asignación de biomasa, y también el de fósforo en el último de ellos, se ha visto afectado por los tratamientos experimentales. Esto descubre el potencial de variación plástica del patrón de asignación de recursos y nos previene sobre las interpretaciones en relación a su significado adaptativo; esto al menos para el caso de las plantas.

De entre los trabajos sobre poblaciones naturales, la mayoría se basan en la comparación del patrón de asignación de energía entre poblaciones de especies muy relacionadas (Abrahamson & Gadsil, 1973; Gaines et al., 1975; Abrahamson, 1975b; Kawano, 1975; Sarukhán, 1976; Hickman, 1977; Pitelka, 1977; Lovett Doust, 1980a). Algunos otros hacen la comparación de poblaciones (o biotipos) de la misma especie (Gadsil & Solbrig, 1972; Abrahamson, 1975a; Hickman, 1975; McNaughton, 1975; Abrahamson & Hershey, 1977; MacNamara & Quinn, 1977). Finalmente, unos pocos, aunque partiendo de los datos de las especies individuales, hacen la comparación entre comunidades (Gadsil & Solbrig, 1972; Kawano, 1975; Abrahamson, 1979).

En los estudios anteriores se analiza la relación entre el esfuerzo reproductivo y las características del ambiente, pero en algunos casos se ha explorado el valor adaptativo de la asignación de recursos a las estructuras no

reproductivos. Se ha estudiado, por ejemplo, el cociente biomasa en hojas/biomasa total (Abrahamson & Gadsil, 1973), así como el cociente biomasa del tejido vegetativo arriba del suelo/biomasa subterránea ('shoot-underground part ratio') (Kawano, 1975).

Finalmente, cabe hacer referencia, como se hizo líneas atrás, de los enfoques más recientes desarrollados por Kings & Roushsarden (1983) y Schaffer (1983) para estudiar la estrategia de asignación de recursos en plantas utilizando la Teoría de control óptimo.

ENFOQUES UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DEL PATRON DE ASIGNACION DE RECURSOS Y EL ESFUERZO REPRODUCTIVO EN PLANTAS

Con relación a la forma en la que el patrón de asignación de recursos ha sido comúnmente estudiado en plantas, existe una serie de puntos que vale la pena comentar con cierto detalle. Los tres primeros se refieren al problema más o menos general de cómo abordar investigación del presupuesto de recursos de un organismo, y los dos últimos al problema particular de cómo se debe estimar el esfuerzo reproductivo en plantas.

1. EL PRESUPUESTO ENERGETICO CON BASE EN LA ENERGIA NETA. - Un ser vivo no es solamente un procesador de energía, sino que su organización misma representa el almacén para parte de la energía procesada. Esta energía, denominada energía neta, se encuentra bajo la forma de energía química en los enlaces de los compuestos orgánicos que constituyen los tejidos del organismo. Su estimación puede hacerse de acuerdo a las siguientes tres aproximaciones.

a) Aproximación por la biomasa seca (equivalente al peso seco). - Grosso modo, la masa en tejidos (biomasa) es directamente proporcional a la cantidad de energía almacenada por un organismo, pero la equivalencia no es exacta debido a que los tejidos almacenan una cantidad grande y muy variable de agua. El agua

INTRODUCCION

no es en si misma un compuesto energéticamente aprovechable por los seres vivos y, por lo tanto, tampoco es una molécula en la cual puedan almacenar la energía asimilada. Por esta razón, la masa representada por el agua en los tejidos se debe sustraer de las estimaciones de la energía neta basadas en la biomasa. Esto se puede lograr por deshidratación de los tejidos en un horno para obtener la biomasa seca de los mismos.

b) Aproximación por el peso seco libre de cenizas. - Aparte del agua, los tejidos de los organismos incluyen otras sustancias sin valor bioenergético. Estas sustancias, denominadas cenizas por permanecer como residuos después de la combustión completa de los tejidos, son principalmente sales alcalinas y térreas, sílice y óxidos metálicos [7]. Las cenizas pueden alcanzar valores tan altos como arriba de un 50 % del peso seco en las diatomeas (Larcher, 1980, p. 172) o hasta un 51 % en los cangrejos de Sapelo Island, Ga. (E. P. Odum, datos no publicados, citado en Gulley, 1961). Además, el contenido de cenizas varía en las diferentes partes de un organismo, e incluso estacionalmente. Por ejemplo, los troncos son en general pobres (ca. 0.3 %-ca. 0.4 %) en relación a las hojas (3.4 %) en cuanto a cenizas. Sin embargo, para las plantas terrestres, puede decirse que el contenido de cenizas es en promedio de un 4.5 %, improbablemente alcanzando valores tan bajos como 2.3 % o tan altos como 18.8 % del peso seco (estimaciones a partir de la tabla 4.4 de Larcher, 1980, p. 173). Por todo lo anterior, una determinación de la energía neta más precisa que la basada solamente en el peso seco requiere la sustracción del peso correspondiente a las cenizas producidas una vez que una muestra de tejido previamente deshidratado se ha incinerado en una mufla hasta la vaporización de la mayoría de los compuestos orgánicos. Por supuesto, el peso seco libre de cenizas da necesariamente valores más bajos que el peso seco sin restar el peso de las cenizas.

15

[7] La composición elemental de las cenizas (sr/Kg, rango y promedio) es
N (10-50, 20); P (1-8, 2); S (0.5-8, 1);
K (5-50, 10); Ca (5-50, 10); Mg (1-10, 2);
Fe(0.05-1, 0.1); Mn (0.02-0.3, 0.05); Zn(0.01-0.1, 0.02);
Cu (0.002-0.02, 0.0006); Mo (0.0001-0.001, 0.0002); B (0.005-0.1, 0.02);
Cl (0.2-10, 0.1) (Larcher, 1980, p. 173). Sin embargo puede haber
variaciones importantes. Por ejemplo, en las palmas o en las diatomeas puede
haber mucho más Silicio (2/3 del total en las primeras, 90 % en las secundas)
que Ca (Larcher, 1980, p. 171).

c) Aproximación calorimétrica. - Los tejidos de los organismos pueden diferir en los tipos y proporciones de las sustancias orgánicas de las que están constituidos. Asimismo, la cantidad de energía almacenada puede variar significativamente entre las distintas moléculas orgánicas. Se ha establecido por ejemplo, que el valor calórico promedio para los lípidos y los ácidos grasos es de 9.37 Kcal/gr, mientras que éste alcanza apenas el valor de 4.18 Kcal/gr en la celulosa (Paine, 1971). Para el caso de las plantas como los cereales, en las que las sustancias de reserva de las semillas son carbohidratos, las diferencias energéticas entre éstas y los tejidos vegetativos (constituidos principalmente por celulosa) son irrelevantes. Sin embargo, para el caso de las plantas como las compuestas (o las palmas coccosoides), en las que las semillas contienen una proporción apreciable de grasas, la situación es diferente (Harper & Oden, 1970) [8].

Existen al menos cuatro formas de evaluar el contenido calórico de los tejidos de un organismo, pero sin duda la más práctica de todas es mediante el uso de una bomba calorimétrica (Paine, 1971). Este procedimiento consiste básicamente en poner una muestra de tejido de peso seco conocido en una cámara de combustión, y llenarla de oxígeno a 30-35 atm de presión como comburente. El sistema se introduce en un recipiente adiabático (térmicamente aislado) con agua. La energía liberada por la combustión del material eleva la temperatura del agua en proporción al contenido energético de la muestra. Las consideraciones sobre el método, así como la serie de errores que es necesario tomar en cuenta, han sido examinadas por Paine (1971).

1.6 Finalmente, cabe hacer la aclaración de que lo más recomendable es multiplicar el equivalente calórico de un tejido sobre la base del peso seco libre de cenizas, lo cual dará valores necesariamente más altos del contenido energético que si se utilizara el peso seco sin restar el peso de las cenizas. Esto no solo conduce a una estimación más precisa de la energía neta, sino que puede prevenir errores importantes. Golley (1961), por ejemplo, encontró diferencias estadísticas al nivel del 95 % y 91 % en los valores calóricos de

[8] Específicamente para *Astrocaryum mexicanum*, la palma coccosoide objeto de este estudio, García Peña (1975) reportó haber extraído 60 gr (7.4 %) y 4.8 gr (0.7 %) de grasa a partir de 811 gr de semilla y 678.8 gr. de cascavilla molidas, respectivamente, en continuo (soxhlet) con hexano. Los principales ácidos grasos encontrados para la semilla fueron: ácido láurico (63 %); ácido mirístico (9.3 %); ácido oleico (7.1 %) y ácido palmítico (5 %). Para la cascavilla: ácido láurico (28 %); ácido mirístico (17 %); ácido palmítico (12.3 %); ácido oleico (11.6 %) y ácido linoléico (9.2 %).

INTRODUCCION

las diferentes partes vegetativas y los meses del año, respectivamente, para una comunidad madura de *Andropogon virginicus* sobre la base del peso seco sin restar el peso de las cenizas. Con el peso seco libre de cenizas, todas las diferencias se redujeron al nivel del 95 % y solo en lo que respecta a las estaciones del año.

¿Qué posición puede tomarse con respecto a las diferentes aproximaciones para estimar la energía neta?. De las tres presentadas, es indudable que la aproximación calorimétrica es la más precisa de todas. Sin embargo, se ha mostrado (Harper & Osden, 1970; Snell & Burch, 1975; Pitelka, 1977; Abrahamson & Caswell, 1982) que las estimaciones basadas en el peso seco son lo suficientemente equivalentes a las determinaciones calorimétricas como para justificar el uso tan amplio que las primeras han tenido en la descripción del patrón de asignación de energía en plantas.

En el contexto de los estudios sobre el flujo de energía a través del ecosistema, Golley (1961) intentó proveernos de los valores calóricos para una amplia gama de material biológico bajo diferentes circunstancias, a fin de reducir el consumo de tiempo y la repetición de trabajo que pudieran originarse de la proliferación de esta clase de descripciones.

Golley (1961) concluyó que la utilidad de los valores calóricos por él presentados dependía de las necesidades de precisión de las descripciones. Esta conclusión se debió a que dicho autor encontró diferencias estadísticas al nivel del 79 %, ya sea entre las partes vegetales (hojas, tallos, semillas, etc.) en una comunidad determinada, o bien entre diferentes comunidades (selvas, marismas de *Spartina*, praderas alpinas, etc.) y épocas del año para una misma comunidad. Sin embargo, también de sus resultados pueden destacarse los coeficientes de variación para las comunidades vegetales comparadas. Estos asumen valores tan bajos, como por ejemplo 0.06 y 0.082, para todo el material vegetal (raíces, hojas y tallos) de una selva y de un matorral, respectivamente. También puede tomarse como argumento de la constancia de los valores calóricos para todas las partes de una determinada comunidad, el caso citado líneas atrás, en el que no se encontraron diferencias estadísticas entre las raíces, el mentillo, el follaje, etc. de una comunidad, una vez que los equivalentes calóricos se calcularon sobre la base del peso seco libre de cenizas.

Para concluir este punto, cabe hacer la aclaración de que si bien las determinaciones basadas en la aproximación calorimétrica son efectivamente más precisas que las basadas en el peso seco, no por eso dejan de ser estas últimas también estimaciones válidas de la energía neta. Esto a pesar de que sus unidades no sean las calorías. La energía se define como la capacidad de realizar trabajo. El ensamblaje de una estructura de compuestos de carbono, como lo es un ser vivo, es un tipo de trabajo: trabajo biosintético, y la cantidad de material de esta clase ensamblado es de alguna manera proporcional a la energía invertida o trabajo realizado. Después de todo, las calorías o sus equivalentes mecánicos, los Joules, a pesar de ser un tipo de unidades más utilizadas en la física, describen también a la energía por lo que hace (elevar la temperatura del agua, acelerar una masa, etc.) y no por lo que en sí misma ésta pudiera ser.

2. EL PRESUPUESTO ENERGETICO CON BASE EN LA ENERGIA BRUTA [9]. - La energía potencial almacenada en los tejidos de los organismos (energía neta) es solo una parte de la energía total asimilada (energía bruta); el resto se disipa en el medio en forma de calor. De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, el calor es la degradación irreversible de la energía, de una forma no azarosa a otra azarosa, que ocurre espontáneamente con cada proceso de transformación de la energía.

Son pocos los estudios en los que se ha determinado el balance energético global de un organismo. Harper & Osden (1970) citan algunos trabajos, los cuales se refieren exclusivamente a especies animales y entre los que figura, por ejemplo, el de Richman (1958) en *Daphnia pulex*. Para el caso de las plantas, Golley (1960) hizo la descripción del destino de la energía solar desde su entrada a una comunidad vegetal en Michigan, U.S.A. [4.71×10^8 cal/(m² x año)], hasta su salida como producción neta [4.95×10^6 cal/(m² x año)] y respiración [0.876×10^6 cal/(m² x año)]. Todos estos

[9] Energía bruta, lo mismo que energía neta, se utilizan aquí en preferencia a producción bruta ('gross production') y producción neta ('net production'), respectivamente debido a que se quiere hacer énfasis sobre la naturaleza de la variable física que se puede utilizar en el estudio del patrón de asignación de recursos: la energía. Producción bruta y producción neta son más descriptivos en la ecología trófica y en el manejo de recursos, pero son prácticamente sinónimos con energía bruta y energía neta, respectivamente.

trabajos fueron hechos, sin embargo, con la finalidad de contribuir a la descripción del flujo de energía a través del ecosistema. Por esta razón sus intereses se centran sobre todo en la eficiencia de las transformaciones de energía, y en mayor o menor medida, tratan con la especie, o incluso con el nivel trófico, en bloque. No es posible partir de trabajos como los anteriores para hacer la descripción del patrón de asignación de energía de una especie ya que, aunque en algunos casos se ha determinado la fracción de la energía neta que corresponde a algunas partes del organismo, estos deberían además incluir la estimación de la distribución de la energía bruta entre sus diferentes partes o actividades.

El anterior punto de vista no parece que fuera debidamente apreciado por Harper & Osden (1970), quienes a pesar de haber propuesto como una forma ideal de la medida del esfuerzo reproductivo la siguiente ecuación:

$$\text{Esfuerzo Reproductivo Bruto} = \frac{\text{Energía total como propágulos}}{\text{Energía total como capital inicial [I0] + Asimilación bruta}}$$

en la que en la estimación del presupuesto energético total se incluyen las pérdidas energéticas por respiración, no consideran el punto, igualmente pertinente, de que podría haber una liberación diferencial de calor en los procesos de producción y mantenimiento de las diferentes estructuras o actividades de un organismo. Esta posible variación en la eficiencia para producir y mantener una determinada estructura a partir de una cantidad inicial mayor de energía, bien podría ser referida como su costo metabólico.

[I0] Esta cantidad, que en las plantas superiores representa la energía neta provista por la planta madre a la prole en la reserva alimenticia de la semilla, si bien de profunda importancia ecológica, es una cantidad insignificante del presupuesto energético total (Harper & Osden, 1970). Por esta razón nunca ha sido incluida en las descripciones del patrón de asignación de energía.

Aunque sería deseable el uso de la energía bruta para el estudio del patrón de asignación de energía, esto es por el momento una posibilidad remota e incluso intratable dentro del campo de la ecología, al menos en la forma en la que se ha hecho con la energía neta.

Lo anterior se debe a que los elementos de descripción del patrón de asignación basados en la energía neta, son unidades artificiales si estas se consideran con respecto a la energía bruta. Tradicionalmente, las partes o las estructuras, y las funciones que a éstas se les pueden imputar, han sido los elementos usados en la descripción del patrón de asignación. Por ejemplo, las raíces como estructuras de absorción y fijación; los tallos como estructuras de sostén y conducción; las hojas como unidades de asimilación de la energía radiante del sol y las estructuras reproductivas como unidades de multiplicación, recombinación, dispersión, etc. [11]. Esto es compatible con el uso de la energía neta, ya que la energía fijada en la producción de una parte o estructura queda circunscrita a los límites naturales de ésta. Sin embargo, al considerar la energía bruta, sería necesario adoptar un enfoque fisiológico (en oposición al ecomorfológico) para elegir las unidades de descripción. Así, la atención se centraría ahora, con todas las dificultades inherentes, sobre los procesos de producción y mantenimiento de las partes y estructuras.

En resumen, el cambio del uso de la energía neta al uso de la energía bruta implicaría no solo un cambio cuantitativo hacia una mayor precisión, sino un cambio cualitativo hacia la adopción de un nuevo enfoque en el estudio del patrón de asignación.

[11] Es interesante a este respecto la función más allá de los límites fisiológicos que se le puede asignar a una determinada estructura si consideramos no solo las relaciones que ésta tiene con su entorno físico, sino también con sus vecinos. De este modo, a los tallos se les atribuir, por ejemplo, la función no solo de conducción y sostén, sino también, en ambientes sobrepoblados, la de colocar el follaje de una planta por encima de sus vecinos para sustrimirlas, o para evitar que éstos la sustriman. Puntos de vista como estos han sido sostenidos, o al menos implícidos, por Harper (1967; 1977); Abrahamson & Gadgil (1973) y Lovett Doust (1978). Sin embargo, es importante también considerar las críticas de Williams (1966) y Gould & Lewontin (1979) en torno a lo que debe ser estudio científico de las adaptaciones.

3. ESTUDIO DEL PATRON DE ASIGNACION CON BASE EN LOS NUTRIENTES MINERALES. - En los dos métodos de estudio previamente reseñados es una premisa que la energía es la variable ecológicamente importante en el estudio del patrón de asignación. Sin embargo, el Principio de asignación no excluye investigar la forma en que otros recursos, diferentes a la energía, sean estratégicamente repartidos entre diferentes estructuras o actividades en respuesta a determinadas presiones de selección. Más aún, se ha sugerido que, puesto que un gran cuerpo de evidencia muestra que las plantas normalmente funcionan a un nivel de actividad fotosintética por debajo de la que son capaces, la energía puede no ser el factor crítico a considerar, sino que los recursos limitados, como los nutrientes minerales, pueden ser los mejores candidatos para los estudios sobre asignación (Harper, 1977, p. 656). A partir de una observación como tal, fué como se efectuaron las descripciones del patrón de asignación de nutrientes minerales como las de Lovett Doust (1970, 1980b) y Abrahamson & Caswell (1982).

Si bien la distribución de algunos nutrientes minerales, lo mismo que cualquier otra clase de información, puede ser útil en el estudio de la estrategia de ciclo de vida de una especie, quizá no debiera plantearse como enfoques alternativos los estudios de asignación de energía (*sensu lato*) y de minerales, solo porque éstos últimos puedan asumir más frecuentemente la categoría de "limitantes". El calificativo de "limitante" para una determinado factor ecológico tiene solo sentido en relación a la respuesta que limita, y lo que un factor "limitante" limita es el crecimiento o la producción. Si la disponibilidad de fósforo, por ejemplo, tiene mayor importancia que la energía (energía bruta, necesariamente) para limitar el esfuerzo reproductivo, será necesariamente en la fracción de los recursos asignados a la reproducción (energía neta como propágulos) en la que esta respuesta será apreciada.

De acuerdo a lo anterior, menos pertinente es aún la condición que Thompson & Stewart (1981) imponen a la biomasa para justificar su utilización en los estudios sobre asignación, la cual consiste en la situación, más bien poco probable y sin fundamento teórico, de que la biomasa (o el carbono) se encuentren en proporciones similares a las de los minerales.

Independientemente de los puntos anteriores, Abrahamson & Caswell (1982) han expuesto además algunos argumentos a favor de la utilización de la

biomasa en los estudios sobre asignación, pero sin que para ellos el problema esté definitivamente resuelto. La premisa de la que parten es la amplia difusión de adaptaciones para maximizar la eficiencia fotosintética. Con base en lo anterior, sostienen que durante el ciclo de vida entero pueden ser varios los factores críticos para la planta, dependiendo de la actividad involucrada, por ejemplo toma de nutrientes, almacenamiento de agua, atracción de polinizadores, etc. En otros puntos del ciclo de vida, aparte del momento de la reproducción, una tasa fotosintética alta puede, por ejemplo, ser crucial para contrarrestar la competencia. El segundo punto, es la amplia documentación sobre el costo fisiológico observado en el crecimiento y la fotosíntesis, asociado a la reproducción.

Puesto que en los casos anteriores, relativos al costo fisiológico de la reproducción, éste parece deberse a la competencia por los nutrientes minerales entre el sistema fotosintético y el sistema reproductivo, el argumento de Abrahamson & Caswell (1982) refuerza el punto de vista sostenido líneas atrás de que son importantes los estudios de asignación de los factores limitantes, pero solo en referencia (y no como alternativa) a la descripción del patrón de asignación al que pueden estar determinando, y este último es el de energía.

4. PRODUCCION DE SEMILLAS Y ESFUERZO REPRODUCTIVO TOTAL. - Thompson & Stewart (1981) consideran el problema de si deben incluirse en la determinación del esfuerzo reproductivo las estructuras anexas a la reproducción sobre todo los pedúnculos de las flores y/o de las inflorescencias, o solamente las semillas. Ellos proponen que la inclusión de todas estas estructuras es más acorde con la noción de un "esfuerzo" que hace la planta para reproducirse y además que ésta tiene escaso o nulo control de otras variables como patógenos, clima, depredadores, polinizadores, etc., con los que la interacción del esfuerzo reproductivo (de este modo definido) resulta en una determinada producción de semillas.

Con respecto al punto de hasta que parte una estructura debe ser considerada como reproductiva o vegetativa, no existe una regla enteramente satisfactoria y puede ser problemático decidir si, por ejemplo, se deben incluir las estructuras de soporte como el tallo de la inflorescencia en un género

escapifero como Plantago, o aún más, si aquel incluye hojas, como en las espigas de Digitalis (Thompson & Stewart (1981).

5. ESTIMACION DEL ESFUERZO REPRODUCTIVO CON BASE EN LA CONCENTRACION DE MINERALES. - Un punto de vista también sostenido por Thompson & Stewart (1981) es el de utilizar los minerales en lugar de la energía en la estimación del esfuerzo reproductivo. Dicha opinión es diferente, aunque no contraria, a la de Harper (1977; p. 656) en este mismo sentido (ver punto 3 líneas atrás). Thompson & Stewart (1981) consideran que la medida de asignación de energía en las plantas es errónea en principio ya que, para que el principio de asignación sea útil debe haber un acervo limitado de recursos y este acervo no debe crecer en cada acto de asignación. Este es el caso para las aves (y los animales en general); a las que Cody (1966) refirió el principio de asignación. Un huevo puesto por un ave no aumenta el acervo de energía disponible para el ave. Para el caso de las plantas, a las que Harper & Osden (1970) extendieron el principio, lo anterior no es necesariamente cierto. Se sabe que en algunas especies las flores pasan una buena proporción del costo energético asociado a su propia producción (Bazzaz & Carlson, 1979).

Puede argumentarse lo siguiente en relación al punto de vista anterior. En primer lugar, que no es universal para las plantas (y quizá ni siquiera sea el caso para la mayoría) que exista actividad fotosintética de las estructuras reproductivas. En segundo lugar, las diferentes partes de una planta representan salidas alternativas ('sinks') para los recursos, pero tanto la energía como los minerales deben tener una entrada, y si ha de considerarse la distribución de energía o de los minerales entre las diferentes partes de una planta, también las hojas y las raíces estarían contribuyendo, respectivamente a su producción o a la captación de minerales necesarios para su propio crecimiento.

Finalmente, la energía neta (sobre todo como biomasa) o el carbono, está mejor correlacionada con la cantidad de estructuras orgánicas (propágulos) involucradas en la reproducción y eso es lo que interesa explicar. Posiblemente, la proposición de medir la biomasa del material implicado en la reproducción, y no el número de propágulos como tal, históricamente respondió a

la finalidad de hacer comparable la distribución de recursos al crecimiento y la reproducción de un organismo y, dado las alternativas ('trade-off') entre tamaño, número y forma de los propágulos (Harper, Lovell & Moore, 1970), poder hacer comparaciones entre grupos muy diversos, en los que el ajuste adaptativo particular de los valores de estas variables para una especie o grupo de especies, oscurecería el significado de asignar más o menos recursos a la reproducción si solo se pone atención precisamente a uno de los componentes del esfuerzo reproductivo: el número de propágulos producidos.

DOS PUNTOS CLAVE PARA LA TEORIA DE LAS ESTRATEGIAS DE CICLO DE VIDA

LA BASE GENETICA DE LAS CARACTERISTICAS DE CICLO DE VIDA. - Uno de los puntos capitales en la teoría de las estrategias de ciclo de vida, y de hecho una pieza fundamental en la estructura misma de la teoría de la evolución por medio de la selección natural, es la condición heredable de las características que supuestamente aumentan la aptitud de sus portadores. En la mayoría de los casos esto ha quedado solo como una hipótesis de trabajo, pero en algunos estudios se ha mostrado la base genética de las variaciones analizadas. Algunos ejemplos de éstos son los biotipos alozimicos r y K de *Taraxacum officinale* de Gadsil & Solbrig (1972) y las variantes genéticas de *Poa annua* para la edad de la primera reproducción, la fecundidad y la tasa finita de incremento (λ) de Law, Bradshaw & Putwain (1977), principalmente. Por otro lado, Hickman (1975) mostró el carácter plástico de la variación en el esfuerzo reproductivo en las diferentes especies de *Polypodium* (Polypodiaceae) por él estudiadas.

Algunos de los puntos, recopilados por Stearns (1980), que muestran hasta donde se ha descuidado la importancia de conocer la base genética de las características de ciclo de vida sobre las que se han desarrollado los modelos de estrategias óptimas son los siguientes. i) el desequilibrio de ligamiento implica un equilibrio genético que puede no corresponder con el óptimo fenotípico; ii) si los heterocigóticos son los más aptos, la distribución independiente destruirá los fenotipos más óptimos en cada generación y iii) la selección dependiente de las frecuencias puede exactamente favorecer a los heterocigóticos.

INTRODUCCION

Stearns (1980) ha considerado algunas de las formas, no mutuamente excluyentes, en las que un modelo de optimización basado en las características fenotípicas pudiera salvarse de los problemas generados de ignorar su base genética. Seguramente la posibilidad más interesante de éstas sea que una característica de ciclo de vida esté altamente canalizada, es decir, que la maquinaria epigenética haya evolucionado de tal forma que el rasgo fenotípico se desarrolle con poca variación a un grado relativamente independiente de las variaciones del ambiente y/o el genotipo del organismo. Una vez canalizada una característica de ciclo de vida podría surgir un gene modificador que actuara sobre el sistema de desarrollo posicionando el valor medio de la característica a un valor óptimo. Los modelos, de este modo, podrían considerarse que se refirieren a la dinámica del gene modificador y no a la de los genes directamente relacionados con las características.

Maynard Smith (1982, pp. 4-9), uno de los defensores de los modelos de optimización, adopta una actitud más serena al respecto y basa su confianza en dichos modelos, más que evidencias empíricas particulares, en una visión general sobre los alcances y límites de las diversas clases de modelos que se han producido para el estudio de la evolución, sean estos sobre genética de poblaciones o evolución a nivel fenotípico, y a la vez los segundos sobre morfología adaptativa o estrategias óptimas. Opina que si en el siglo pasado la confusión entre los problemas de la ontogenia y los de la adaptación obstaculizaron el estudio de esta última hasta que August Weismann propuso la idea de la separación del germen y el soma, en la actualidad la muy desahogada atención que han recibido los poco conocidos problemas de la ontogenia (genética y epigenética), no deben producirnos confusión con respecto a la utilidad de los modelos desarrollados para el estudio de la adaptación.

Para finalizar el punto sobre la genética de las características de ciclo de vida, puede mencionarse que recientemente se publicaron las memorias del simposio Variation in Life Histories: Genetics and Evolutionary Processes, celebrado en la Universidad de Iowa, Iowa, U.S.A. del 13 al 14 de octubre de 1980 (Dinsle & Hegmann, 1982), en el que se aborda explícita y ampliamente el tema. Ver también Venable (1984).

LA CARACTERIZACION DE LOS AMBIENTES. - Un punto que mucho se ha descuidado en la investigación de las estrategias de ciclo de vida es el referente ambientes en los que se encuentran las poblaciones. Se han ofrecido pocos análisis exhaustivos sobre la naturaleza de la variación ambiental y cómo abordarlos en los estudios de campo.

Sobre lo anterior, puede señalarse, por ejemplo, la sencilla pero relativamente poco precisa caracterización ofrecida por Abrahamson & Gadsil (1973) para los ambientes de las especies y poblaciones de *Solidago* que estudiaron: sitio "seco" ('dry'), "húmedo" ('wet') y "boscoso" ('hardwood'). En este caso, aunque más explícitamente en el de Gadsil & Solbrig (1972), se consideró el grado de dependencia de la densidad en la mortalidad de las plantas el factor relevante del ambiente. La suposición central en estos estudios era que en la medida de su mayor o menor madurez seral (caso del estudio de Abrahamson & Gadsil, 1973) o del grado de perturbación humana (caso del de Gadsil & Solbrig, 1972) un ambiente imponía una mayor o menor dependencia de la densidad en la mortalidad.

Hickman (1977) presenta una más compleja, pero igualmente imprecisa, caracterización de los ambientes en sus estudios sobre diferentes especies de *Polypodium* (Polypodiaceae) en las Western Cascade Mountains, en Oregon. Por un lado, la compleja topografía volcánica y los patrones de erosión determinan un mosaico relativamente estable de comunidades en diferente grado de madurez. De acuerdo con Hickman, esto significa que tenemos, aún para los habitats más inmaduros, una alta predecibilidad a largo plazo pues la continua erosión retarda o detiene la sucesión. Pero, dado que el crecimiento está limitado por la variación en la disponibilidad de agua durante el año, existe impredecibilidad a corto plazo.

26

McNaughton (1975) consideró que existían, de acuerdo a la extensión de la estación de crecimiento (corta o larga), dos tipos de ambientes para las especies y poblaciones de *Tupha* por él estudiadas, mismos que representarían los extremos r y K. Pero además, basó la comparación de éstos en diferentes propiedades del ecosistema que incluían tanto la caracterización del ambiente físico como la respuesta de la vegetación a las mismas. Tales propiedades fueron: el coeficiente de variación (s^2/\bar{x}) del período libre de nieve (días);

INTRODUCCION

la biomasa por arriba del suelo al final del periodo de crecimiento; el porcentaje de nitrógeno también al final de la época de crecimiento; la tasa de mortalidad invernal de rizomas y el coeficiente de variación de la densidad de brotes. La importancia de este trabajo, es que es uno de los pocos en los que se proponen y utilizan variables precisas para definir los ambientes.

Para terminar con este punto, puede mencionarse la clasificación de la variabilidad en los ambientes ofrecida por Stearns (1976) para el análisis de las estrategias de ciclo de vida. Primeramente considera dos patrones generales de variación del ambiente, de acuerdo a si se trata de ciclos fijos (Tipos 1 y 2) o de fluctuaciones aleatorias (Tipo 3). Si se trata de ciclos fijos, estos pueden tener una duración mucho mayor al tiempo medio de generación de la especie (Tipo 1), o una duración menor o igual a éste (Tipo 2). Si la duración del ciclo es menor o igual al tiempo medio de generación, los ciclos se pueden distinguir en función de que éstos sean predecibles en toda su extensión (Tipo 2a), impredecibles al comienzo (Tipo 2b), predecibles en su inicio, pero de condiciones inciertas en su mayor extensión (Tipo 2c) o bien predecibles en su inicio, pero con condiciones solo parcialmente conocidas durante su mayor parte (Tipo 2d). Stearns (1976) también proporcionó ejemplos de estos patrones para una gran diversidad de organismos, así como la teoría que en torno a cada uno de éstos casos se ha desarrollado.

Contrasta con la anterior la pobre clasificación de los ambientes de Pianka (1970) [Tabla 1], en la cual además, simplemente no se exploran las diferencias que como presión de selección puede haber entre el carácter más o menos fluctuante (inestabilidad vs estabilidad) de los ambientes y la presencia o ausencia de un patrón en sus fluctuaciones (predecibilidad vs impredecibilidad). Así, si bien la clasificación de los ambientes propuesta por Stearns (1976) es teórica y no exhaustiva (porque según el autor tampoco lo es la variación encontrada en la naturaleza), al menos parece más realista y útil que aquella que simplemente dice que hay ambientes r y ambientes K.

LOS ANTECEDENTES DEL PRESENTE TRABAJO

En 1979 se publicó la descripción del patrón de asignación de energía para un especie tropical arbórea: *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) (Pifero, 1979; Pifero, Sarukhán & Alberdi, 1982). Este estudio es importante ya que es seguramente el primero en el que se detalla la distribución de biomasa seca entre las distintas partes de la planta a través de todo el ciclo de vida para una especie perenne de muy larga vida y habitante de uno de los ecosistemas, por su diversidad y complejidad estructural, más interesantes del trópico cálido húmedo: las selvas altas siempre verdes.

Tal estudio, por otro lado, pertenece a la serie de investigaciones que sobre la autoecología de *Astrocaryum mexicanum* se han venido realizando desde 1975 hasta la fecha en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz (Sarukhán, 1978).

El detalle con el que se han hecho las observaciones sobre muchos aspectos de la especie han permitido que, por ejemplo en el caso de los trabajos primeramente citados, el costo de la reproducción pueda ser evaluado en términos de la sobrevivencia y reproducción futuras. Sin embargo, puesto que la distribución de *Astrocaryum mexicanum* dista mucho de estar limitada a los confines de la estación de Los Tuxtlas, se consideró de interés investigar si existía variación en el patrón de asignación de energía y en particular en el esfuerzo reproductivo, en relación a los cambios ambientales que siguen a la especie en otros puntos de su distribución. Tal investigación es la aquí reportada y los objetivos del estudio son los que a continuación se enumeran.

INTRODUCCION

OBJETIVOS

1. Describir el patrón de asignación de energía y el esfuerzo reproductivo para diferentes poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* ubicadas en diferentes puntos de la distribución geográficos de la especie en México.
2. Caracterizar los ambientes de las poblaciones, específicamente en cuanto a la estructura y diversidad de la comunidad arbórea y el régimen macroclimático dentro de los que las primeras encuentran.
3. Discutir los patrones de asignación de energía de las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* estudiadas, y en particular el esfuerzo reproductivo, en relación a la caracterización de sus ambientes y de acuerdo a las ideas de la Teoría de selección r y K sobre la evolución de las características de ciclo de vida.

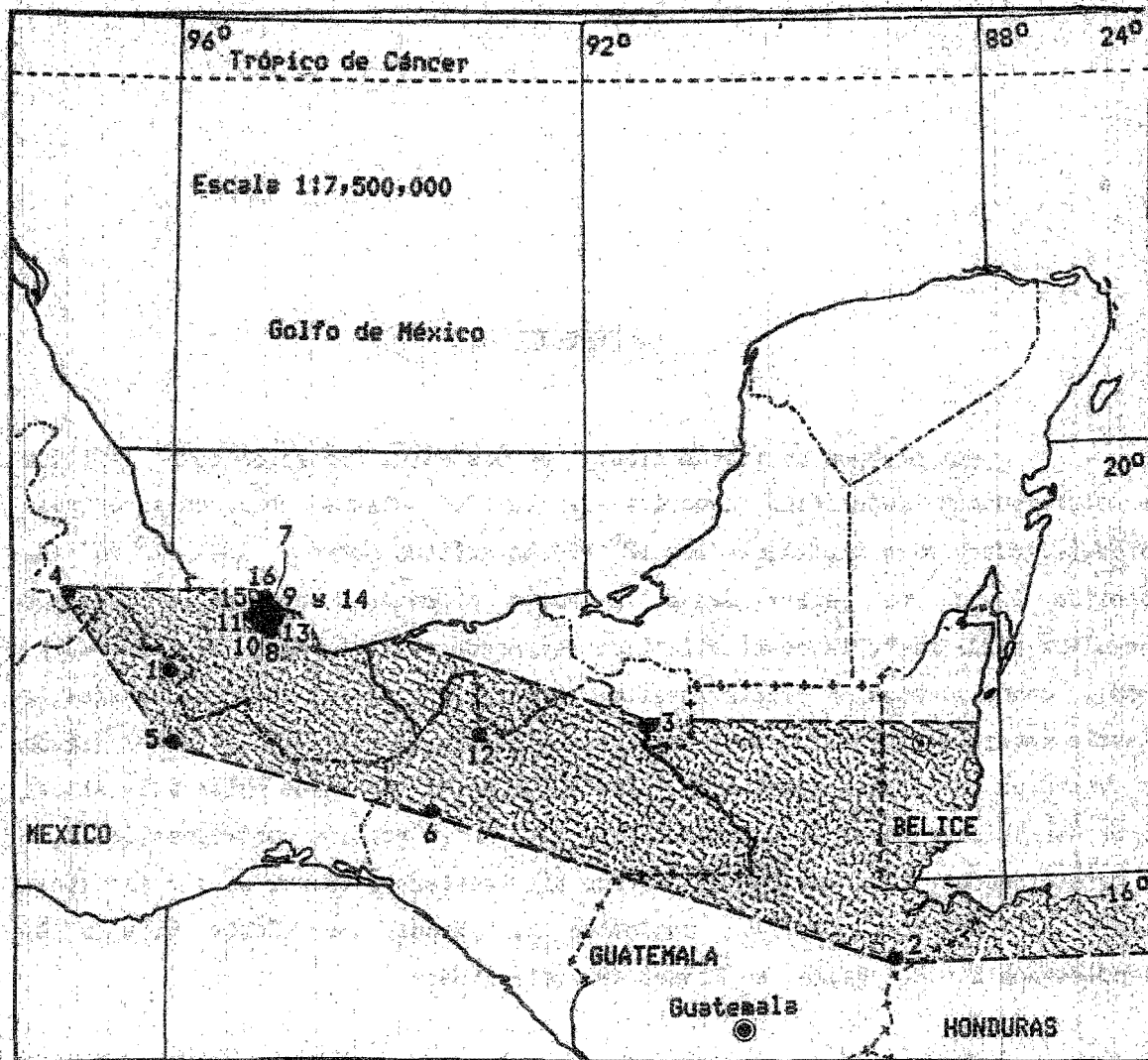
MATERIALES Y METODOS

LA ESPECIE

Astrocaryum mexicanum Liebm. es una palma cocosoide cuya amplitud de distribución geográfica conocida ya (o fué alguna vez), en su extremo noroeste, desde aproximadamente los 18° 40' de latitud Norte y los 97° 00' de longitud Oeste, es decir, desde la parte oriental y norte de la Sierra de Zonsolica [12], hasta la costa atlántica de Honduras (Standley & Steyermark, 1958), donde alcanza su límite sureste. Hacia la costa del Golfo de México, la especie parece llegar a su punto norte en la Sierra de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz y, tierra adentro, su límite sur en México puede estar a la altura de la depresión central de Chiapas [Fig. 1]. En la porción centroamericana de su distribución, *A. mexicanum* parece ser remplazado ya muy al sur por otras especies del género, como *A. confertum* H. Wendl. en Costa Rica y *A. Standleyanum* L. H. Bailey en Panamá (Burret, 1934).

Como será apreciado más adelante, si bien *Astrocaryum mexicanum* se halla restringido en su distribución a las zonas cálida húmedas de la vertiente del Golfo de México y el Atlántico, y aún dentro de éstas a una franja más bien estrecha de Bosque Tropical Perennifolio (sensu Rzedowski, 1978, pp. 151-178), es notable la diversidad de escenarios ecológicos en los que la especie se presenta. Tales escenarios sursen de la combinación de diferentes tipos de roca, clima, suelo, vegetación, etc. Así, pueden encontrarse poblaciones sobre

[12] Vera Santos, J. Ejemplar número 3267, colectado el 5 de agosto de 1944 en el ejido El Palmar, ubicado 1 km. al noroeste del campo experimental de hule el Palmar, en Zonsolica, Veracruz. Ejemplar consignado en el Herbario Nacional MEXU.



32

La distribución geográfica conocida de *Astrocarum mexicanum* hasta 1982 (Fig. 1), de acuerdo a los puntos de colecta de los ejemplares consignados en el Herbario Nacional (MEXU) (●), y a diversos reportes y observaciones de presencia a nivel regional. Los números son los del orden cronológico de las colectas, de 1845 a 1974.

FIGURA 1. Distribución geográfica conocida de *Astrocarum mexicanum* hasta 1982 (Fig. 1), de acuerdo a los puntos de colecta de los ejemplares consignados en el Herbario Nacional (MEXU) (●), y a diversos reportes y observaciones de presencia a nivel regional. Los números son los del orden cronológico de las colectas, de 1845 a 1974.

rocas de muy diferente edad y origen. Por ejemplo: lutitas y areniscas del Triásico-Jurásico en Oaxaca (por lo tanto con una edad de unos 200 millones de años) y sobre rocas ígneas extrusivas, en algunos casos con una edad de unos 500 años o aún menos (en el Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz (Alvarez del Castillo, 1977)).

Asimismo, la especie se halla presente en altitudes que van de menos de 200 metros sobre el nivel del mar (msnm) (Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, por ejemplo) a más de 900 msnm (Volcán de Santa Martha, también en la región Los Tuxtlas, Veracruz). Las diferencias en altitud, aunadas a las diferencias en posición geográfica, determinan la variedad de climas en los que la especie se halla presente y éstos, en combinación con el tipo de roca, los tipos de suelo en los que se puede encontrar.

Los rangos de precipitación total anual y de temperatura media anual entre los que se encuentra la especie van de un poco más de los 2000 a casi los 5000 mm y de los 18° a los 26° C, respectivamente, los cuales quedan comprendidos en tipos climáticos quizá incluso como el semicálido húmedo [(A)C(fm)] en la Sierra de Santa Martha (Soto, 1976) y variantes del cálido húmedo [Af, Af(m), Am(f)], en áreas más bajas. Los suelos incluyen, entre otros, los derivados de cenizas volcánicas (andosoles), por ejemplo en la Sierra de Los Tuxtlas y las rendzinas, derivadas de rocas sedimentarias, por ejemplo en la Lacandona, Chiapas.

Con respecto al tipo de vegetación [13], la especie se presenta principalmente en áreas con vegetación de Selva Alta Perennifolia, donde puede ser una de las especies dominantes del estrato inferior, debido en gran parte a las altas densidades que alcanza en algunas regiones de su distribución y/o en algunos puntos dentro de la selva (Ver Flores, 1971; Piñero, Sarukhán & González, 1977; Martínez-Ramos, 1980). También se encuentra en Selva Mediana Subperennifolia (López-Mendoza, 1980) y en algunos otros tipos de vegetación, tales como una forma transicional entre Selva Alta o Mediana Perennifolia y Bosque Mesófilo de Montaña (sensu Rzedowski, 1978, pp. 156, 315-316), localizada a una altitud de 900 msnm en el Volcán de Santa Martha. La especie

[13] En este caso, y en la descripción de los sitios, se utiliza la clasificación de la vegetación de Miranda y Hernández (1963), a menos que otra cosa se establezca.

también ha sido reportada en la vegetación secundaria derivada de Selva Alta Perennifolia (Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980) y seguramente debe encontrarse en la vegetación secundaria producida por procesos de perturbación de los otros tipos primarios ya mencionados.

La mayor parte del conocimiento sobre la especie proviene de los estudios de las poblaciones de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. De acuerdo con estos, la producción de las inflorescencias se inicia entre fines de febrero y marzo y su apertura ocurre hacia fines de este mes y principios de mayo [14]. El pico de la floración se alcanza a mediados de abril (Piñero, Sarukhán & González, 1977; Pedroza-Vivanco, 1982). Solo una fracción pequeña de las inflorescencias (6 %) no produce frutos por diversas razones (Piñero & Sarukhán, 1982). Los frutos completan el proceso de maduración entre agosto y septiembre, pero solo un 51 % de estos cae al suelo, mientras que los restantes son depredados arriba de la planta por dos especies de ardillas del género *Sciurus* (*S. aureosaster aureosaster* y *S. deppoi deppoi*) y aún solo una fracción mucho menor (7.2 %) logra germinar (Piñero, Martínez-Ramos & Sarukhán, 1984). Se ha observado que la germinación ocurre en al menos cinco meses y medio (Armella & Dirzo, datos no publicados) y se prolonga hasta fines de mayo (Martínez-Ramos, comunicación personal) [Fig. 2].

Una vez ocurrida la germinación, la planta empieza a producir hojas bifidas, y para fines descriptivos podemos considerar que una planta es un infantil desde que se inicia como plántula hasta que mantiene 4 a 5 de estas hojas en pie, lo cual ocurre a lo largo de unos 7 años [Fig. 3a]. Gradualmente las hojas producidas son cada vez mayores y de morfología intermedia entre bifida y pinnatifida. Se considera que una planta es un juvenil desde que empieza a producir estas hojas de morfología intermedia hasta que empieza a mostrar un tronco por arriba del piso, lo cual comúnmente ocurre 7 a 11 años después de haber salido de la etapa infantil [15] [Fig. 3b]. Los individuos

34

[14] Según Martínez-Ramos, comunicación personal, las venas de las inflorescencias pueden verse entre la inserción de los peciolos de algunas hojas y el tronco ya a mediados de enero, y según Mendoza-Ochoa (1981) lo más probable es que éstas empiecen a producirse en el verano del año anterior.

[15] A partir de los juveniles, los edades que se dan pueden provenir de dos fuentes de información: la producción anual de hojas observada de 1975 a 1979 y de los incrementos de altura del tronco, determinados directamente de los individuos medidos en 1975 y 1981 (Piñero, Martínez-Ramos & Sarukhán, 1984). Es por esto que se dan dos valores (en el orden en el que se mencionaron sus fuentes de origen).

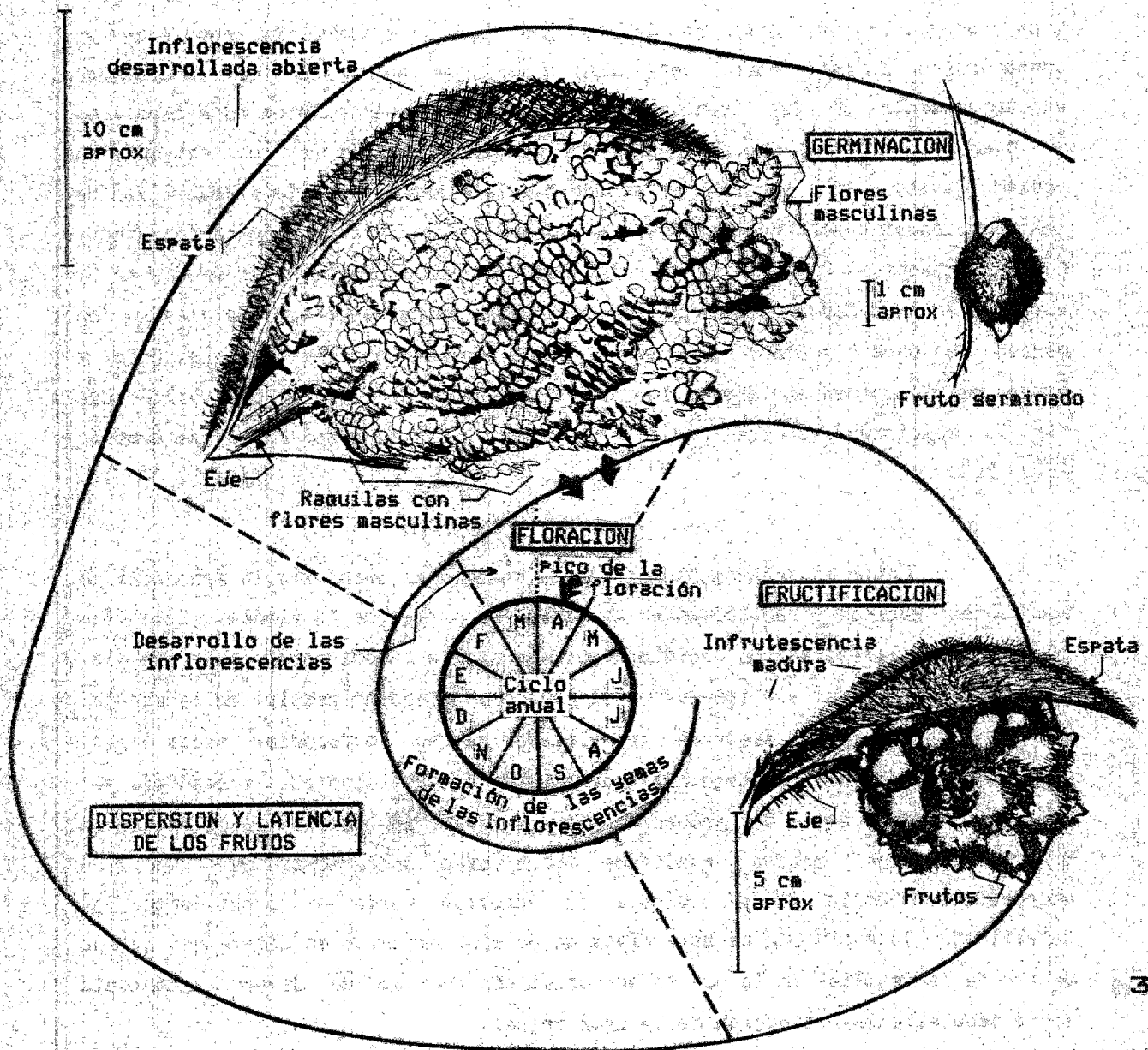


FIGURA 2. Ciclo fenológico aproximado de *Astrocarum mexicanum* de acuerdo a las observaciones en la estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. La inflorescencia y la infrutescencia fueron dibujadas a partir de fotografías de J. A. Bórquez; el fruto germinado fue dibujado de memoria.

adultos son aquellos en los que se observa ya un tronco por arriba del suelo [Fig. 3c]; pero no se considera que un individuo sea maduro hasta que no haya producido al menos una inflorescencia; lo cual, a pesar de ser algo variable puede establecerse que ocurre cuando la planta tiene una edad de 25 o 30 años. Cabe mencionar que esto no indica que todo individuo se convierte en reproductivo a esta edad. Más aún, dado que se trata de individuos extremadamente jóvenes (con un tronco de aproximadamente 50 cm de altura), es más bien poco probable encontrar un individuo de esta altura con estructuras reproductivas. Sin embargo, a medida que la planta crece, la probabilidad de reproducción va aumentando hasta ser máxima en los individuos mayores (Sarukhán, Martínez-Ramos & Piñero, 1984). La edad de los individuos más viejos se ha estimado en unos 160 años y la altura del tronco se ha observado que alcanza un máximo de unos 7 m [16]. En los individuos adultos es notable la presencia, a manera de cicatrices anulares a lo largo del tronco, de las marcas producidas por la abscisión de las hojas producidas y desechadas hasta ese momento [Fig. 3d].

Entre los rasgos típicos de la especie se encuentra la presencia de abundantes espinas prácticamente en todas las partes de la planta. Estas son cónicas y muy largas en los peciolo; muy pequeñas y asudas en el envés de las hojas, triangulares y aplanadas en el tronco y de tamaño regular en la espata, el eje y los frutos. A pesar de lo variado de su morfología, todas estas espinas son de origen dérmico, y de acuerdo con una hipótesis presentada por Tomlinson (1962), éstas son probablemente una adaptación surgida en el pasado en contra de los grandes mamíferos herbívoros ahora extintos. La gran vulnerabilidad de la palmas, debido a su peculiar forma de crecimiento, ha determinado la evolución de esta clase de defensa mecánica en diferentes grupos dentro de la familia, en la que se han originado espinas de diversa homología sobre todo para la protección de la yema apical.

[16] En el presente estudio se hicieron estimaciones de las edades individuales que en algunos casos difieren ampliamente de las de Los Tuxtlas. Por ejemplo, se estimó que en el Volcán de Santa Martha un individuo de 6 m de altura del tronco podría tener una edad de unos 248 años, mientras que en la estación de Los Tuxtlas un individuo de esta misma estatura tendría unos 135 años. No es posible aún concluir si tales diferencias se deben a una sobrestimación de las edades para algunos de los sitios aquí estudiados o si representan una variación real a nivel geográfico. En todo caso, dado el mayor detalle con el que se han hecho las determinaciones en Los Tuxtlas, es mejor tomar a éstas últimas como las "típicas para la especie".

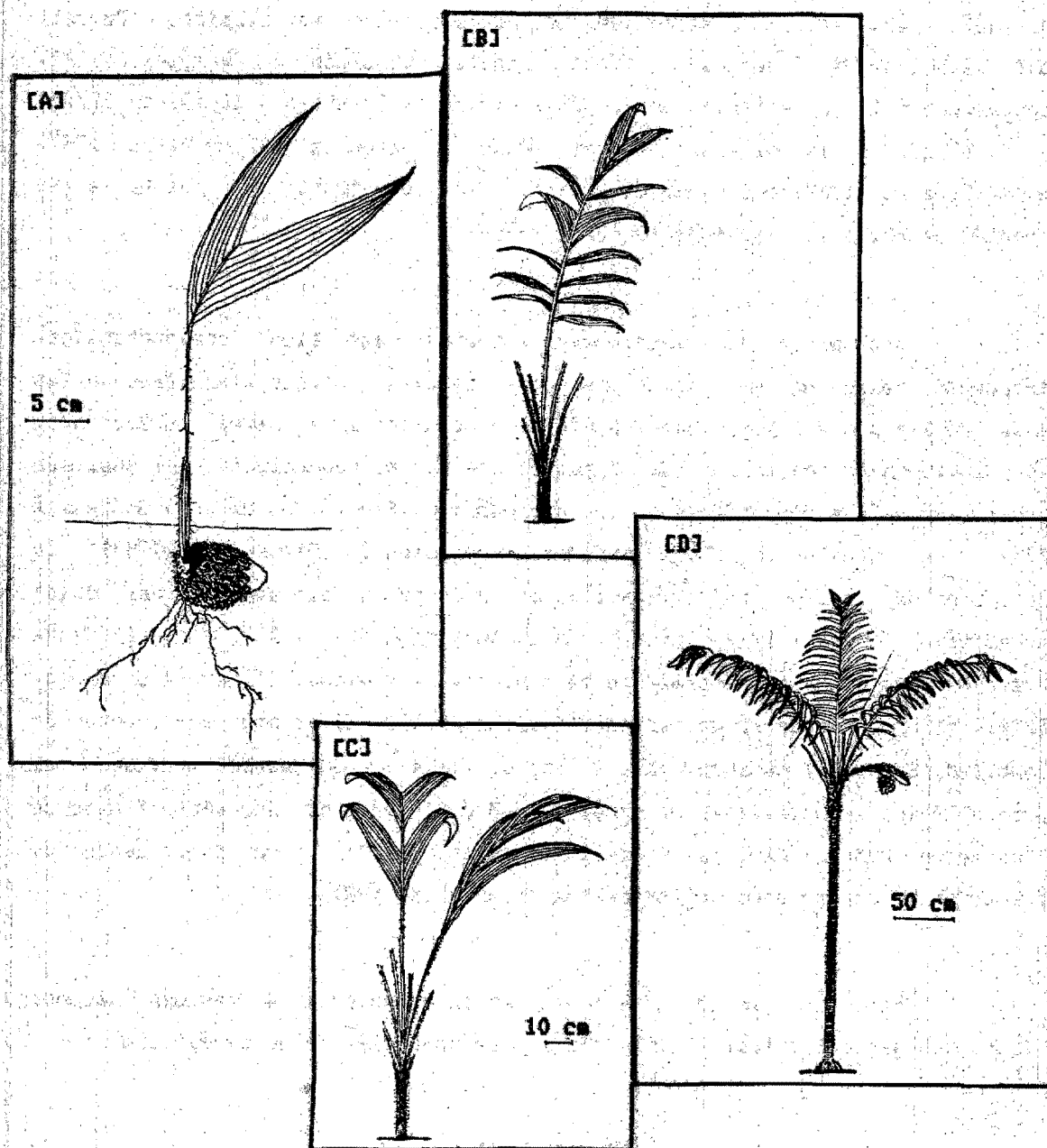


FIGURA 3. Apariencia general de los individuos de *Astrocaryum mexicanum* a diferentes edades. [A] Infantil con una hoja bifida y el fruto aún adherido. [B y C] Juvenil y adulto inmaduro mostrando la transición en la morfología de la hoja, del tipo apenas dividido al tipo plenamente pinnatifido. [D] Adulto maduro mostrando una infrutescencia. Dibujos de Martínez-Ramos en Piñero, Sarukhán & González (1977).

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

En otros lugares se han publicado además, las descripciones relativas a los siguientes aspectos de la especie: la dimensiones típicas de los individuos y sus partes, lo mismo que sus peculiaridades morfológicas (Burret, 1934; Standley & Steyermark, 1958; Piñero, Sarukhán & González, 1977, principalmente); la variación ontogenética (Piñero, Sarukhán & González, 1977); la fenología y la biología floral (Piñero, Sarukhán & González, 1977; Pedroza-Vivanco, 1982) e incluso el análisis de los frutos en cuanto a su contenido de ácidos grasos (García-Peña, 1975).

Aparte de los anteriores aspectos, más bien convencionales, *Astrocarum mexicanum* es una de las pocas especies arbóreas tropicales en las que se han llevado a cabo estudios ecológicos detallados a nivel poblacional. Estos incluyen la descripción de la estructura de las poblaciones y el análisis sinecológico de las comunidades en las que habitan (Piñero, Sarukhán & González, 1977); un modelo de flujo numérico poblacional (Sarukhán, 1978); la descripción del patrón de asignación de energía y el estudio del costo reproductivo (Piñero, 1979; Piñero, Sarukhán & Alberdi, 1982); el análisis de la variabilidad en el comportamiento reproductivo individual (Piñero & Sarukhán, 1982); el estudio de la variación individual en los diferentes componentes de la aptitud (Sarukhán, Martínez-Ramos & Piñero, 1984); un modelo revisado de flujo numérico y un análisis de sensibilidad de la tasa de incremento finito de la población (Piñero, Martínez-Ramos & Sarukhán, 1984) y un experimento de defoliación en condiciones naturales (Mendoza-Ochoa, 1981).

Para concluir con este punto, en el Apéndice 1 se resumen algunos aspectos muy generales sobre la taxonomía y la nomenclatura de la especie.

LOS SITIOS DE ESTUDIO

Fueron cuatro los sitios elegidos para este estudio. Su elección se hizo con dos criterios. Por un lado se trató de cubrir lo más ampliamente posible la distribución geográfica de la especie y, por el otro, de captar diferencias de orden geológico (en particular, tipo de roca y fisiografía) que pudieran determinar variaciones del ambiente local entre los sitios. Con

MATERIALES Y METODOS

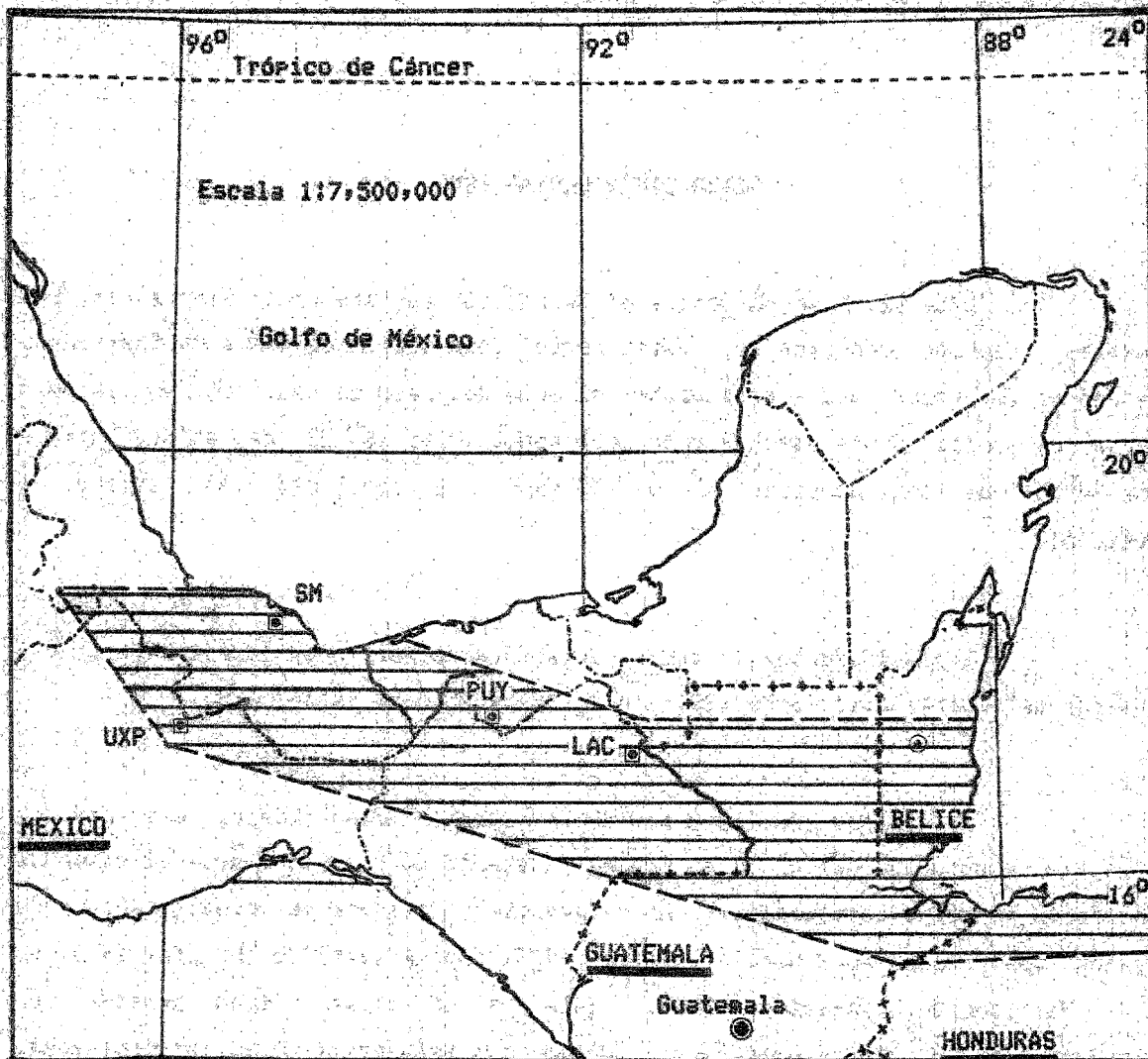
respecto al primer punto, la figura 4 muestra la localización geográfica de los sitios de estudio en relación a la distribución conocida de *Astrocaryum mexicanum*; con respecto al segundo, las variaciones, no solo en el aspecto geológico, sino en otros componentes del ambiente como clima y tipo de suelo, quedan de manifiesto en la breve descripción de las características generales de los sitios que a continuación se presentan.

SITIO SANTA MARTHA (SM)

Este sitio se encuentra en la porción sureste de la Sierra de Los Tuxtlas, también conocida en esta parte como Sierra de Santa Martha, en el estado de Veracruz; más precisamente, al este del Lago de Catemaco, en ascenso hacia el Volcán Santa Martha, aproximadamente a los $18^{\circ} 23'$ de latitud Norte y los $94^{\circ} 56'$ de longitud Oeste, a unos 900 msnm. La localidad más cercana es Bastonal.

Geológicamente, la región está formada por rocas ígneas extrusivas básicas del Cuaternario (SPP, 1981, pp. 148-149; Lira-Saade, 1983).

De acuerdo con los datos de la estación meteorológica más cercana al sitio de estudio, que es la de Cosame (distante 20 km a lo sumo), el clima de la región se puede caracterizar, con referencia al sistema de clasificación de Köppen modificado por García (García, 1973) como Af(m)(i')s (García, 1973, p. 174. Ver también Lira-Saade, 1983). Este es un clima cálido húmedo, con lluvias todo el año; precipitación del mes más seco mayor de 60 mm y porcentaje de lluvia invernal entre 18 y 10.2, con una oscilación térmica entre 5° y 7° C y con marchas de temperatura tipo sauses, es decir, con el mes más caliente antes del solsticio de verano y de la temporada lluviosa. Sin embargo, debido al efecto altitudinal, es de esperarse que en el sitio como tal, la temperatura media anual esté entre los 18° y 22° C, y la precipitación total anual entre los 4500 y 5000 mm (ver SPP, 1981, pp. 112-113, 130-131; Lira-Saade, 1983 y tabla B de este trabajo). Por lo anterior, quizá sería justificado tipificarlo como semicálido húmedo [(A)C(fm)] (Soto, 1976). También es notable la formación frecuente de niebla (Ver Lira-Saade, 1983).



40

FIGURA 4. Ubicación de los sitios de estudio en relación a la distribución geográfica de *Astrocarsum mexicanum* [■]. Ver también Fig. 1.

MATERIALES Y METODOS

No existen en la actualidad estudios de los suelos de la Sierra de Santa Martha, y aún las escasas descripciones que hay para la región de los Tuxtles en general son muy fragmentarias (ver por ejemplo Sousa, 1968; Flores, 1971; Lot, 1975; Alvarez del Castillo, 1977; Lira-Saade, 1983) [17].

De acuerdo con los cartas de la Dirección General de Geografía del Territorio Nacional (SPP, 1981, pp. 166-167), los suelos de la región son Acrisoles y Andosoles órticos, con partículas de textura gruesa (arena) y media (limos) en su parte superficial (30 cm). Es decir, que se trata de suelos ácidos, pobres en nutrientes y con acumulación de arcilla en el subsuelo, de colores rojos o amarillos claros (en el primero de los casos) o bien, suelos que se han formado a partir de cenizas volcánicas, consistiendo de una capa muy superficial.

Puesto que se sabe que el basamento rocoso de la Sierra de Los Tuxtles consiste principalmente de depósitos piroclásticos y derrames de lava, pero que esporádicamente aparecen "ventanas" de sedimentos marinos del Terciario (Rios MacBeth, 1952, citado en Lot, 1976, p. 34), es de suponerse que los andosoles representan a la mayor parte de los suelos del área. Dado que el sitio específico de estudio se encuentra en una de las laderas del Volcán Santa Martha (la ladera oeste), lo anterior es aún lo probable para nuestro caso.

La vegetación de la región es de Selva Alta o Mediana Perennifolia, aunque con algunos elementos de Bosque Mesófilo de Montaña (sensu Rzedowski, 1978, pp. 156, 315-316), tales como *Liquidambar macrophylla* Dersted (Hamamelidaceae), *Sloanea petenensis* (Elaeocarpaceae) y diversas especies de helechos arborescentes. En relación a la notable flora pteridológica local, debe consultarse el trabajo de Lira-Saade (1983).

[17] Sin embargo, dado el contraste entre el basamento rocoso y otros factores del ambiente entre los sitios, se consideró que una aproximación muy general en la tipificación de los suelos de los mismos sería suficiente para los fines de este estudio. Por tal razón, para la caracterización edafológica de los sitios se utilizó, en general, la información de las cartas de suelos elaboradas por la Dirección General de Geografía del Territorio Nacional (antes CETENAL y DETENAL), que sigue el sistema de clasificación de los suelos propuesto por la FAO/UNESCO. Para los sitios PUY y LAC se utilizó otra información (CRTP, 1979a).

Algunas de las especies de angiospermas arbóreas más abundantes observadas en el sitio mismo de estudio fueron *Rheedia edulis* (Seem.) Triana & Planchon (Guttiferae), *Pseudolmedia oxypyllaria* Donn. Smith (Moraceae) y *Brosimum alicestrum* Swartz (Moraceae). En el sotobosque eran abundantes las palmas de los géneros *Geonoma*, *Chamaedorea* y *Bactris*. La densidad absoluta de *Astrocaryum mexicanum* en el área de estudio fué de 0.032, 0.057 y 0.132 individuos sobre m^2 , entre infantiles, juveniles y adultos, respectivamente. En total 0.220 individuos sobre m^2 .

SITIO UXPANAPA (UXP)

Este sitio no se encuentra realmente en la Cuenca del Río Uxpánapa (como se define en Márquez, Gómez-Pompa & Vázquez, 1981), pero por su proximidad y por otras circunstancias será aquí llamado de este modo. Más exactamente, el sitio se encuentra en el Municipio de Matías Romero, Oaxaca, en las coordenadas aproximadas de los $17^{\circ} 06'$ latitud Norte y los $94^{\circ} 55'$ longitud Oeste. La forma más frecuente de acceso al mismo es por un camino de terracería que parte de la carretera federal núm. 185, que va de Matías Romero a Acahuacán, Veracruz. Este camino de terracería, que se inicia a 22-24 km de la cd. de Matías Romero, es la puerta de entrada a la región del Uxpánapa, y el sitio de estudio se encuentra a 14.5 km en dirección noreste de dicho punto. El sitio está ubicado en los terrenos del rancho El Mirador, a una altitud entre los 100 y los 200 msnm.

Las rocas de este sitio son limolitas y areniscas del Triásico-Jurásico (SPP, 1981, pp. 148-149).

En lo que respecta al clima, el sitio se encuentra entre las isotermas de los 24° y los 26° C de temperatura media anual y las isovetas de los 2500 y los 3000 mm de precipitación anual total (SPP, 1981, pp. 112-113, 130-131). El mismo puede ser tipificado como Am(f) (SPP, 1981, pp. 94-95) o como bien Am(i')g, que es el reportado para la estación Sarabia (García, 1973, p. 161), distante menos de 20 km del sitio de estudio. En todo caso se trata de un clima cálido húmedo con lluvias todo el año. Precipitación del mes más

seco mayor de 60 mm y porcentaje de lluvia invernal entre 18 y 10.2, o bien de un clima con lluvias en el verano, porcentaje de lluvia invernal entre 5 y 10.2 y precipitación del mes más seco menor de 60 mm, con una oscilación térmica de 5° a 7° entre el mes más frío y el más caliente y marcha de temperaturas tipo sauses.

El tipo de suelo para la región es regosol districo y acrisol húmico con partículas gruesas (arena) y medias (limo) en su parte superficial (SPP, 1991, pp. 166-167). También cabe mencionar que al cosecharse las raíces de *Astrocaryum mexicanum*, se encontraron concreciones o nódulos de arcilla, en la que eran predominantes el caolín y la montmorillonita.

La vegetación de la región es de Selva Alta Perennifolia (Chavelas, Soria & Zamora, 1982), pero no es posible en este caso especificar los elementos arbóreos dominantes en el área de estudio. Quizá pudiera hacerse referencia a los estudios de Chavelas, Soria & Zamora (1982) y Márquez, Gómez-Pompa & Vázquez (1981) para establecer algunas de las especies dominantes de la región en general.

De acuerdo con el primero de los anteriores trabajos, contamos con la siguiente lista de los elementos florísticos más importantes, en orden de mayor a menor área basal. Los datos se obtuvieron a partir de dos cuadros de estudio de 2,000 m² cada uno, próximos unos 500 m entre sí, localizados en la colonia agrícola-forestal El Progreso, en el Municipio de Matías Romero, Oaxaca (Chavelas, Soria & Zamora, 1982).

En el estrato inferior (2 a 12 m),

Ruprechtia sp. (Polysonaceae);
Fareamea occidentalis (L.) A. Rich. (Rubiaceae);
Rinorea sustemalensis (Wats.) Bartlett (Violaceae) y
Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmæ);

en el estrato medio (10 a 21 m),

Dialium suianense (Aubl.) Sandwith (Leguminosae);
Fareamea occidentalis (L.) A. Rich. (Rubiaceae);
Posoueria latifolia (Rudse) Roemer & Schultes (Rubiaceae) y
Adelia berbinervis Schl. & Cham. (Euphorbiaceae)

y en el estrato superior (20 a 40 m),

Dialium guianense (Aubl.) Sandwith (Leguminosae),
Glinoria nudiflora (Hemsl.) Koehne (Lythraceae),
Brosimum alicastrum Swartz (Moraceae) y
Vatairea lundellii (Standley) Killip ex Record (Leguminosae).

Del segundo de éstos trabajo tenemos, hecha la aclaración de que se trata de una combinación de elementos para Selvas Altas Perennifolias y Selvas Altas Subperennifolias, a los siguientes elementos como las más abundantes, de acuerdo a un levantamiento florístico de unos 5,000 números realizado en un área de aproximadamente 150 km² en la porción sur de la Cuenca del Río Uxpanapa (Márquez, Gómez-Pompa & Vázquez, 1981).

En el estrato inferior:

Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae),
Psychotria flava Dersted ex Standley (Rubiaceae) y
Psychotria uliginosa Swartz (Rubiaceae).

en el estrato medio:

Guarea glabra Vahl. (Meliaceae),
Guararibea sessiflora Miranda (Bombacaceae),
Guarea chichon C. DC. (Meliaceae) y
Behinia divaricata L. (Leguminosae)

y en el estrato superior:

Pouteria serota (Jacq.) H. E. Moore & Stearn (Sapotaceae),
Ceiba pentandra (L.) Gaertn. (Bombacaceae),
Terminalia amazonia (Gmelin) Exell (Combretaceae) y
Brosimum alicastrum Swartz (Moraceae);

Es posible que la composición del área específica de estudio corresponda más a la del estudio de Chavelas, Soria & Zamora (1982) por razones de proximidad. El área cubierta por el estudio de Márquez, Gómez-Pompa & Vázquez (1981) es además un más húmedo, lo que quizá determina diferencias en las relaciones de dominancia entre las especies.

MATERIALES Y METODOS

La densidad absoluta de *Astrocarum mexicanum* en el área estudiada fue de 0.087, 0.093 y 0.123 individuos sobre m^2 entre infantiles, juveniles y adultos, respectivamente. En total 0.303 individuos sobre m^2 , que fue la densidad más alta de la especie entre los sitios de estudio.

SITIO PUYACATENGO (PUY)

Este sitio se localiza en la zona de lomeríos que se encuentra en la porción más meridional del estado de Tabasco (CRTP, 1978, pp. 23-25); más precisamente a los $17^{\circ} 32'$ de latitud Norte, los $92^{\circ} 55'$ de longitud Oeste y los 300 msnm, aproximadamente. En un plano más local, el sitio se ubica en uno de los varios cerros de la Sierra El Madrisal, que se encuentra al lado este del Río Puyacatenzo, y que forma parte de los terrenos de la Universidad Autónoma de Chapingo, ésta última ubicada a unos 3 km al suroeste de Teapa, Tabasco.

Geológicamente, los cerros mencionados son prominencias topográficas de naturaleza cárstica; lo cual deriva de las características de la roca de la que están formados, puesto que se trata de calizas del Oligoceno marino (CRTP, 1978, p. 28) que, por presentar poca resistencia al intemperismo físico y químico, dan lugar a la formación de una compleja red de escurrimiento interno que capta gran cantidad de agua de lluvia. Correlacionado con lo anterior, se debe mencionar que este sitio se caracteriza por una topografía abrupta y fuertes pendientes.

El clima de la región se puede caracterizar como Af(m)w''(i)s (CRTP, 1979b, p. 29). Es decir, que se trata de un clima cálido húmedo con lluvias todo el año, precipitación del mes más seco mayor de 60 mm y porcentaje de la lluvia invernal entre 18 y 10.2, con dos máximos de lluvia separados por dos estaciones secas, una larga en la mitad fría del año, y una corta en la mitad de la temporada lluviosa (canícula), con una marcha de temperatura tipo sauses y con una oscilación térmica menor de $5^{\circ} C$ entre el mes más frío y el mes más caliente. La precipitación total anual en este sitio está entre los 3500 y 4000 mm, y la temperatura media anual entre los 24° y $26^{\circ} C$ (SPP, 1981, pp. 112-113, 130-131).

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

Los suelos de los cerros como aquel donde se encuentra el sitio de estudio son de tipo calcáreo, clasificándose como rendzinas. Estos son la clase de suelos que deben casi por completo sus características al material materno del que provien, el cuál contiene una elevada porción de carbonato de calcio y/o de magnesio (FitzPatrick, 1984, pp. 319-323).

El tipo de vegetación es de Selva Mediana Subperennifolia de

Rinorea sustemlensis (Wats.) Bartlett (Violaceae),
Sterculia sp. (Sterculiaceae),
Cupania sp. (Sapindaceae) y
Astrocaryum mexicanum Liebm (Palmeae)

en el estrato arbóreo inferior y el sotobosque;

Pseudolmedia oxypyllaria Donn. Smith (Moraceae),
Ampelocera hottlei (Standley) Standley (Ulmaceae),
Sterculia mexicana R. Br. (Sterculiaceae) y
Guararibea funebris (Llave) Vischer (Bombacaceae);

en el estrato medio y

Brosimum alicastrum Sw. (Moraceae),
Dialium guianense (Aubl.) Sandw. (Leguminosae),
Manilkara sapota L. (Sapotaceae) y
Guatteria anomala R. E. Fries (Annonaceae)

en el estrato superior, entre otros (López-Mendoza, 1980, pp. 30-41).

46 La densidad absoluta promedio de *Astrocaryum mexicanum* en el área de estudio fué de 0.011, 0.034 y 0.064 individuos sobre m^2 , entre infantiles, juveniles y adultos, respectivamente. En total 0.109 individuos sobre m^2 , la densidad más baja encontrada para la especie en todos los sitios de estudio.

SITIO LACANDONA (LAC)

Este sitio se localiza en la región Lacandona, en el estado de Chiapas, a unos 20 km del Aserradero de Chancelá, siguiendo por el camino de terracería más reciente que conduce de Chancelá a Bonampak. Las coordenadas

aproximadas del sitio son 17° 20' latitud Norte, 91° 40' longitud Oeste y unos 100-200 msnm. Geológicamente la región está formada por una alternancia de calizas y lutitas del Eoceno marino (SFP, 1981, pp. 150-151). El clima de la región se puede tipificar como Af(m)w''(i')s (Orellana-Lanza, 1978, mapa no. 7). Es decir, que se trata de un clima cálido húmedo con lluvias todo el año, precipitación del mes más seco mayor de 60 mm y porcentaje de la lluvia invernal entre 18 y 10.2, con canícula, con una marcha de temperatura tipo sansas y con una oscilación térmica entre 5° y 7° C entre el mes más frío y el mes más caliente, aunque es posible que sea algo más isotérmico, es decir, del tipo Af(m)w''(i)s, con una oscilación de la temperatura menor de 5° C entre el mes más frío y el mes más caliente (CRTP, 1979b, p. 29). La precipitación total anual en este sitio está entre los 2500 y 3000 mm, y la temperatura media anual entre los 24° y 26° C (SFP, 1981, pp. 112-113, 130-131). Los suelos son rendzinas, es decir suelos derivados de calizas.

La vegetación de la región es de Selva Alta Perennifolia, y con respecto a los elementos florísticos característicos, puede citarse, en general para la zona norte del estado de Chiapas, el trabajo de López-Mendoza (1980, pp. 15-30), y en particular para los alrededores de la región de Bonampak, Chiapas, el estudio de Meave (1983).

De acuerdo con el primero, los elementos arbóreos más característicos (solo en los estratos medio y superior) son:

Guarea sp (Meliaceae);
 Sebastiania lonsicuspis Standley (Euphorbiaceae);
 Spondias mombin L. (Anacardiaceae) y
 Pouteria unilocularis (Dunn. & Smith) Bsehni (Sapotaceae).

Terminalia amazonia (Gmelin) Exell (Combretaceae)
 Dialium guianense (Aubl.) Sandwith (Leguminosae) y
 Brosimum alicastrum Swartz (Moraceae);
 Manilkara sapota (L.) van Roven (Sapotaceae);

entre otros (López-Mendoza, 1980, pp. 15-30).

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

El segundo de los anteriores estudios, el cuál representa una investigación no solo florística sino también estructural, es más detallado, y está referido a una zona relativamente próxima al sitio de estudio. Por ello conveniente mencionar las especies con los mayores valores de Índice de dominancia (sensu Sarukhán, 1968), combinadas las cuatro áreas de 250 m² cada una, estudiadas a los alrededores de la zona arqueológica de Bonampak.

Así, de acuerdo al estudio de Meave (1983), pueden citarse las siguientes especies arbóreas como las más importantes:

En el estrato inferior (< 10 m)

Rinorea guatemalensis (Wats.) Bartlett (Violaceae);
Linociera oblanceolata Robins. (Oleaceae);
Guarea glabra Vahl. (Melicaceae);
Piper psilorrhachis C. DC. (Piperaceae) y
Psychotria chiapensis Standl. (Moraceae);

en el estrato medio (10 a 20 m)

Guarea glabra Vahl. (Melicaceae);
Compsoeura sprucei (A. DC.) Warb. (Myristicaceae);
Dialium guianense (Aubl.) Sandw. (Leguminosae);
Pouteria durlandii (Standl.) Baehni (Sapotaceae) y
Linociera oblanceolata Robins. (Oleaceae);

en el estrato superior (20 a 40 m);

Dialium guianense (Aubl.) Sandw. (Leguminosae);
Ampelocera hottlei (Standl.) Standl. (Ulmaceae);
Sebastiania lonsicuspis Standl. (Euphorbiaceae);
Compsoeura sprucei (A. DC.) Warb. (Myristicaceae) y
Brosimum alicastrum Sw. (Moraceae);

y el estrato emergente (> 40 m);

48 una especie no determinada del *Ficus* (Moraceae);
Brosimum alicastrum Sw. (Moraceae);
Dialium guianense (Aubl.) Sandw. (Leguminosae);
Ficus glabrata HBK (Moraceae) y
Brosimum costaricanum Liebm. (Moraceae).

Un aspecto notable con respecto al estudio anterior, fué la casi total ausencia de *Astrocarum mexicanum* en dicha área de estudio. Esta especie solo se encontró en uno de los cuatro cuadros de estudio de 250 m² y con un Valor de importancia de 0.128 (el más alto, el de *Rinorea guatemalensis*, fué de

MATERIALES Y METODOS

9,541.9320 para el mismo estrato). Esto muestra, como en el caso de los estudios mencionados en referencia a la florística del sitio UXP, hasta que punto son variables las relaciones de distribución y abundancia entre las especies en un punto particular de la selva con respecto a otro, o con respecto a una región en general. Por último, puede mencionarse en este apartado la presencia de *Cryosophila argentea* Bartlett (Palmae) como uno de los elementos más conspicuos del sotobosque en el sitio mismo de estudio.

La densidad promedio de *Astrocaryum mexicanum* en el área de estudio fue de 0.047, 0.085 y 0.053 individuos por m^2 , entre infantiles, juveniles y adultos, respectivamente. En total 0.185 individuos sobre m^2 .

Para fines sinópticos, en la tabla 2 se presenta un resumen de las características más generales de los sitios de estudio.

EL TRABAJO DE CAMPO

En tres de los sitios de estudio (SN, UXP y LAC) se delimitó un área fija de trabajo de 30 m de largo por 20 de ancho ($600 m^2$); en el sitio restante (PUY) el área fue un cuadrado de 25 m de lado ($625 m^2$). Las áreas de trabajo se visitaron en las siguientes fechas: del 21 de agosto al 5 de septiembre de 1978; del 19 al 27 de junio de 1979 y del 28 de agosto al 5 de septiembre de 1980. En cada una de las tres oportunidades se obtuvo diferente información y material biológico, según se describe a continuación.

49

INFORMACION DEMOGRAFICA SOBRE ASTROCARYUM MEXICANUM

Durante la primera visita, en cada una de las áreas delimitadas, se censaron todos los individuos de *A. mexicanum* presentes, registrándose: a) la categoría demográfica a la que pertenecían, siendo éstas las de infantiles, juveniles y adultos; b) el número de hojas en pie; c) la altura del tronco en el caso de los adultos y d) el perímetro o el diámetro a la altura del pecho

TABLA 2. Sinopsis de las características de los sitios de estudio. Para referencias ver el texto.

	SANTA MARTHA (SM)	UXPANAPA (UXP)	PUYACATENGO (PUY)	LACANDONA (LAC)
LOCALIZACION (Estado y coordenadas)	Veracruz 18° 23' 94° 56'	Oaxaca 17° 06' 94° 55'	Tabasco 17° 32' 92° 55'	Chiapas 17° 20' 91° 40'
ALTITUD (MSNM)	~ 900	100-200	~ 500	100-200
TIPO DE ROCA	Ígneas extrusivas básicas del Cuaternario	Limolitas y areniscas del Triásico-Jurásico	Calizas del Oligoceno marino	Calizas y lutitas del Eoceno marino
RANGO DE TEMPERATURA MEDIA	18-22 °C	24-26 °C	24-26 °C	24-26 °C
RANGO DE PRECIPITACION (MM)	4,500-5,000	2,500-3,000	3,500-4,000	2,500-3,000
TIPO DE CLIMA	Af(m)(i')s o (A)C(fm)	Am(f) o Am(i')s	Af(m)w''(i)s	Af(m)w''(i')s o Af(m)w''(i)s
TIPO DE SUELO	Acrisoles y andosoles órticos	Regosoles distrícos Acrisoles húmicos	Rendzinas	Rendzinas
TIPO DE VEGETACION	Transición de Selva Alta o Mediana Perennifolia y Bosque Mesófilo de Montaña	Selva Alta Perennifolia	Selva Mediana Subperennifolia	Selva Alta Perennifolia

MATERIALES Y METODOS

(P.a.P. o d.a.P.) en los adultos mayores de 1.5 m de altura del tronco. El número de infrutescencias y frutos producidos en 1978 se determinó con bastante precisión pues, como a continuación se describe, todas éstas estructuras fueron cosechadas.

COSECHA DE PARTES E INDIVIDUOS DE ASTROCARYUM MEXICANUM

También durante la primera visita, dentro de las áreas delimitadas, se cosecharon algunos individuos, o sus partes, a fin de poder estimar el peso seco acumulado en las diversas partes de la planta. La estrategia seguida fué la de cosechar los individuos completos en los casos en los que esto fuese fácil, como en el de los infantiles y en el de algunos juveniles. Asimismo, se procuró que las cosechas cubrieran lo mejor posible el intervalo total de edades [Tabla 3].

Con respecto a la forma en la que se cosecharon las partes de los individuos adultos, es importante mencionar algunos puntos. En primer lugar, la cosecha de las raíces (sistemas radicales) se hizo desenterrando la mayor cantidad de material posible, mientras que la cosecha de troncos se hizo a partir de muestras de aproximadamente 20 cm de longitud de las porciones inferior, media superior. Para la estimación del peso seco acumulado como hojas, se cosechó sistemáticamente la tercera hoja viva más vieja, se midió el largo de la lámina y se colectaron los folíolos. Del material reproductivo, solo se cosecharon las infrutescencias, pero éstas representaron el total producido en cada área de trabajo.

TABLA 3. Relación del número de sistemas radicales (SR), hojas (H), troncos (Tr), tocones (To) e infrutescencias (I) de *Astrocaryum mexicanum* cosechados en los cuatro sitios de estudio, de acuerdo a la categoría de edad de los individuos: infantiles (Inf) con 1 a 2 o 3 a 5 hojas; Juveniles (Juv) con 3 a 5, 6 a 8 o 9 a 11 hojas y adultos (Ad) con 0.01 a 1.00, 1.01 a 2.00, 6.01 a 7.00 m de altura del tronco.

Categorías	S I T I O S																									
	SM					UXP					PUY					LAC					Total					
	SR	H	To	Tr	I	SR	H	To	Tr	I	SR	H	To	Tr	I	SR	H	To	Tr	I	SR	H	To	Tr	I	
Inf 1- 2	2	4				3	2	1			1	1				1	1				7	8	1			
Inf 3- 5	3	13				2	9	2			3	11	2			3	11	3			11	44	7			
Juv 3- 5	1					1	1	1								3	15	3			6	16	4			
Juv 6- 8	1	1					3				1	2									2	6				
Juv 9-11	1	2	1				2				1		1								2	4	2			
Ad 0.01-1.00		2		2		7						2				1						12			2	
Ad 1.01-2.00	1	8	1	3	3		2		2	5	1	7	1	3	4		7		3	3	2	24	2	11	15	
Ad 2.01-3.00	1	6	1	2	4	1	2		2	5	1	6		2	1	1	4	1	2	5	4	18	2	8	15	
Ad 3.01-4.00		7		2	8		2		2	22		2		1	2							11			5	32
Ad 4.01-5.00		4		2	2		4		2	13		1		1	3	1	3		3	4	1	12			8	22
Ad 5.01-6.00										1		1										1			1	1
Ad 6.01-7.00						1	1	1	1	3											1	1	1	1	1	3
Total	10	47	3	11	17	8	35	5	9	49	9	33	4	8	10	9	42	7	8	12	36	157	19	36	88	

MATERIALES Y METODOS

MARCAJE DE LAS HOJAS DE LOS INDIVIDUOS DE ASTROCARYUM MEXICANUM

Con la finalidad de estimar la tasa de producción de hojas, en la primera salida se marcó la hoja más joven en un cierto número de individuos de la población. En la segunda y tercera salidas, se registraron el número de hojas producidas a partir de la hoja marcada a los diez meses y a los dos años, respectivamente.

El número de individuos marcados en cada población, de acuerdo a la categoría de edad, fué el siguiente:

SM: 7 infantiles, 6 juveniles, 13 adultos de 0.01 a 2.00 m de altura del tronco y 11 adultos de 2.00 m de altura en adelante.

UXP: 12 infantiles, 10 juveniles, 16 adultos de 0.01 a 2.00 m y 17 adultos de 2.00 m en adelante.

PUY: 4 infantiles, 8 juveniles, 10 adultos de 0.01 a 2.00 m y 17 adultos de 2.00 m en adelante.

LAC: 5 infantiles, 8 juveniles y 11 adultos de 0.01 a 2.00.

OBTENCION DE DATOS SOBRE LA COMUNIDAD ARBOREA DE LOS SITIOS

Si bien no se hizo un verdadero estudio florístico y estructural de la comunidad, durante la primera salida se determinó el P.A.P. para todos los árboles con un perímetro mayor o igual a 10 cm, presentes en el área de estudio y se registró el número de éstos árboles pertenecientes a diferentes especies, independientemente de si se contaba o no con su identificación botánica estricta.

Por último, vale la pena mencionar que entre la segunda y tercera visitas (Junio de 1978 y agosto-septiembre de 1979), la mayor parte de los sitios sufrieron una perturbación. En el sitio SM, la caída de varios árboles grandes dejó al descubierto la mitad del área de estudio; en PUY se registró la caída de un árbol dentro del sitio y en UXP fue patente que se cortó un árbol grande que dejó al descubierto la mayor parte del área y debajo del follaje de las copas caídas a muchas de las plantas de *Astrocaryum mexicanum* cuyas hojas se habían marcado. Estos sucesos no previstos aportaron, sin embargo, alguna información indirecta sobre el comportamiento de las poblaciones en relación al ambiente dentro de la selva.

EL TRABAJO DE LABORATORIO

El material cosechado se secó durante al menos 72 horas en un horno con una temperatura constante de 80° C. Antes de secarse, las raíces se separaron del tocón y se destazaron a fin de facilitar su manipulación y eliminar las concreciones de suelo presentes en las mismas. Una vez seco, el material se pesó en una balanza de pesado rápido con una resolución de hasta décimas o centésimas de gramo, según se tratara de los tejidos de los adultos o de los de los infantiles y juveniles, respectivamente. Los trozos de tronco se midieron y se determinó el número de cicatrices foliares que presentaban. Los frutos, una vez secos y pesados, se abrieron para determinar si eran vanos o no; es decir, si presentaban o no un endospermo y un embrión.

MATERIALES Y METODOS

METODOS DE ANALISIS Y SINTESIS DE LOS DATOS

DETERMINACION DE LA PRODUCCION DE HOJAS

La producción anual de hojas, que definiremos aquí exclusivamente como el número de hojas producidas en un año en promedio por un individuo, para una determinada categoría de edad, se obtuvo mediante la siguiente fórmula general:

$$\text{Producción anual de hojas} = \frac{m}{n} \times \frac{365}{a}$$

en donde:

m = número total de hojas producidas por los individuos marcados.

n = número de individuos marcados

a = Número de días transcurridos entre el marcaje de los individuos y el conteo de las hojas a partir de entonces.

El periodo de producción foliar, es decir, el tiempo en el que un individuo produce una hoja, es igual al inverso de la producción anual de hojas.

DETERMINACION DE LA DENSIDAD DE CICATRICES FOLIARES

Las hojas producidas y desechadas por un individuo a lo largo de su vida quedan de manifiesto en las cicatrices anulares presentes a lo largo del tronco. La densidad de cicatrices foliares para un determinado segmento de tronco es igual al número de cicatrices presentes en el segmento, entre la longitud del mismo. La densidad promedio de cicatrices foliares para un individuo es la media aritmética de la densidad de cicatrices para las porciones inferior, media y superior del tronco colectadas. Se hizo la relación entre la densidad promedio de cicatrices foliares (cicatrices/cm) vs la altura del tronco (m).

ESTIMACION DE LA EDAD

En un estudio con enfoque demográfico, como el presente, es importante considerar la edad de los individuos de la (o las) población(es) bajo estudio. Sin embargo, es también necesario tomar en cuenta las limitaciones que dicha variable puede tener en el caso de las poblaciones de plantas, en las que su gran plasticidad fenotípica, principalmente, puede determinar que la edad no refleje realmente el status ecológico de las plantas individuales (Harrer, 1967).

A continuación se presenta la secuencia de razonamientos que permitió asignar una edad a cada uno de los individuos de las poblaciones estudiadas. Estos razonamientos son un producto directo del método propuesto por Sarukhán (1978).

En primer lugar debe entenderse la edad de un individuo, estrictamente, como el intervalo de tiempo comprendido entre el momento en el que un óvulo es fecundado por un núcleo-sameto proveniente de un grano de polen (formación del cigoto) y el momento en el que se hace la observación. Seguidamente, este intervalo de tiempo puede considerarse compuesto por una serie definida de partes. La naturaleza de estos componentes, y su utilización, se puede apreciar en las siguientes ecuaciones. La argumentación en la que se basan, sigue después de éstas.

a) Edad de los infantiles (EI)

$$EI = F + G + H_{II} PI$$

b) Edad de los juveniles (EJ)

$$EJ = F + G + H_{I \max} PI + H_{II} PJ$$

c) Edad de los adultos de 0.01 a 2.00 m de altura (EA1)

$$EA1 = F + G + H_{I \max} PI + H_{II \max} PJ + D_i A_i PA_i + H_{AII} PA_{II}$$

MATERIALES Y METODOS

d) Edad de los adultos de 2.00 m de altura en adelante (EA2)

$$EA2 = F + G + H_{i\max} FI + H_{j\max} PJ + D_i(200 \text{ cm})PA1 + \\ D_i(A_i - 200 \text{ cm})PA2 + HA2i PA2;$$

en donde:

F, G = tiempo medio transcurrido entre la floración y la maduración de los frutos y entre la maduración y la germinación, respectivamente (años).

H_i, H_j
HA_i, HA_{2i} = hojas en pie en el individuo infantil, juvenil, adulto de 0.01 a 2.00 m de altura y adulto de 2.01 m de altura en adelante, respectivamente, cuya edad se va a estimar (años).

FI, PJ,
PA₁, PA₂ = período de producción foliar para los infantiles, los juveniles, los adultos de 0.01 a 2.00 m de altura y los adultos de 2.01 m de altura en adelante, respectivamente (años/hojas).

H_imax, H_jmax = número máximo de hojas en pie encontrado en un infantil o un juvenil, respectivamente (hojas).

D_i = densidad promedio de cicatrices foliares en el tronco para el individuo adulto al que se va a estimar la edad (cicatrices/cm, equivalente a hojas/cm).

A_i = altura del individuo adulto cuya edad se desea estimar (cm).

Con respecto al tiempo de maduración y germinación de los frutos (valores de F y G), no se dispone de la información directa al respecto, puesto que las observaciones de este estudio se hicieron solamente durante la época de fructificación (además de que el cronometraje preciso del intervalo, tal y como se ha planteado requeriría de una investigación específica para su determinación). Sin embargo, una buena aproximación del tiempo en el que los frutos maduran y germinan puede establecerse a partir de las observaciones realizadas sobre la especie en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. De acuerdo con éstas parece seguro asignar un año en promedio a la duración conjunta de estos eventos (Piñero, Sarukhán & González, 1977; Pedroza-Vivanco, 1982; Piñero, Martínez-Ramos & Sarukhán, 1984; Armella & Dirzo, comunicación personal. Ver también las descripciones sobre la especie en este mismo trabajo).

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

Los valores para H_{1i} , H_{2i} , HA_{1i} y HA_{2i} son una variable si determinada en este estudio y consisten simplemente del número de hojas en pie del individuo al que se le va a calcular la edad.

En relación a PI , PJ , PA_1 y PA_2 , es decir, el periodo (tiempo) de producción de una hoja, específico para cada categoría de edad, éstos son un parámetro también determinado en este estudio y obtenido a partir del número de hojas producidas en un periodo de tiempo de aproximadamente un año por los individuos marcados de cada categoría de edad.

H_{1max} y H_{2max} son el número máximo de hojas encontrado en lo infantiles y los juveniles, respectivamente. Estos valores son algo arbitrarios, ya que no necesariamente un cierto número máximo de hojas encontrado en una población corresponderá realmente a un máximo estadístico de la variable, que es lo que realmente interesa conocer.

Relacionado con lo anterior está el problema de si el número máximo de hojas en pie representa el número máximo de hojas producidas hasta las etapas infantil y juvenil. Seguramente éste no es el caso, ya que se ha observado que tanto los infantiles como los juveniles recambian hojas. En este trabajo no se estimó el componente de la edad representado por este periodo de recambio de hojas que ocurre durante o después de que se ha establecido el número de hojas que se ha considerado como máximo para las categorías de edad ya mencionadas. Esto trae consigo una ligera subestimación de las edades que afecta sistemáticamente a todas las poblaciones.

58

D_i y A_i son un par de variables cuyos valores se obtuvieron, en el primer caso, sustituyendo la altura del tronco (m) en la ecuación que describe el cambio en la densidad de cicatrices foliares con la altura y , en el segundo, por la altura misma del tronco (en cm) del individuo cuya edad se va a estimar.

OBTENCION DEL PATRON DE ASIGNACION DE ENERGIA

Para describir el patrón de asignación de energía se requiere estimar, para las diferentes edades a lo largo del periodo de vida, la biomasa acumulada en las diferentes partes de la planta, así como la tasa a la que ésta se habría producido. Para tal efecto, se obtuvieron las siguientes regresiones.

PESO SECO DEL TRONCO Y DE LA RAIZ VS EDAD. - Se hizo la relación de i) el peso seco de las raíces cosechadas y ii) el peso seco estimado del tronco, con respecto a la edad. El peso seco total de los troncos se estimó multiplicando la densidad promedio (gramos/cm) de un tronco, por su altura en cm, y la densidad promedio de un tronco se obtuvo a su vez promediando la densidad de sus porciones inferior, media y superior muestreadas.

No se sabe en que medida puede haber pérdida de material perteneciente a las raíces, y es aparentemente obvio que esta es despreciable en el caso del tronco, pero si la pérdida de biomasa de las raíces y del tronco es mínima, los valores de las regresiones representan el peso seco acumulado a cierta edad y su derivada la tasa anual a la que ocurre esta acumulación.

PESO SECO DE LAS HOJAS VS EDAD. - A diferencia de lo que ocurre con las raíces y el tronco, la biomasa "acumulada" en hojas y material reproductivo no es la representada por la biomasa de tales que está presente en la planta al momento de la cosecha, ya que la misma continuamente desecha hojas poco después de que ha producido la primera; del mismo modo que la mayor parte del material reproductivo producido en un año caduca como material vivo sobre la planta a lo sumo al año de haberse producido.

Si el peso seco de las hojas cosechadas (la tercera hoja viva más vieja en los adultos) cae dentro de los límites de confianza en los que podemos circunscribir el peso promedio de las hojas de la planta en ese momento, ésta hoja representará adecuadamente el peso promedio de una hoja ubicada en la

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

posición aproximada en la que la hoja muestreada se encontraba (Ver el Apéndice 2). Este razonamiento se basa en que si bien hay variación entre el peso de las hojas de la copa de un mismo individuo, es mayor la variación del peso de las hojas conforme la planta crece, es decir, a medida que la hoja cambia la posición que ocupa con respecto al tronco (lo cual equivale a decir, salvo en el caso de los individuos doblados o francamente postrados, que aumenta con su altura).

La posición de una hoja depende del número de hojas previamente producidas, lo cual es a su vez función de la edad del individuo y de la tasa de producción de hojas. Una ecuación que relacione el peso promedio de las hojas con su posición, multiplicada por la tasa anual de producción de hojas, representará la función que describirá el modo en el que las hojas aumentan su biomasa a medida que la planta crece.

El peso seco de la tercera hoja viva más vieja se relacionó con la posición que le correspondería. Por medio de otra regresión es posible conocer la edad de un individuo de acuerdo al número de posiciones foliares que éste tiene, es decir, al número total de hojas que ha tenido hasta el momento de la observación. La sustitución de la segunda regresión en la primera nos da una función que describe el peso promedio de las hojas en función de la edad del individuo. La derivada de la regresión es la o las tasas anuales de producción de hojas por las que se debe multiplicar dicho peso promedio para obtener la tasa anual de incremento de la biomasa de las hojas. Los valores de la integral de esta función, representan la biomasa "acumulada" como hojas hasta la edad para la cual se define la integral.

60 Puesto que solo se cosecharon los folíolos de las hojas muestreadas, fué necesario estimar la biomasa correspondiente al raquis de la hoja. Esta estimación se hizo bajo la base de que, empíricamente, los folíolos representan al rededor del 50 % del peso seco total de la hoja (Ver también el Apéndice 2).

PESO SECO DEL MATERIAL REPRODUCTIVO EN RELACION A LA EDAD. - La biomasa del material reproductivo presente en un individuo depende de dos factores. Por un lado, de la probabilidad que éste tiene de reproducirse en una cierta edad y, por el otro, del peso seco del material reproductivo producido si es que el individuo se reprodujo en un determinado año. Se hizo la relación del número de individuos reproductivos entre el total de los perteneciente a la misma categoría de edad (Probabilidad de reproducción) con respecto a la marca de clase de la categoría de edad correspondiente.

Con relación a la biomasa del material reproductivo, se obtuvo el peso seco promedio del total de frutos producidos por los individuos de cada población en un año (1978). Puesto que el material reproductivo no consiste exclusivamente de frutos, sino también de las estructuras asociadas a la reproducción, en particular las espatas, los ejes, las raquillas de las flores masculinas, las flores femeninas no fecundadas e incluso los frutos no desarrollados o vacíos, el peso seco en frutos llenos [18], corresponde a una determinada fracción del peso seco reproductivo total. Se consideró que el peso seco promedio total de frutos para cada población corresponde empíricamente a una fracción de 0.73 del peso reproductivo total. Esto se basa en un muestreo al respecto, hecho en 1976 para las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz por Piñero (datos no publicados) [Apendice 3]. De este modo, para la obtención del peso seco promedio total de frutos se multiplicó el peso de los frutos llenos por el inverso de 0.73 (1.23).

El producto de la regresión de la probabilidad de reproducción por el peso seco reproductivo total promedio, nos da la función de la tasa anual de producción de material reproductivo con respecto a la edad y la integral de esta función el peso seco del material reproductivo 'acumulado' hasta la edad para la que la integral esté definida.

61

[18] Los frutos llenos fueron aquellos que al abrirse mostraron tener un endospermo bien desarrollado. En oposición, un porcentaje muy variable de los frutos de una infrutescencia puede no mostrar endospermo. Existe una muy buena correlación entre el número de frutos vacíos de una infrutescencia y el número de frutos con un peso seco menor a 2 gr, por lo que la categoría de los frutos llamados llenos, incluye a todos los frutos con un peso seco mayor a 2 gr.

Con la regresiones anteriormente descritas, se estimó el peso seco acumulado y la tasa anual de producción de raíces, tronco, hojas y material reproductivo, para las diferentes edades, y con los valores porcentuales, correspondientes a cada parte de la planta, se obtuvo el patrón de asignación de energía para cada población. El porcentaje correspondiente al material reproductivo corresponde al esfuerzo reproductivo.

Toda vez que se consideró la hipótesis de una variable como función de otra, éstas se expresaron como una regresión, de acuerdo a la forma en la que la ecuación mejor se ajustaba a los datos, siendo éstas las funciones lineal, logarítmica, exponencial y potencial. La bondad del ajuste de las regresiones, en todos los casos, se probó mediante un Análisis de Varianza (Zar, 1974, pp. 205-207).

CARACTERIZACION DE LOS AMBIENTES

La caracterización de los ambientes se hizo con base en dos fuentes de información. Por un lado, la proveniente de los datos sobre estructura y diversidad de la comunidad arbórea y, por el otro, de los datos climáticos disponibles de las estaciones meteorológicas más cercanas a los sitios.

62 ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD ARBOREA. - La estructura de una comunidad está dada por la forma en la que la biomasa de sus componentes se distribuye en el espacio. La forma cruda en la que el atributo se trató en este estudio fué a partir del área basal total en los 600 m² de cada sitio y la forma en que esta se repartía entre los árboles individuales.

La diversidad de los sitios fué estimada sobre la base de la abundancia de individuos por especie, mediante el índice de Diversidad de Brillouin para poblaciones finitas (H) (Pielou, 1977, pp. 299-301). Asimismo, la Diversidad máxima (H_{max}) y la Equitatividad ('Eveness') (J) fueron estimas también de acuerdo a Pielou (1977, pp. 307-309).

MATERIALES Y METODOS

ANALISIS DE LOS DATOS CLIMATICOS. - Para cada uno de los sitios se analizaron algunas de las variables climáticas disponibles. Los datos comprendieron aproximadamente 20 años de observaciones (1961-1981). Las estaciones se eligieron de manera que combinaran el mayor número posible de condiciones necesarias para una adecuada caracterización de los ambientes (al menos desde el punto de vista del macroclima). Fué importante la proximidad a los sitios, pero además se tomó en cuenta que las estaciones tuvieran la misma tipificación climática de la región general de acuerdo al sistema de clasificación de Köppen modificado por García (García, 1973), y que estuvieran a una altitud equivalente a la de los sitios. Las características generales de las estaciones meteorológicas, lo mismo que su localización geográfica en relación a los sitios de estudio, se presentan en la tabla 4 y en la figura 5, respectivamente.

TABLA 4. Datos sobre las estaciones meteorológicas utilizadas en la caracterización macroclimática de los sitios de estudio Santa Martha (SM), Uxpanapa (UXP), Puscatenco (PUY) y Lanandona (LAC).

SITIO Y ESTACION	LATITUD NORTE	LONGITUD OESTE	ALTITUD	CLIMA
SM				
Coyame	18° 26'	95° 00'	340 msnm	Af(m)(i')s
UXP				
Sarabia	17° 05'	95° 02'	93 msnm	Af(i')s
PUY				
Pichucalco	17° 31'	93° 07'	107 msnm	Af(m)w''(i')s
Tespa	17° 33'	91° 29'	320 msnm	Af(i')s
LAC				
Roca del Cerro	17° 26'	91° 29'	100 msnm	Af(m)w''(i')s
Sabanas	17° 24'	92° 13'	160 msnm	Af(m)w''(i')s

El estudio de la distribución geográfica de A. mexicanum se realizó en una zona de transición entre el clima templado y el subtropical, caracterizada por una gran diversidad de ambientes. Se seleccionaron siete sitios de estudio basados en criterios de variabilidad climática y ecológica. La localización de las estaciones meteorológicas que se utilizaron para el análisis de las variables climáticas se muestra en la Figura 5.

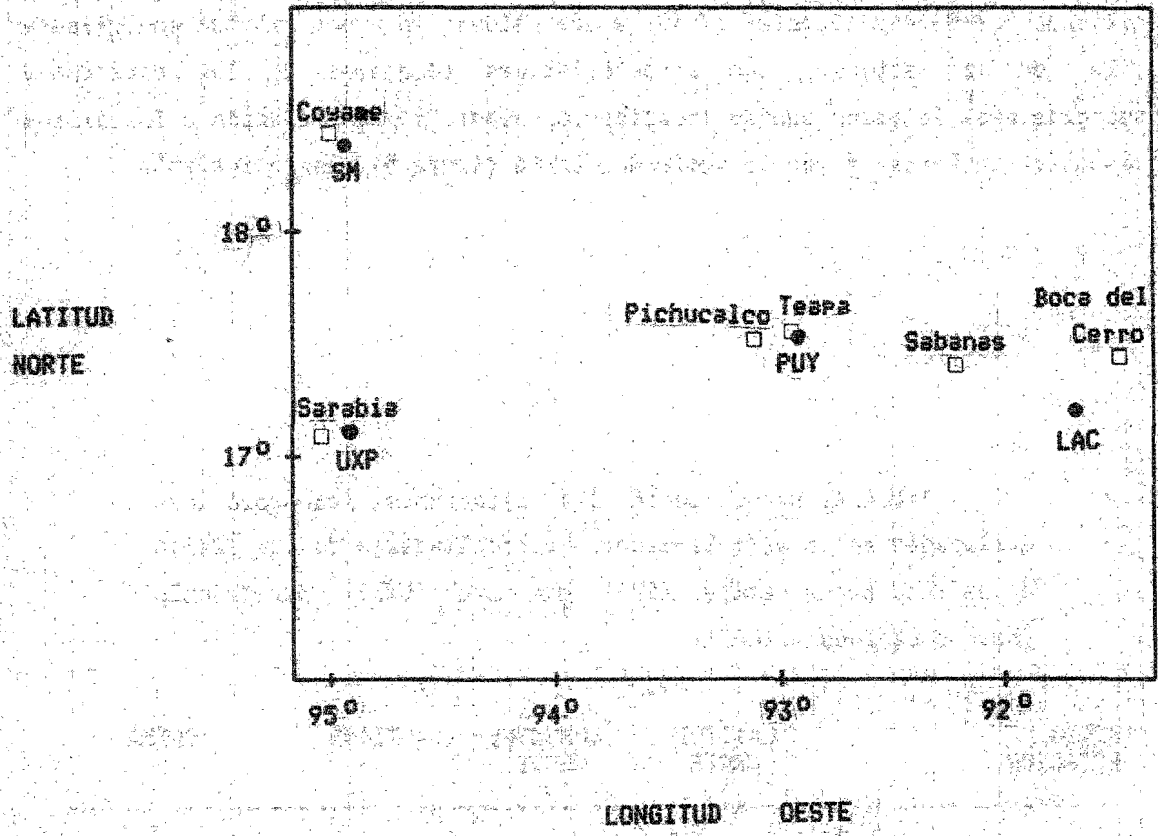


FIGURA 5. Localización de las estaciones meteorológicas consideradas en el análisis de las variables climáticas utilizadas en la caracterización de los ambientes de los sitios de estudio, en relación a la ubicación de los mismos.

No fué posible, por supuesto, aplicar estos requisitos en todos los casos ya que, por ejemplo, la estación Cosame, la más próxima al sitio SM, se encuentra a una altitud menor que la del sitio. Lo mismo ocurre con el sitio PUY, en el que la estación más próxima, Teapa, se encuentra a menor altitud. Adicionalmente, para dos de los sitios: PUY y LAC, fué posible contar con más de una estación, mientras que para los otros dos solo fué posible disponer de una estación por sitio.

El estado de tres variables: la precipitación total anual, la fracción total de días despejados y la fracción total de días nublados, se analizaron en la búsqueda de diferencias climáticas entre los sitios. Para la precipitación total anual se utilizó el Análisis de Varianza de un Factor (Zar, 1974, pp. 133-139), mientras que para la fracción de días despejados y la fracción de días nublados se echó mano de una Prueba de G (Zar, 1974, pp. 53-54).

El grado de predecibilidad de las variables climáticas fué estimado por medio de los estadísticos propuestos por Colwell (1974). De acuerdo con este autor, el grado de predecibilidad de un fenómeno periódico puede ser expresado a partir de una matriz de frecuencias, es decir, de una tabla de contingencia, en la que las renglones representan los estados o clases entre cuyos límites puede aparecer un determinado valor de la variable, y las columnas las partes en las que puede descomponerse el ciclo cuyo patrón de variación se desea analizar: la variación mensual a lo largo de un año, por ejemplo. El cuerpo de la tabla está compuesto por cada una de las frecuencias correspondientes a la aparición de un cierto valor de la variable dentro de los límites de una clase en una de las partes del ciclo. La forma en la que los valores de esta matriz se utilizan en la estimación de la predecibilidad queda claramente expresada en el Apéndice 4, el cual contiene además ejemplos de los cálculos hechos.

Colwell (1974) define dos componentes independientes de la predecibilidad: la constancia y la contingencia. Una variable puede ser muy predecible si en todas las partes del ciclo analizado tiende a asumir un mismo valor: esto es la constancia. Pero una variable puede también ser muy predecible si a pesar de asumir valores muy diferentes a través del ciclo

analizado éstos se ajustan a un patrón muy definido: esto es la contingencia. Los valores de predecibilidad van siempre de cero a uno y la suma de la constancia y la contingencia deben siempre ser igual a la predecibilidad.

Las variables utilizadas en el análisis de la predecibilidad climática de los sitios fueron: la precipitación total mensual, la temperatura mínima mensual, la temperatura máxima mensual, la fracción mensual de días despejados y la fracción mensual de días nublados.

Las categorías en las que se clasificaron los valores de las variables son arbitrarios. En el caso de la precipitación total anual, siguiendo la sugerencia de Colwell (1974), las categorías siguen una escala logarítmica (ln), estando la primera clase definida arbitrariamente de 0 a 0.9 mm, para incluir los valores de cero y de precipitación inapreciable, cuyo logaritmo no está definido. Para la temperatura mínima y máxima mensual se hicieron categorías de dos en dos grados centígrados partiendo del valor mínimo encontrado en las mínimas y finalizando con el máximo valor encontrado en las máximas. En relación a la fracción de días nublados y de días despejados, se hicieron cuatro categorías: de 1 a 7, de 8 a 15, de 16 a 23 y de 24 a 31 días para definir meses con una cuarta parte, la mitad, las tres cuartas partes o el total de sus días despejados o nublados.

66 USO DE METODOS DE ANALISIS MULTIVARIADOS. - Con la finalidad de obtener imágenes sintéticas de las relaciones entre los sitios, en cuanto a las variables utilizadas en la caracterización de sus ambientes, se aplicaron los siguientes métodos de análisis multivaridos.

Por un lado, se utilizó el Análisis de Conslomerados ('Cluster Analysis'), que agrupa a los diferentes casos (sitios) en un orden Jerárquico de similitud de acuerdo a un cierto número de atributos (valores de las variables), ninguno de los cuales es esencial para caracterizar a un determinado grupo. Es decir, que se trata de un método conglomerativo, Jerárquico y politético.

MATERIALES Y METODOS

El coeficiente de disimilaridad usado fué el cuadrado de la distancia euclidiana, y el método de aglomeración el propuesto por Ward (1963, citado en Wishart, 1978). Adicionalmente, se utilizó un procedimiento iterativo de reubicación a fin de obtener un óptimo local para cada agrupamiento. Cabe mencionar que en todos los casos en los que se aplicó el mencionado procedimiento, el arreglo fué estable desde el primer ciclo de reubicación.

Por otro lado, se utilizó un Análisis de Componente Principal, el cual, en éste caso, representa un método de ordenación de los diferentes casos (sitios) de acuerdo a las variables utilizadas en su caracterización (Análisis de Componente Principal tipo Q).

Las variables de estructura y diversidad incluidas en el análisis fueron: el área basal por hectárea; el número total de árboles en los 600 m² estudiados; el área basal por individuo; la desviación estándar del área basal por individuo; la Diversidad (H, índice de Brillouin); la Diversidad máxima (H_{max}) y la Equitatividad (J). En total 7 variables sinecológicas.

Las variables meteorológicas analizadas fueron: 1) la predecibilidad, 2) la constancia y 3) la contingencia de a) la precipitación total mensual, b) la temperatura mínima mensual, c) la temperatura máxima mensual, d) la fracción de días despejados en el mes, e) la fracción de días nublados en el mes; 4) la precipitación anual total promedio, 5) la fracción total de días despejados y 6) la fracción total de días nublados. En total 18 variables macroclimáticas.

Los datos se procesaron con el paquete 'Clustan' de análisis multivariadas, creado por la University of St. Andrews, Scotland (Wishart, 1978). Una referencia sobre los métodos de análisis multivariados puede ser por ejemplo Chatfield & Collins (1980).

RESULTADOS

En este trabajo se presentan resultados que, en sus extremos, caen en las siguientes categorías. Los que consisten de observaciones más o menos directas de campo, como la tasa de producción de hojas de *Astrocaryum mexicanum* y el área basal total de la comunidad arbórea, y aquellos derivados de la combinación de varios de los anteriores. Entre estos últimos tenemos, por ejemplo, el patrón de asignación de energía de la especie y el análisis de las variables meteorológicas de sus ambientes. El interés final se centra, por supuesto, en el segundo tipo de resultados, pero es importante exponer también los del primer tipo debido a que de éstos depende la confiabilidad de aquellos. Su exposición nos proporcionará, además, una imagen más completa de las poblaciones y sus ambientes que la obtendríamos si solo nos basáramos en los resultados derivados de los métodos específicamente diseñados para tal fin.

El procedimiento a seguir será el de exponer, por un lado, los resultados sobre las poblaciones de *A. mexicanum* y, por el otro, los de sus ambientes, de acuerdo a una escala de menor a mayor grado de manipulación matemática. Cada resultado se describirá de manera relativamente aislada, en términos de su propio significado y confiabilidad, y se espera que al final de la descripción se tenga una imagen global sobre la cual se pueda hacer una discusión de carácter más general.

PRODUCCION DE HOJAS

En la tabla 5 y en la figura 6 se presenta la producción anual de hojas para cada una de las poblaciones de *Astrocarum mexicanum* estudiadas, de acuerdo a la categoría de edad de los individuos y según dos series diferentes de estimaciones. La primera, que representa el periodo 1978-1979, se basa en el número de hojas producido en casi diez meses por los individuos marcados, mientras que la segunda resume la producción de algunos de estos mismos individuos para dos años exactos de observaciones (1978-1980).

La comparación de las dos series de estimaciones mediante una Prueba de Muestras Pareadas de Wilcoxon (Zar, 1974, pp. 124-126), tomados los sitios por separado, revela diferencias estadísticas ($P < 0.05$) entre estas para todos ellos, excepto para LAC.

Si los valores estimados para la producción anual de hojas estuvieran en parte influenciados por la duración del periodo de observación, de tal modo que, por ejemplo, el periodo de diez meses no fuera suficiente para hacer una estimación adecuada, entonces las diferencias deberían atribuirse a este factor. Sin embargo, en ausencia de evidencias sobre diferencias significativas en la producción de hojas en diferentes épocas del año, y tomando en cuenta que el periodo más breve de observación cubrió de hecho casi un año de duración, lo más probable es que las diferencias correspondan a una verdadera variación entre los periodos 1978-1979 y 1979-1980 en tres de los sitios.

Lo anterior es lo más plausible si consideramos que: i) las comparaciones de la producción de hojas (sobre una base anual), se hicieron entre los dos periodos para un mismo individuo y ii) la tasa de producción de hojas para el periodo 1979-1980 incluye también el componente de la tasa para el periodo 1978-1979.

Con respecto al primer punto, se descarta la posibilidad de que la diferente composición de individuos de los que pudieran provenir los datos para la comparación produjeran, de manera aleatoria, un incremento o un decremento significativo en los valores de una de las dos muestras. En relación al segundo

RESULTADOS

TABLA 5. Producción individual promedio de hojas para los periodos 1978-1979 [A] y 1978-1980 [B] para las cuatro poblaciones de *Astrocarum mexicanum* estudiadas.

[A]

PRODUCCION DE HOJAS [HOJAS/(INDIVIDUO X AÑO)]

CATEGORIA DE EDAD	SM	UXP	PUY	LAC
	a* = 302	a = 295	a = 296	a = 301
INFANTILES	0.86 +/- 0.59** m = 5 n = 7	1.45 +/- 0.89 m = 12 n = 14	1.23 +/- 0.00 m = 4 n = 4	1.45 +/- 0.54 m = 6 n = 5
JUVENILES	1.21 +/- 0.00 m = 6 n = 6	2.36 +/- 0.91 m = 19 n = 10	1.38 +/- 0.43 m = 9 n = 8	1.06 +/- 0.43 m = 7 n = 8
ADULTOS 0.01-2.00 m	1.68 +/- 0.61 m = 18 n = 13	3.41 +/- 0.85 m = 44 n = 16	2.34 +/- 0.39 m = 19 n = 10	2.97 +/- 0.63 m = 27 n = 11
ADULTOS 2.01-5.00 m	1.76 +/- 0.83 m = 16 n = 11	2.84 +/- 0.85 m = 39 n = 17	1.85 +/- 0.67 m = 9 n = 6	-----

[B]

PRODUCCION DE HOJAS [HOJAS/(INDIVIDUO X AÑO)]

CATEGORIA DE EDAD	SM	UXP	PUY	LAC
	INFANTILES	1.25 +/- 0.29 n = 4	2.00 +/- 0.50 n = 3	1.17 +/- 0.58 n = 3
JUVENILES	1.88 +/- 1.03 n = 4	1.50 +/- 0.00 n = 1	1.79 +/- 0.76 n = 7	1.00 +/- 0.50 n = 7
ADULTOS 0.01-2.00 m	2.00 +/- 0.75 n = 9	3.67 +/- 0.75 n = 6	1.93 +/- 0.35 n = 7	2.50 +/- 0.65 n = 7
ADULTOS 2.01-5.00 m	2.10 +/- 0.82 n = 5	4.00 +/- 1.41 n = 2	2.20 +/- 0.45 n = 5	-----

- * Dias transcurridos entre el marcaje de la primera hoja y el conteo. Este valor fué prácticamente igual a 730 días (2 años) para los datos en la tabla [B].
- @ Hojas producidas. En la tabla [B] este valor equivale al doble de la cantidad reportada.
- ~ Número de individuos.
- ** Desviación estándar de la muestra.

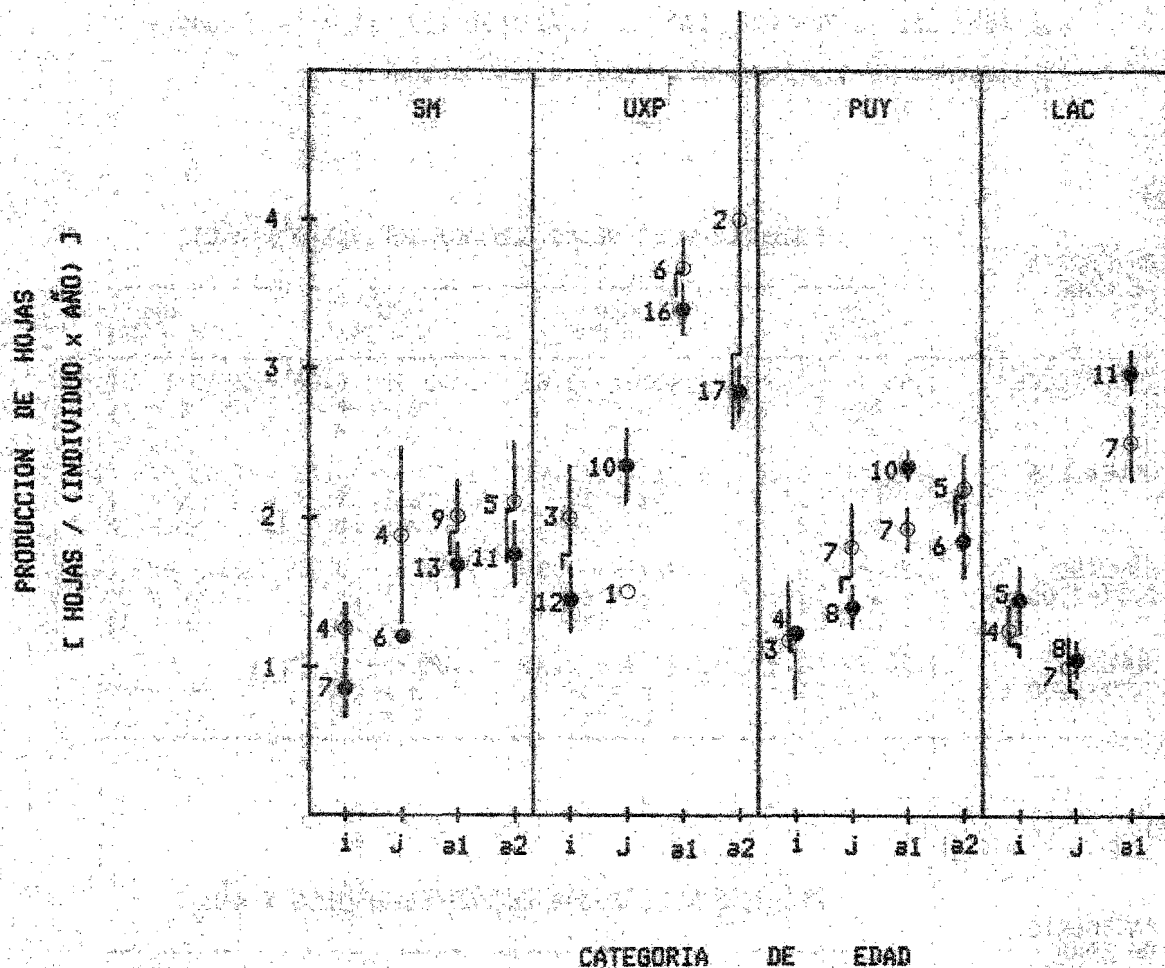


FIGURA 6. Producción de hojas [hojas/(año x individuo)] en *Astrocarum mexicanum*, de acuerdo a la categoría de edad: infantiles (i), juveniles (j), adultos de 0.01 a 2.00 m de altura del tronco (a1) y adultos de más de 2.00 m de altura del tronco (a2), para los cuatro sitios de estudio y para los periodos 1978-1979 (●) y 1979-1980 (○). Los números junto a los puntos representan el tamaño de muestra, y las líneas verticales el error estándar de la muestra.

RESULTADOS

punto, puede concluirse que, dadas las diferencias entre los periodos 1978-1979 y 1978-1980, éstas deberán ser aún más pronunciadas al considerar los periodos 1978-1979 y 1979-1980 como tales.

Por lo anterior, las diferencias en las dos series de estimaciones pueden atribuirse con cierta confianza a alguna variación generalizada del ambiente entre los dos periodos de observación. Tal variación afectaría al menos a tres de los sitios o, más específicamente, reflejaría alteraciones particulares de algunos de ellos, como de hecho fue patente para los sitios SM y UXP que, como se recordará, sufrieron una fuerte perturbación. Un mayor aporte de luz para los individuos sobrevivientes a la perturbación, pudo haber elevado la disponibilidad de fotosintetatos, y de aquí, la tasa de producción de hojas. Este punto será retomado posteriormente en la discusión de los efectos de la heterogeneidad ambiental en el interior de la selva en relación al comportamiento de las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum*.

Otros puntos de interés acerca de la producción anual de hojas son sobre si existen diferencias entre categorías de edad para una misma población y si se encontraron diferencias entre poblaciones. Como puede apreciarse de la figura 6, es muy claro para todas las poblaciones que la producción de hojas tiende a incrementarse con la edad. Por medio de la Prueba de Kruskal-Wallis de rangos emparejados, y de una variante de la Prueba de Comparación Múltiple de Newman-Keuls para datos no paramétricos (Zar, 1974, pp. 139-142, 156-157), se encontraron diferencias estadísticas al nivel de 0.95 entre los infantiles y los adultos en todos los sitios excepto PUY pero solo diferencias entre los infantiles y los juveniles en UXP. Los juveniles fueron diferentes a los adultos menores de 2.00 metros en UXP, PUY y LAC pero no en SM. Finalmente, aunque parece haber una tendencia a la disminución de la producción de hojas en los adultos mayores de 2.00 m, solo en PUY hubo diferencias significativas entre los adultos de 0.01 a 2.00 y los adultos de más de 2.00 m de altura del tronco [Tabla 6] [19]. Cabe mencionar, no obstante, que este mismo patrón se mantuvo pero solo a un nivel de significancia menor o igual a 0.70 cuando la comparación se hizo según el método de Comparación Múltiple de Dunn.

[19] Para esta comparación se utilizaron los valores de producción de hojas para los diez meses del primer periodo de observación a fin de contar con los datos más directos posibles (no extrapolados a un año) y el mayor tamaño de muestra con el que en se pudo contar algún momento (ya que para el segundo periodo de observación, en SM y UXP, murieron muchos de los individuos marcados con la caída de algunos árboles grandes).

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

TABLA 6. Comparación de la producción de hojas en diez meses entre categorías de edad de las poblaciones de *Astrocarvum mexicanum* estudiadas. Las categorías unidas por las líneas no son significativamente diferentes entre si al nivel de 0.95.

SITIO	[HOJAS / (INDIVIDUO x AÑO)]			
SM	infantiles (0.71)	Juveniles (1.00)	adultos 0.01-2.00 m (1.38)	adultos > 2.00 m (1.45)
UXP	infantiles (1.17)	Juveniles (1.90)	adultos > 2.00 m (2.29)	adultos 0.01-2.00 m (2.75)
PUY	infantiles (1.00)	Juveniles (1.13)	adultos > 2.00 m (1.50)	adultos 0.01-2.00 m (1.90)
LAC	infantiles (0.88)	Juveniles (1.20)	adultos 0.01-2.00 m (2.45)	

Con respecto a si existen diferencias entre poblaciones, es claro que las comparaciones deben hacerse considerando a las clases de edad por separado. Por medio de las pruebas de Kruskal-Wallis y Newman-Keuls arriba mencionadas, se encontraron diferencias estadísticas al nivel de 0.95 entre individuos de 0.01 a 2.00 m de altura del tronco para todas las poblaciones excepto UXP y LAC. La utilidad de tal comparación, en relación al problema general aquí abordado, será tratada en la discusión de este trabajo.

DENSIDAD DE CICATRICES FOLIARES

Una vez presentada la dinámica del proceso, corresponde ahora revisar uno de los resultados de la producción de hojas: la formación de cicatrices a lo largo del tronco.

RESULTADOS

La figura 7 presenta la relación entre la altura del tronco y la densidad promedio de cicatrices foliares para los cuatro sitios de estudio. Para los sitios PUY y LAC, los datos se ajustaron a una función de tipo logarítmico ($P < 0.002$ y $P < 0.05$, respectivamente), mientras que para SM fue mejor el ajuste a una función lineal ($P < 0.002$). Los datos del sitio UXP no se ajustaron a ninguna función corriente ($P > 0.05$ para una regresión lineal).

Las relaciones encontradas entre la densidad promedio de cicatrices foliares y la altura del tronco no tendrían más importancia que la de proporcionar una ecuación empírica para determinar con cierta precisión el número de hojas que un individuo ha producido desde que se iniciara en su etapa de adulto, y de allí poder estimar un componente importante de su edad. Sin embargo, las diferencias entre poblaciones a este respecto, sugieren que tal relación puede reflejar diferencias en el ambiente del interior de la selva entre sitios. Una hipótesis pertinente a esto será formulada más adelante, en la discusión sobre las características de las poblaciones en relación a las de sus ambientes.

ESTRUCTURA DE EDADES DE LAS POBLACIONES

A partir de los datos sobre la producción de hojas y sobre el espaciamiento de los entrenudos a lo largo del tronco, principalmente fue posible asignar una edad a cada uno de los individuos de *Astrocaryum mexicanum* presentes en cada una de las áreas de estudio. En la figura 8 se presenta la distribución de edades para cada una de las poblaciones, y dos cosas son evidentes en estas gráficas.

En primer lugar, es notable que la longitud del período de vida difiere ampliamente entre las poblaciones. Así, mientras que en SM son comunes los individuos de más de 160 años, en UXP esta edad representa el límite para los individuos más viejos, los cuales son de aproximadamente la misma estatura (6 m de altura del tronco) que los individuos más viejos de SM. Esto se explica en gran medida por las diferencias en la producción anual de hojas, y la validez de tal conclusión descansa, por lo tanto, en la confiabilidad de esta estimación

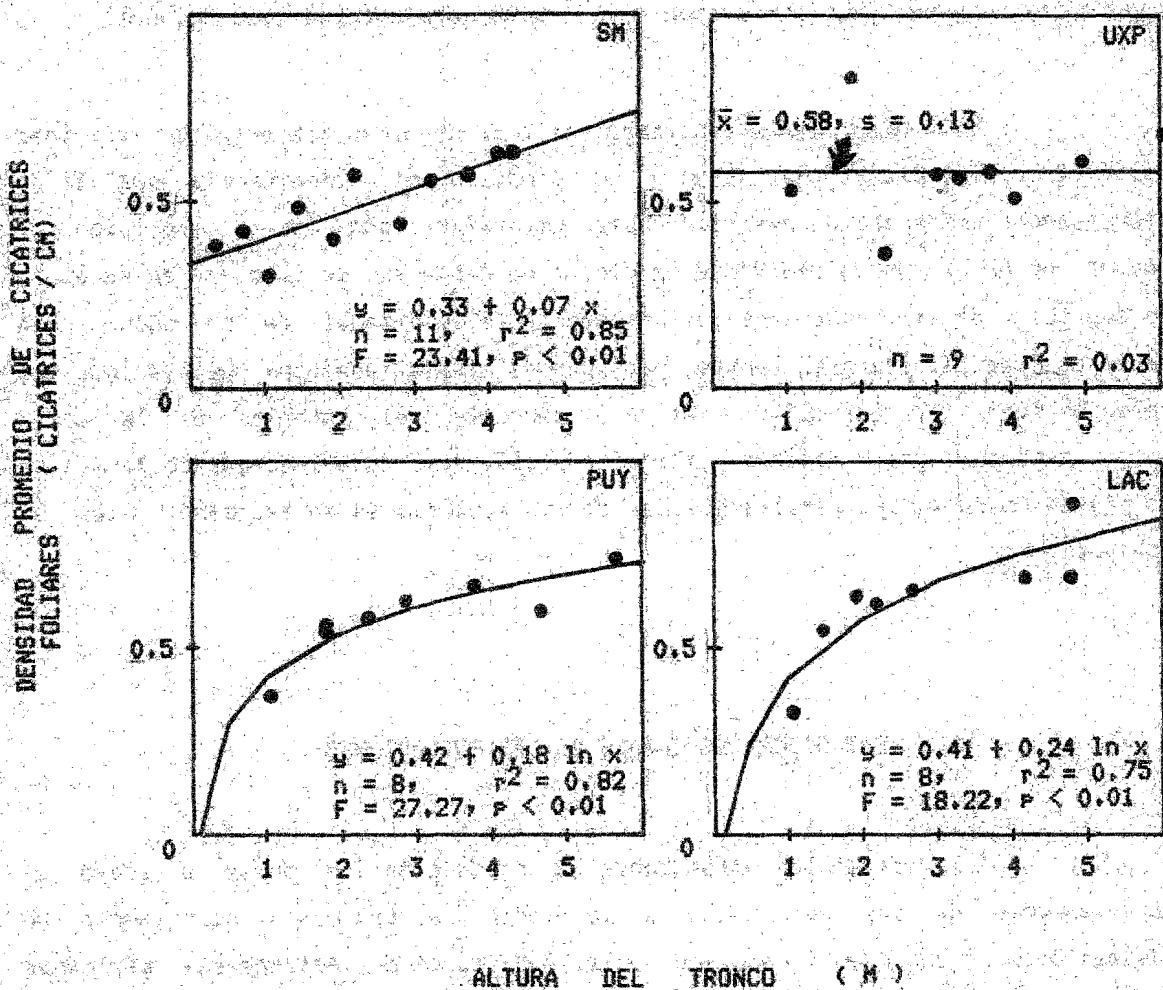


FIGURA 7. Densidad promedio de cicatrices foliares en el tronco (cicatrices/cm) vs altura del tronco (m) para los individuos muestreados de las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* presentes en los sitios Santa Martha (SM), Uxpénapa (UXP), Puyacatenco (PUY) y Lacandona (LAC), ubicados en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas, respectivamente.

RESULTADOS

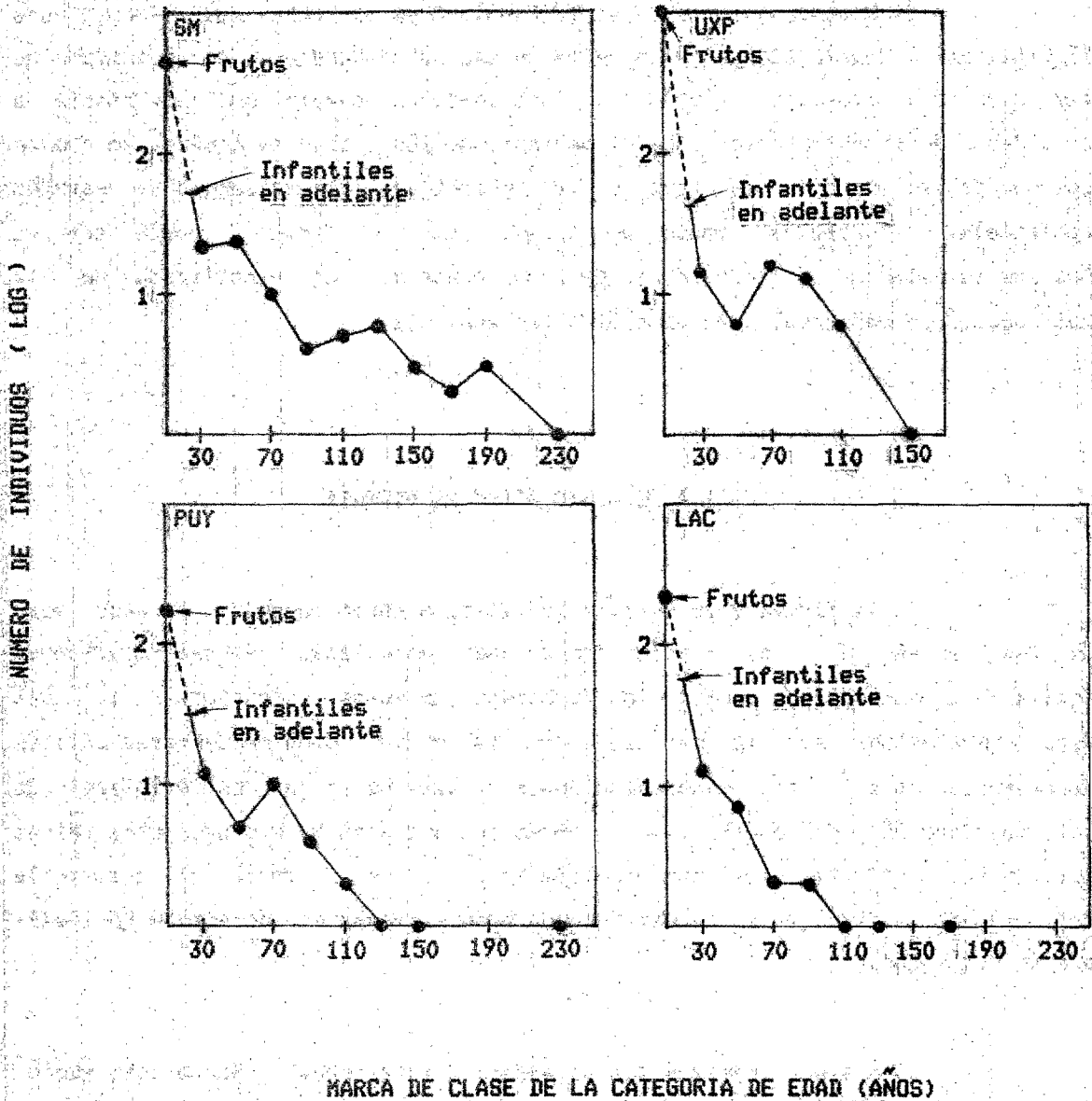


FIGURA 8. Estructura de edades de las poblaciones de *Astrocarium mexicanum* en los sitios Santa Martha (SM), Uxpamal (UXP), Puycatzeno (PUY) y Lacandona (LAC), ubicados en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas, respectivamente.

y en la significancia estadística de las diferencias entre sitios. A una conclusión sobre este punto se llegará más adelante en la discusión de la metodología empleada.

El otro rasgo notable en la figura 8 es el hecho, muy evidente para el sitio UXP (y quizá también para PUY), de una sobrecabundancia de individuos de las categorías de edades intermedias. Este sería un aspecto muy importante a considerar en la caracterización del ambiente de los sitios si tomamos en cuenta que una de las posibles respuestas de las poblaciones a la presencia de parches ambientales favorables tanto en tiempo como en espacio, puede ser el sobrecabundamiento de individuos de una cohorte. El significado de la heterogeneidad ambiental será discutido más adelante.

DINAMICA DE ACUMULACION DE BIOMASA

En la figura 9 se muestra la relación entre la edad y el peso seco de las raíces para las cuatro poblaciones estudiadas. De tal relación es derivable la dinámica de acumulación de biomasa de estas estructuras, la cual está representada por la pendiente de la curva. Como puede verse existen diferencias entre la tasa de acumulación de biomasa de la raíz entre sitios, de tal modo que SM y UXP constituyen un grupo con una tasa de producción de raíces alta, y PUY y LAC otro grupo con una tasa baja. En consecuencia, el desarrollo del sistema radicular a una determinada edad es mayor en los sitios SM y UXP, que en PUY y LAC.

78

¿Son significativas las diferencias anteriores?. Sobre este punto, debe establecerse desde ahora que no se hicieron comparaciones estadísticas entre poblaciones de ninguna de las regresiones que describen la dinámica de acumulación de biomasa de las diferentes partes de la planta. Esto se debió a que desde un principio se hizo aparente que existían divergencias entre las edades y el estado vegetativo de las palmas al considerar las cuatro poblaciones estudiadas. Tales comparaciones tendrían por lo tanto algunos problemas para su interpretación biológica directa. ¿Por qué no haber comparado entonces los datos de biomasa entre plantas del mismo estado vegetativo (por ejemplo,

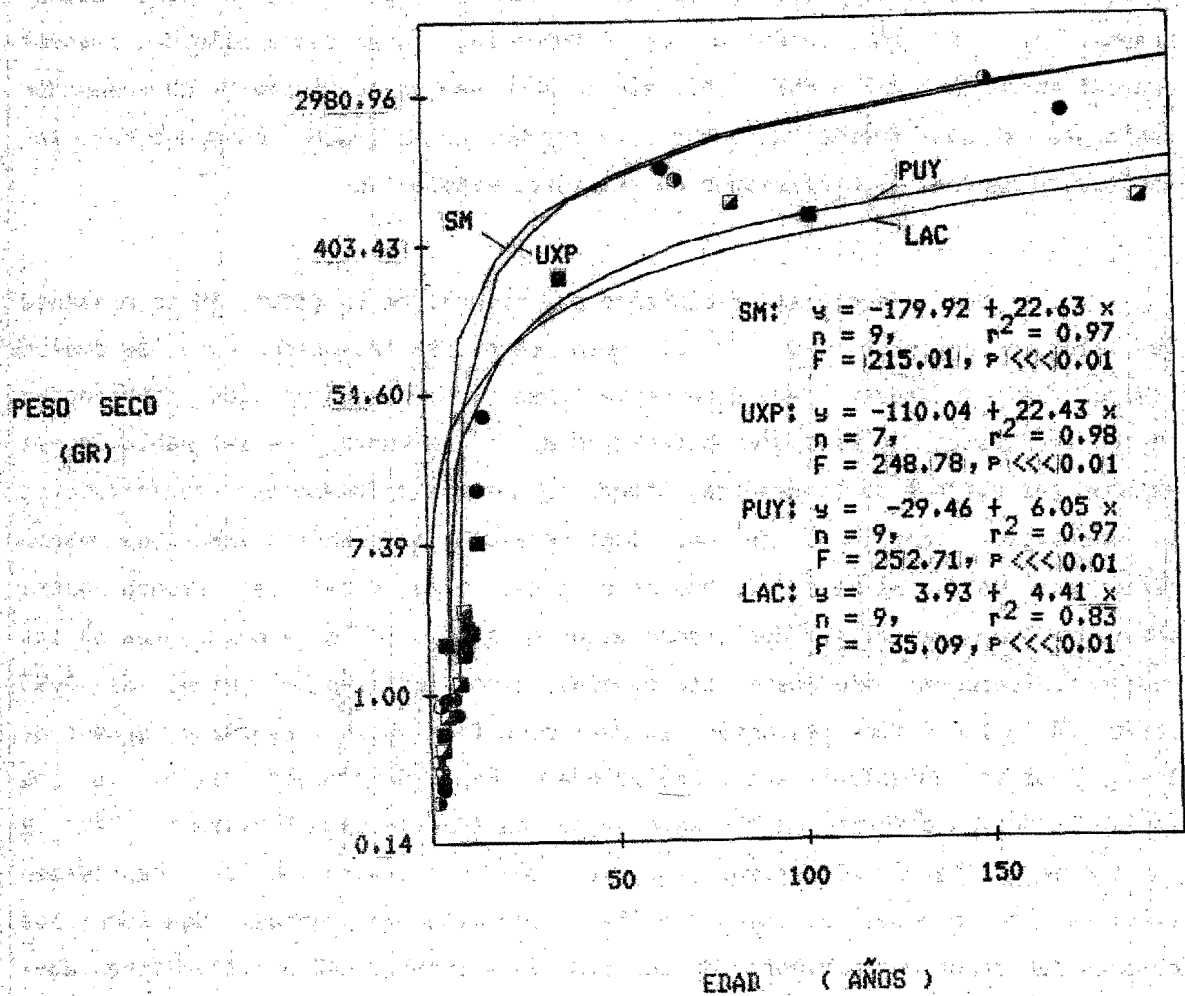


FIGURA 9. Biomasa de la raíz (gr) vs (años) para los individuos muestreados de las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* presentes en los sitios Santa Martha (●, SM), Uxpanapa (○, UXP), Puyacatenco (■, PUY) y Lacandona (□, LAC), ubicados en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas, respectivamente.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

infantiles, juveniles y adultos de diferente altura del tronco), independientemente de su edad precisa en años?. Este dilema será ampliamente tratado en la discusión. En las descripciones aquí presentadas de la dinámica de acumulación de biomasa de las diferentes partes de la planta, las comparaciones entre poblaciones se hacen en términos generales y siempre con referencia a las diferencias percibidas también en plantas del mismo status vegetativo. Así por ejemplo, las diferencias en el desarrollo del sistema radical entre SM y UXP y PUY y LAC, que se observan en la figura 9, corresponden realmente a una fuerte diferencia apreciada en el tamaño del mismo para los adultos en general, en individuos de estaturas semejantes.

Con respecto al crecimiento del tronco, en la figura 10 se presenta la relación entre la edad y el peso seco de los mismos para las cuatro poblaciones estudiadas. También en este caso son evidentes las diferencias entre las tasas de crecimiento (pendientes de las curvas) de las poblaciones, pero es posible que la biomasa del tronco no muestre diferencias significativas si comparamos individuos de una misma estatura, independientemente de cuanto difieran en edad. Al menos, la comparación del área basal del tronco entre individuos con una altura del tronco mayor o igual a 1.5 m, provenientes de las cuatro poblaciones, solo mostró diferencias significativas al nivel de 0.95 entre SM y los sitios restantes, lo cual significa que, al menos, el grosor de los troncos es equivalente entre poblaciones. Esto pudiera ser casual, y los troncos podrían diferir, no obstante en su densidad (biomasa/volumen). Pero la constancia en área basal refleja tal vez una constancia en las cantidades absolutas de biomasa asignadas a la producción de troncos. Con todo, los valores muy bajos de la biomasa de los troncos del sitio LAC quizá muestren que, a edades mayores, en este sitio la densidad de los troncos es menor (al menos tal vez para la porción más alta de los mismos). Esto podría explicarse por un aumento en la proporción de los recursos asignados a la producción de hojas, como estrategia alternativa al engrosamiento del tronco. Recuerdese que en este sitio, la producción de hojas de los adultos es muy alta.

En las figuras 11a a 11d se muestra la relación entre la posición foliar y el peso seco de "una hoja promedio" en esa posición. Tal relación, multiplicada por su derivada (la tasa anual de producción de hojas), representa la función de cambio de la tasa de producción de biomasa de las hojas con respecto a la edad. Asimismo, la integral de la función, también multiplicada

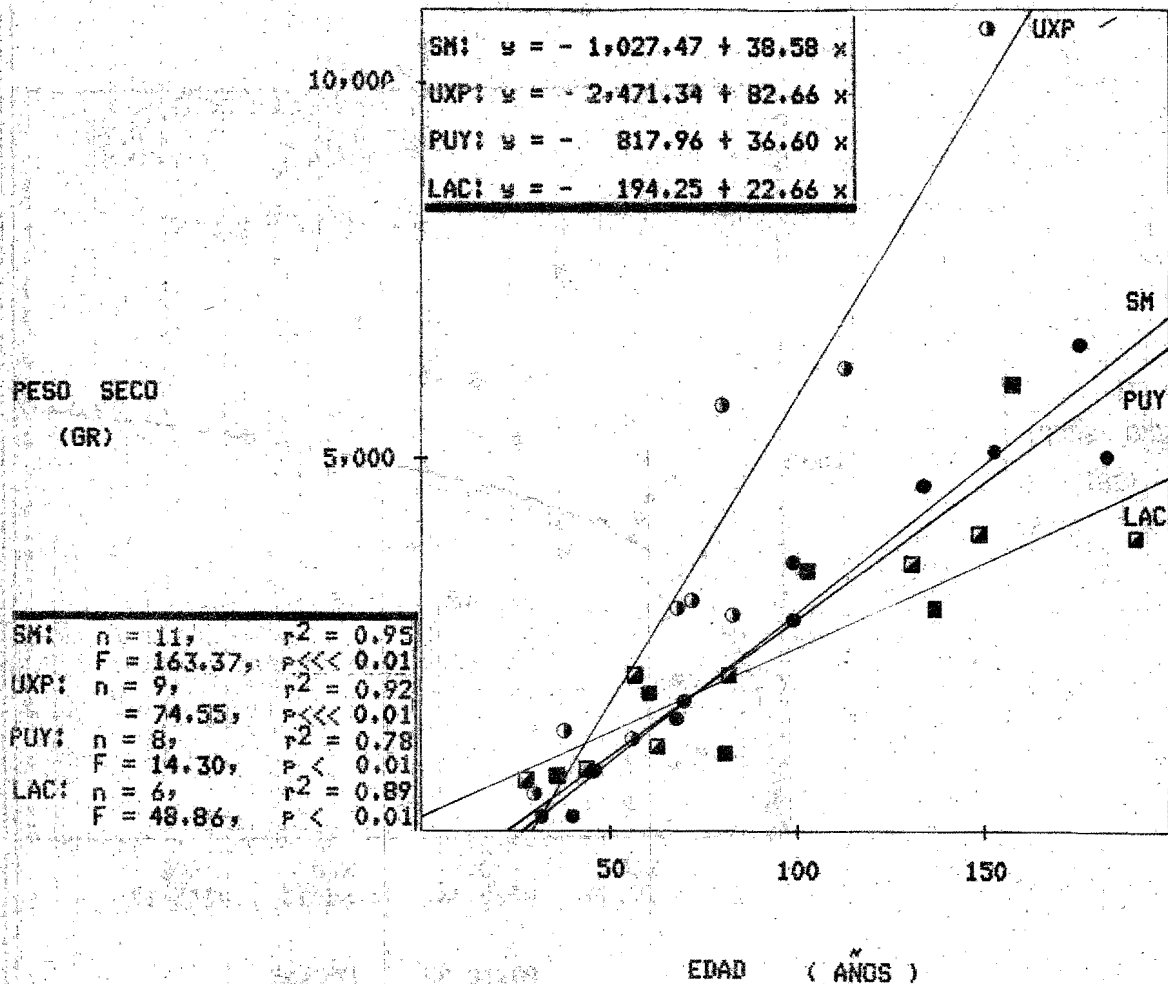


FIGURA 10. Biomasa del tronco (gr) vs edad (años) para los individuos muestreados de las poblaciones de *Astrocarum mexicanum* presentes en los sitios Santa Martha (●, SM), Uxpamal (○, UXP), Puyucatan (■, PUY) y Lacandona (□, LAC), ubicados en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas, respectivamente.

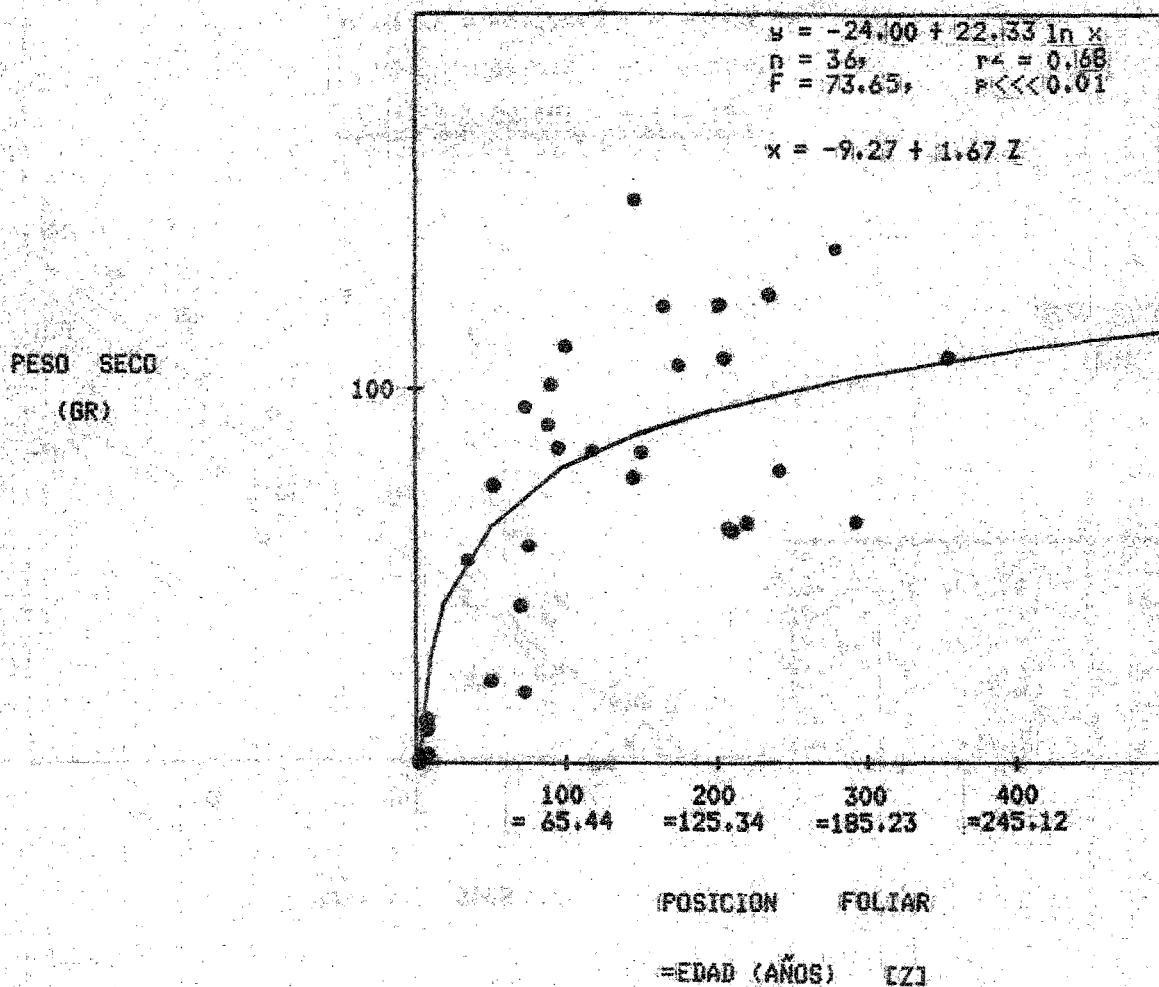


FIGURA 11a. Peso seco de las hojas (gr) vs su posición en el tronco, o la edad (años) de un individuo con ese número de posiciones, para la población de *Astrocaryum mexicanum* del sitio Santa Martha (SM), en Veracruz.

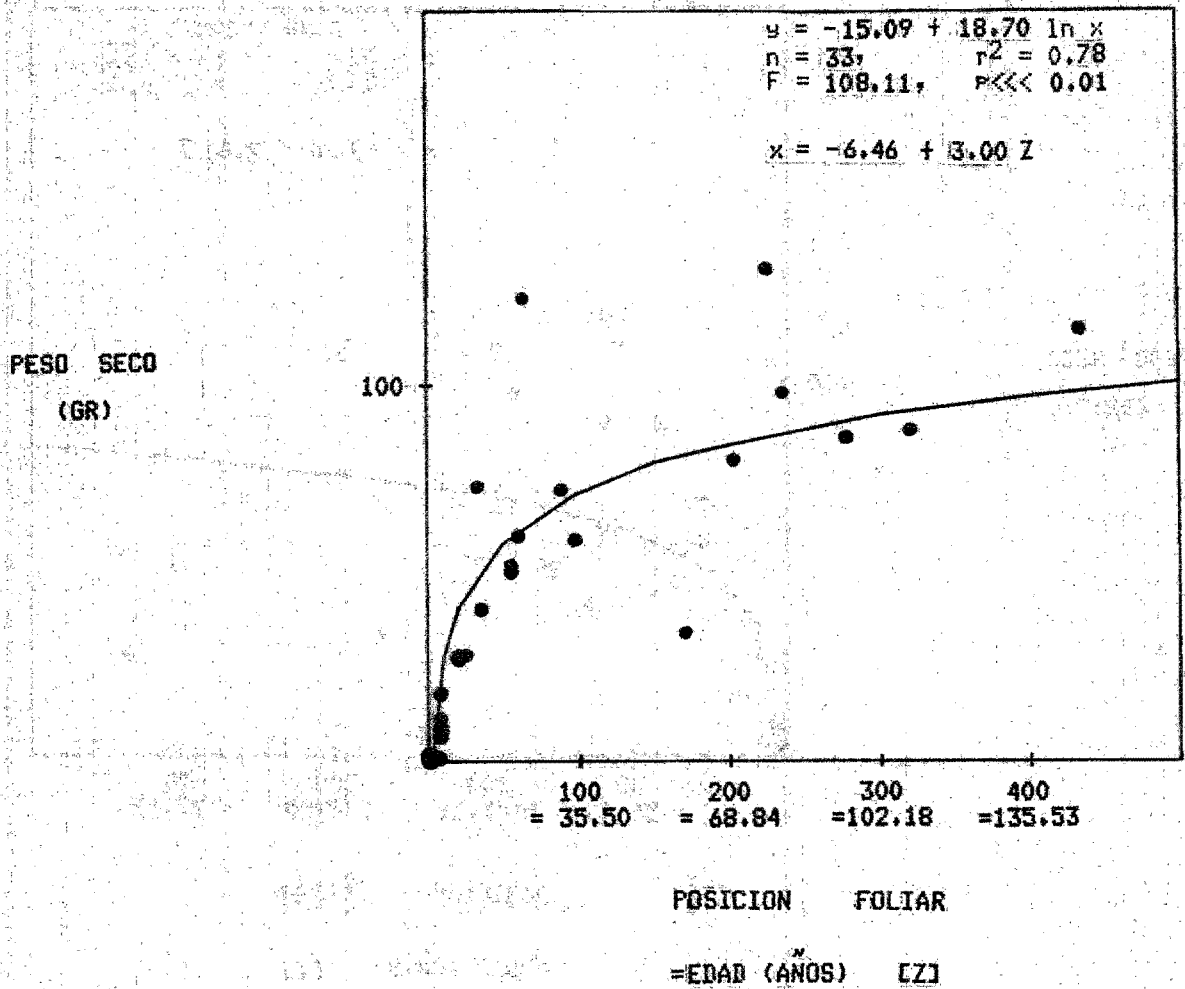


FIGURA 11b. Peso seco de las hojas (gr) vs su Posición en el tronco, o la edad (años) de un individuo con ese número de Posiciones, para la población de *Astrocaryum mexicanum* del sitio Uxpanapa (UXP), en Oaxaca.

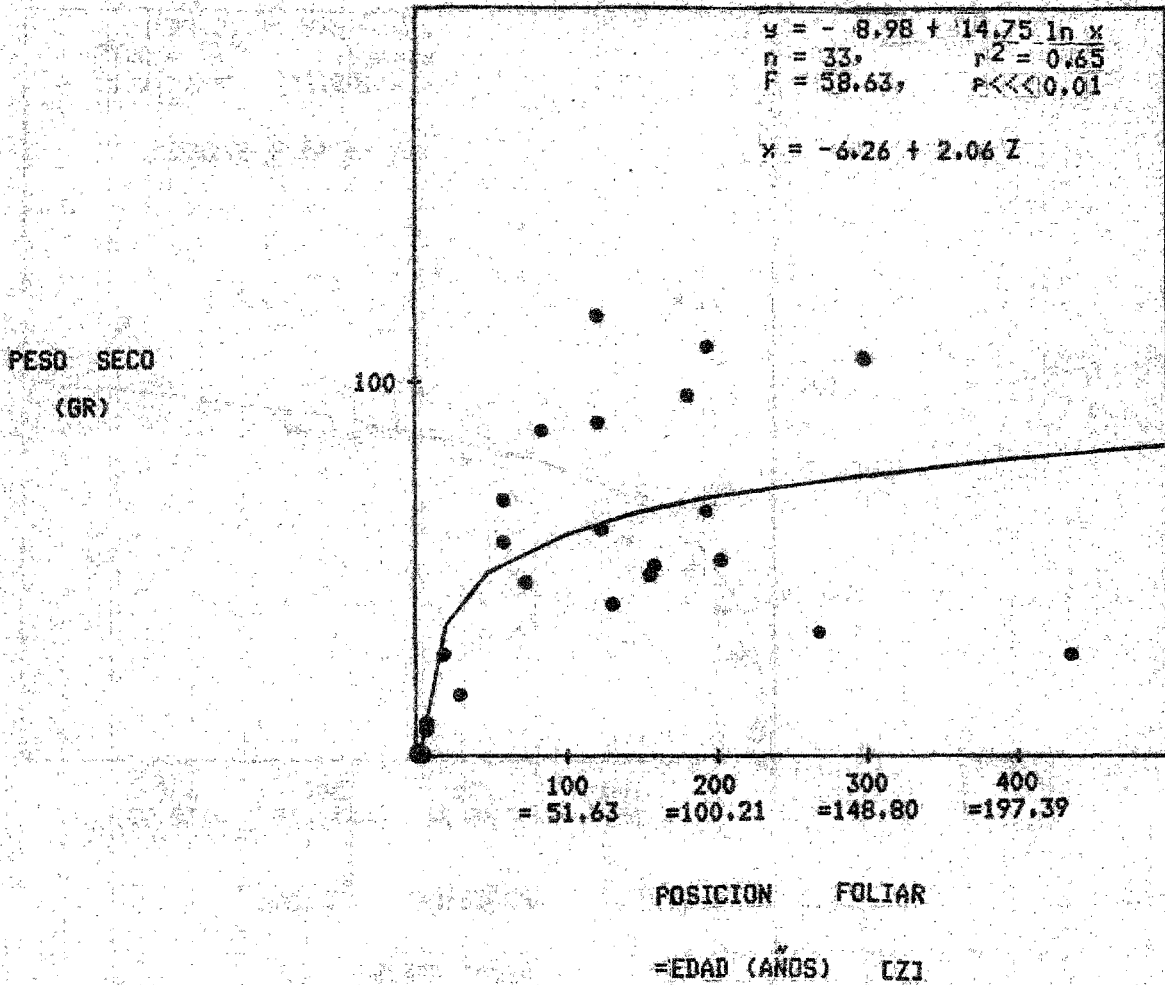


FIGURA 11c. Peso seco de las hojas (gr) vs su posición en el tronco, o la edad (años) de un individuo con ese número de posiciones, para la población de *Astrocarum mexicanum* del sitio Puucatenso (PUY), en Tabasco.

RESULTADOS

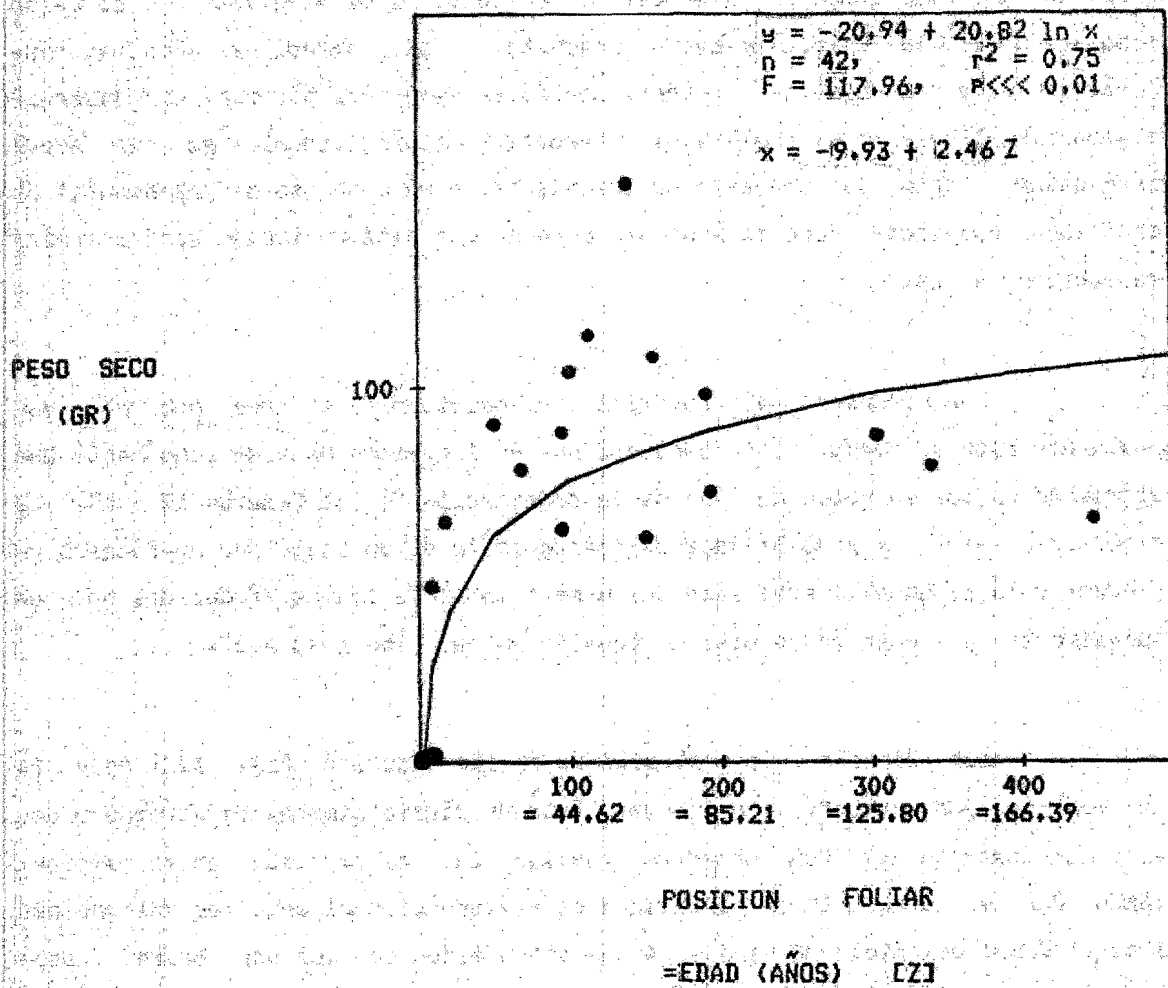


FIGURA 11d. Peso seco de las hojas (sr) vs su posición en el tronco, o la edad (años) de un individuo con ese número de posiciones, para la población de *Astrocarium mexicanum* del sitio Lacandona (LAC), en Chiapas.

Por la tasa anual de producción de hojas, representa la biomasa que un individuo habría acumulado en hojas hasta una determinada edad.

Es evidente, de las figuras 11a a 11d, que si bien la biomasa de las hojas aumenta al ir aumentando la posición que las mismas ocupan (es decir, al ir creciendo el individuo), también existe mucha variación en el peso de las hojas en los individuos más grandes, justo cuando es de esperarse que el valor alcanzará un límite fisiológicamente impuesto. Tal variación, mientras que aleatoria para el nivel del presente análisis, debe considerarse, sin embargo, de gran importancia en el análisis del comportamiento individual, ya que puede representar, tanto la respuesta de las plantas a un conjunto microambiental de condiciones cambiantes, como al mantenimiento de una alta variación genética para esa característica.

Con respecto al material reproductivo, la tasa con el que anualmente éste se produce y la cantidad que un individuo ha acumulado hasta una determinada edad, se puede derivar de la combinación de las figuras 12 y 13. La primera representa la probabilidad de reproducción de un individuo en función de la edad, y la segunda el peso seco del número total de frutos producidos por un individuo en un evento reproductivo, también en relación a su edad.

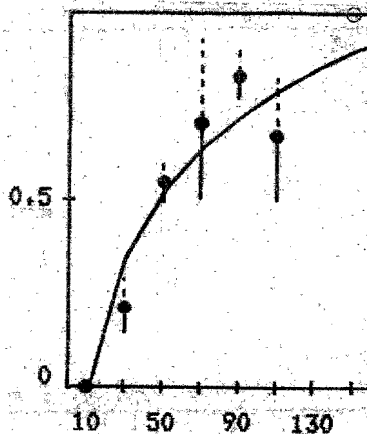
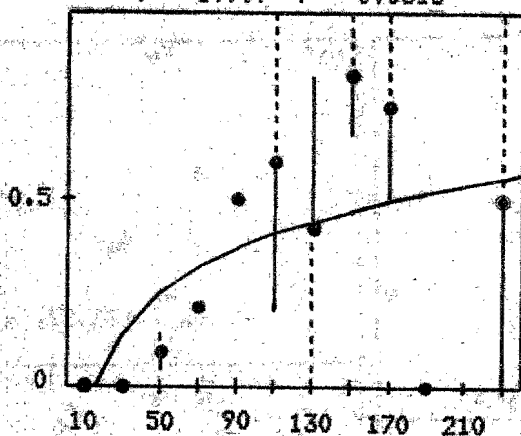
Con respecto a la probabilidad de reproducción [Fig. 12], ésta es una función que aumenta con la edad hasta un cierto límite, de acuerdo a una regresión logarítmica. Son notables también las diferencias entre sitios, siendo UXP en donde la probabilidad de reproducción alcanza los valores más altos al final del ciclo de vida y LAC en donde éstos son los más bajos. Debe aclararse que, si bien la regresión para el sitio PUY no es significativa debido que la baja densidad de población determinó que se tuviera un tamaño de muestra pequeño, es razonable ajustar los datos a una función logarítmica debido a que existen evidencias [ver Piñero & Sarukhán (1982) y el caso de las otras poblaciones de este mismo estudio] de que esta es la función que mejor describe el comportamiento de la probabilidad de reproducción con respecto a la edad.

Si bien el número de infrutescencias por individuo parece estar correlacionado con la edad (Piñero & Sarukhán, 1982), es evidente de la figura 13 que el peso seco total en frutos parece no ser una función de la edad de los

PROBABILIDAD DE REPRODUCCION

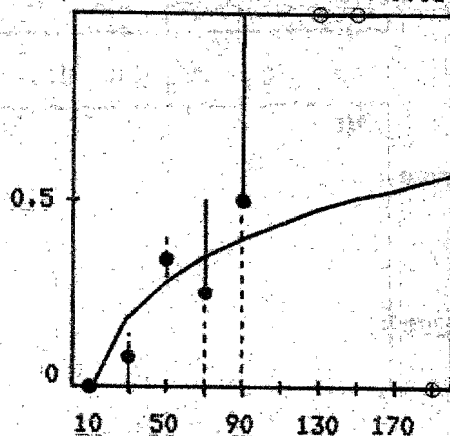
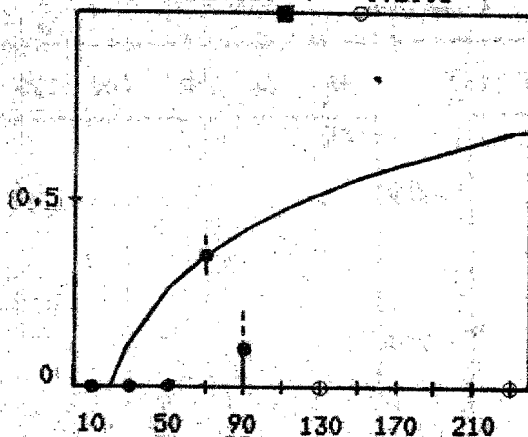
SM: $y = -0.56 + 0.21 \ln x$
 $n = 11, r^2 = 0.39$
 $F = 5.90, P = 0.0513$

UXP: $y = -0.83 + 0.35 \ln x$
 $n = 6, r^2 = 0.90$
 $F = 35.06, P < 0.005$



PUY: $y = -0.81 + 0.27 \ln x$
 $n = 6, r^2 = 0.37$
 $F = 2.35, P = 0.2001$

LAC: $y = -0.52 + 0.20 \ln x$
 $n = 5, r^2 = 0.78$
 $F = 10.61, P < 0.05$



MARCA DE CLASE DE LA CATEGORIA DE EDAD (AÑOS)

FIGURA 12. Probabilidad de reproducción vs marca de clase de la categoría de edad (años) para los individuos de *Astrocarum mexicanum* presentes en las áreas fijas de trabajo delimitadas en los sitios Santa Martha (SM), Uxpanapa (UXP), Puyacatenco (PUY) y Lacandona (LAC), ubicados en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas, respectivamente. El extremo de la línea continua señala el dato para 1978 y el extremo de la línea discontinua el dato para 1979. (●) es el promedio entre 1978 y 1979, (◐) es el promedio de dos años pero para un solo individuo, (○) es un dato para un solo año y (■) es un dato para un año y para un solo individuo. Las regresiones se hicieron utilizando unicamente los valores del tipo (●).

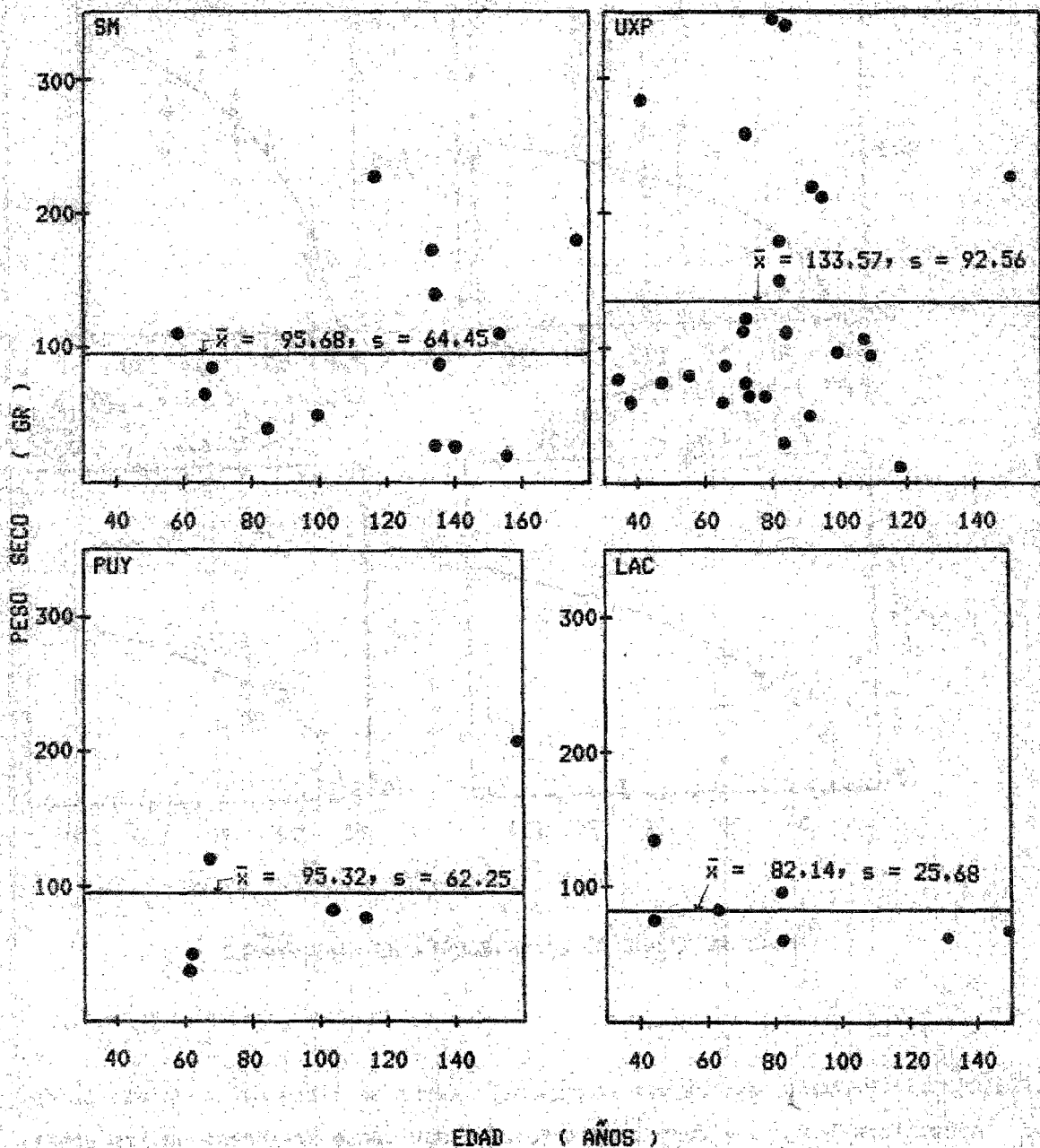


FIGURA 13. Producción anual de frutos (gr/año) vs edad (años) para todos los individuos reproductivos de *Astrocaryum mexicanum* presentes en las áreas fijas de trabajo delimitadas en los sitios Santa Martha (SM), Uxpanapa (UXP), Fusacatenzo (PUY) y Lacandona (LAC), ubicados en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas, respectivamente.

RESULTADOS

individuos. Esto es aún más notable si consideramos que el peso seco total de los frutos está más correlacionado con el número de frutos que con el peso promedio de éstos. Sin embargo, esto puede ser un problema de escala, puesto que Sarukhán, Martínez-Ramos & Piñero (1984) han mostrado que la fecundidad aumenta de la clase de 0.5-1.0 m a 4.0-4.5 m de altura del tronco. Después los valores decrecen. Si bien este patrón conlleva la probabilidad de reproducción y el número de frutos producidos por individuo reproductivo, es claro que hay un incremento en la producción de frutos (y la biomasa reproductiva total) con la edad. Estos datos combinan 7 años de observaciones y seis áreas permanentes de observación cada una del mismo tamaño que las de cada uno de los sitios aquí estudiados. Esto produce la definición de un patrón que no se observa en ninguna de las gráficas de la figura 13. Pero también, como en el caso del peso seco de las hojas, es notable la variación individual en el peso seco de los frutos, mismo que, dado el enfoque seguido en este trabajo, si bien no puede analizarse, al menos queda puesta en evidencia.

PATRÓN DE ASIGNACIÓN DE ENERGÍA

En la figura 14 se presenta el patrón de asignación de energía correspondiente a todo el ciclo de vida para las cuatro poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* estudiadas. También se muestra, para fines comparativos, la descripción correspondiente a la población de Los Tuxtlas realizada por Piñero (1979), misma sobre la que se comentará más adelante, en la discusión.

Antes de pasar a revisar algunos rasgos de éstos patrones, es necesario advertir que las gráficas no deben interpretarse en cada uno de sus detalles. Esto se debe a que los porcentajes correspondientes al peso seco acumulado para cada parte de la planta derivan de las regresiones del peso seco de cada una de éstas partes. Las regresiones representan las funciones en las que es mínima la sumatoria de los cuadrados de las distancias entre cada una de éstas y los valores observados. Pero esto, no obstante, no significa que la función se comporte de manera biológicamente realista en todas sus partes. De especial importancia son los primeros valores que la función asume en el intervalo de los números reales positivos. En algunos casos, a edades tempranas, la biomasa de una de las partes de la planta tuvo valores muy bajos,

RESULTADOS

por ejemplo los troncos en UXP. Esto se debe a la pendiente tan pronunciada de la regresión entre el peso seco del tronco y la edad [Fig. 10]. Por otro lado, los valores estimados para el peso seco de las hojas, las raíces y las estructuras reproductivas estuvieron seguramente más pesados a la realidad. Así, el porcentaje de la biomasa total correspondiente al tronco a edades tempranas resultó sumamente bajo. ¿Es esto realista considerando que dichas edades son de 20 años o incluso más?. Lo contrario sucede con la población del sitio LAC. ¿Realmente esto significa que existen diferencias entre UXP y LAC en cuanto a la proporción de los recursos asignados a los troncos?. ¿Se justifica por otro lado interpretar esto en términos de su posible valor adaptativo?. A tal punto regresaremos en la discusión sobre la utilidad de esta clase de descripciones para la investigación de la estrategia de asignación en particular, y las estrategias de ciclo de vida en general.

Por todo lo anterior, las gráficas deben interpretarse a grandes rasgos, siendo los valores correspondientes a las edades mayores los más confiables, puesto que promedian las variaciones aleatorias que en uno u otro sentido se encuentran en los resultados para las edades más tempranas. Establecido esto, puede observarse de las gráficas de la figura 14, que un individuo infantil de *Astrocaryum mexicanum* invierte todos sus recursos en la producción de hojas y de raíces, las cuales explican, respectivamente, del 66 % (LAC) al 79 % (SM y UXP) y del 21 % (SM y UXP) al 34 % (LAC), respectivamente, de la biomasa total. Conforme la planta crece, los recursos asignados a la raíz decrecen hasta llegar a representar solo una fracción muy pequeña [1 % (LAC) a 9 % (SM)] en los individuos más viejos. En contraste, el porcentaje de los recursos dedicados a las hojas disminuye muy ligeramente, manteniéndose prácticamente constante de un 56 % (SM) a un 74 % (LAC).

Hay un momento en el que la asignación de los recursos a las hojas sufre una gran disminución con respecto al valor inicial, lo cual se explica por la importancia que adquieren, primeramente el tronco, y posteriormente las estructuras reproductivas en el patrón de asignación. El tronco representa una fracción constante del 14 % (SM) al 16 % (UXP), aproximadamente, durante la mayor parte del ciclo de vida. La población del sitio LAC muestra una conducta anómala a este respecto, ya que en la misma, al principio, el tronco no tiene un efecto negativo sobre el porcentaje dedicado a las hojas y su importancia parece disminuir con la edad. Esto es consecuencia de la relación entre la biomasa del

tronco y la edad, la cuál, en este sitio, está representada por una regresión con pendiente muy suave (ver figura 10). Esto implica, como ya se comentó líneas atrás, que la densidad de los troncos aumenta muy poco con la edad.

La fracción de los recursos que corresponde a las hojas en pie sigue una dinámica muy similar en todas las poblaciones: representa el 100 % del total asignado a hojas en los individuos infantiles muy jóvenes y rápidamente disminuye hasta representar solo del 2 % (PUY) al 3 % (SM, UXP, y LAC) de la biomasa total.

Con respecto al esfuerzo reproductivo, éste aumenta con la edad hasta alcanzar un máximo de 15 % (LAC) a 24 % (UXP). Asimismo, es notable que, hasta cierto punto, en las poblaciones en las que es mayor la proporción de los recursos asignados a la producción de hojas, es menor la proporción dedicada a las estructuras reproductivas. ¿Puede lo anterior explicarse como un interjuego estratégico ('trade-off') entre la asignación de los recursos asignados a una u otra de tales actividades?. Como arriba se comentó, a este punto volveremos en la discusión.

ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD ARBOREA

Con respecto a la estructura de la comunidad arbórea, en la tabla 7 se presentan los datos relativos al área basal total entre sitios, siendo UXP y LAC los más contrastantes (17665.3 y 45281.0 cm² sobre 600 m², respectivamente). Esto está dado en gran medida por el número de árboles presentes en cada sitio (45 y 100, respectivamente). La distribución del área basal entre los árboles también varía entre sitios, siendo UXP y LAC aquellos en los que se da mayor heterogeneidad en el área basal individual, como se concluye de los valores de sus varianzas, y los sitios PUY y SM aquellos en los que el área basal está más equitativamente repartida entre los individuos.

RESULTADOS

TABLA 7. Datos relativos al área basal y su distribución entre los árboles con un d.s.p. mayor o igual a 10.0 cm, presentes en cada uno de los sitios de estudio.

VARIABLES ESTRUCTURALES	SITIOS			
	UXP	PUY	SM	LAC
Área basal por hectárea (m^2/ha)	29.44	34.76	43.19	75.47
Área basal en 600 m^2 (cm^2/m^2)	17665.5	21724.5	25913.5	45281.0
Número de árboles en 600 m^2	45	74	101	110
Área basal promedio por árbol ($cm^2/árbol$)	392.57	293.57	256.57	411.65
Desviación estándar de áreas basal por árbol ($m^2/árbol$)	1239.78	941.92	721.60	1832.03

Por lo que toca a la diversidad de los sitios [Tabla 8] el patrón es algo diferente. Así el sitio SM cuenta con la mayor diversidad ($H = 1.3751$), lo cual está dado tanto por la riqueza de especies ($H_{max} = 1.4759$) como por la equitatividad ($J = 0.9317$), mientras que la baja diversidad del sitio LAC ($H = 1.0143$) puede explicarse no tanto por la pobreza de especies ($H_{max} = 1.3821$), sino por la baja equitatividad ($J = 0.7339$) y la gran dominancia de algunas especies. Finalmente, aunque el sitio UXP tiene una diversidad baja ($H = 1.0488$) debido a una relativa pobreza de especies ($H_{max} = 1.0990$), el grado en el que los individuos están repartidos entre las especies es muy alto ($J = 0.9317$).

TABLA 8. Diversidad (H), diversidad máxima (H_{max}) y equitatividad (J) de cada uno de los sitios de estudio.

	LAC	PUY	UXP	SM
H	1.0143	1.0414	1.0488	1.3751
H_{max}	1.3821	1.2142	1.0990	1.4759
J	0.7339	0.8577	0.9543	0.9317

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

Una imagen sintética acerca de las relaciones entre los sitios, en cuanto a los atributos de estructura y diversidad analizados, puede obtenerse a partir de la figura 15 [A], la cual representa la ubicación de los mismos en el espacio producido por los factores más importantes generados por el Análisis de Componente Principal. Asimismo, en la figura 15 [B], se presenta el arbolito jerárquico de los sitios de acuerdo al dendrograma producido por el Análisis de Conglomerados ('Cluster Analysis').

Los dos primeros factores del Análisis de Componente Principal explican el 94.43 % de la varianza total, por lo que parece adecuado derivar conclusiones acerca de la ordenación de los sitios a partir del análisis gráfico presentado en la figura 15 [A]. De acuerdo con éste, el primer factor (52.82 % de la varianza) separa en un grupo a los sitios SM, UXP y PUY y en el otro al sitio LAC. El segundo factor (41.61 % de la varianza) separa, en el primer grupo, a los sitios UXP y PUY de SM.

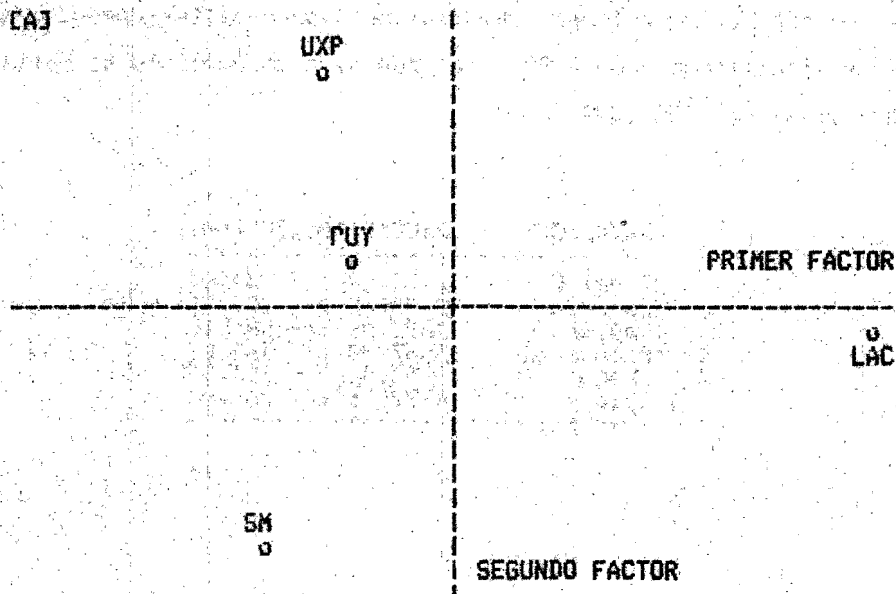
A una conclusión prácticamente complementaria llegamos al analizar el dendrograma pues, como puede verse, los sitios UXP y PUY forman un conglomerado a los 1.524 del coeficiente de disimilitud, mientras que éstos, junto con el sitio SM, forman otro conglomerado a los 5.152. Finalmente, todos los sitios se agrupan a un valor de 7.324.

Aunque los datos sobre la estructura y la diversidad están referidos solo a los elementos arbóreos, y aún los de estructura solo al área basal, se pretende que éstos reflejen de algún modo las diferencias en la importancia relativa de las interacciones bióticas de las especies que componen la comunidad. Este tema será retomado en la discusión de este trabajo.

ANALISIS DE LAS VARIABLES METEOROLOGICAS

En la tabla 9 se presenta el promedio y la desviación estándar de la precipitación total anual de las estaciones meteorológicas consideradas. Las estaciones unidas por una línea vertical no son diferentes a un nivel de significancia de 0.99.

RESULTADOS



[B]

CICLO COEF. DIS.

		SM	UXP	PUY	LAC
1	1.524		+	+	
2	5.152	+			
3	7.324			+	+

FIGURA 15. [A] Ordenación de los sitios de estudio de acuerdo a los dos factores más importantes del Analisis de Componente Principal, generados a partir de las 7 variables de estructura y diversidad de la comunidad arborea analizadas. El primer factor, en las abscisas, explica el 52.82 % de la varianza y el segundo, en las ordenadas, el 41.61 % (total 94.43 %). [B] Dendrograma producido de acuerdo con el Analisis de Conslomerados ('Cluster Analysis'). A la izquierda del mismo aparecen los ciclos de aslomeración y el coeficiente de Disimilitud (cuadrado de la distancia euclidiana) con el que se han formado los grupos.

TABLA 9. Precipitación anual total promedio en aproximadamente 20 años y su desviación estándar, para las estaciones meteorológicas analizadas. Las estaciones unidas por una línea vertical no son estadísticamente diferentes a un nivel de significancia de 0.99, de acuerdo a un Análisis de Varianza de un factor (Zar, 1974, pp. 133-139).

ESTACION	PRECIPITACION (MM)
I B del C	2284.43 +/- 434.43
I Sarabia	2487.48 +/- 306.70
I Sabanas	3072.88 +/- 584.30
II Pichucalco	3567.98 +/- 659.89
I Teapa	3797.81 +/- 616.09
I Coyame	4792.76 +/- 766.84

Si las estaciones elegidas representan adecuadamente las condiciones meteorológicas de los sitios de estudio, el gradiente, en orden decreciente, del nivel de precipitación de los sitios se puede establecer en el sentido SM > PUY > LAC > UXP, si bien la caracterización del LAC se presenta ambigua pues, por un lado, la precipitación de Boca del Cerro es la mínima de las encontradas y, por el otro, el valor para Sabanas es also mayor. Posiblemente, y de acuerdo con los mapas de Orellana-Lanza (1978), el valor del sitio sea más bien equivalente a los estimados para el sitio PUY.

En la tabla 10 se muestra la fracción total de días despejados y la fracción total de días nublados en aproximadamente 20 años. No hay diferencias estadísticas a un nivel de significancia de 0.99 para las estaciones que comparten la extensión de la línea vertical colocada a un lado de éstas, según lo revelan los resultados de una Prueba de G (Zar, 1974, pp. 53-54).

RESULTADOS

TABLE 10. Fracción total en aproximadamente 20 años de [A] días despejados y [B] días nublados para las estaciones meteorológicas analizadas. Las estaciones unidas por la líneas vertical no son estadísticamente diferentes ($P < 0.01$), de acuerdo a una Prueba de G (Zar, 1974, pp. 53-54).

[A]		[B]	
ESTACION	FRACCION DE DIAS DESPEJADOS	ESTACION	FRACCION DE DIAS NUBLADOS
Coyame	1217 / 7274 = 0.17	Pichucalco	1267 / 6758 = 0.19
Teapa	1773 / 7213 = 0.25	Sarabia	1620 / 7121 = 0.23
Sabanas	2544 / 7244 = 0.35	Coyame	3420 / 7274 = 0.47
Pichucalco	2495 / 6698 = 0.37	B. del C.	3506 / 7275 = 0.48
B. del C.	2892 / 7275 = 0.40	Sabanas	3870 / 7183 = 0.54
Sarabia	4102 / 7121 = 0.58	Teapa	5373 / 7213 = 0.74

Las anteriores variables meteorológicas se utilizaron para caracterizar globalmente a los sitios en cuanto al macroclima, pero además éstas serán utilizadas per se en la discusión de su posible efecto sobre las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum*, mismas que se presenta en la siguiente sección del trabajo.

Otro aspecto de la caracterización del clima es el grado de predecibilidad de las variables meteorológicas. En la tabla 11 se presentan los valores de la predecibilidad (P), la constancia (C) y la contingencia (M) de las cinco variables analizadas para cada una de las estaciones consideradas. Teóricamente esta clase de variables son de los más importantes en relación a la teoría de estrategias de ciclo de vida, pero como puede verse en la tabla 11, resulta difícil visualizar un patrón debido a la cantidad de estaciones, variables y parámetros. Además, si bien casi todos los valores son significativamente diferentes de cero, no se cuenta actualmente con un método para hacer comparaciones estadísticas entre estaciones. Lo mismo que con las otras variables meteorológicas, éstas serán analizadas globalmente a continuación, pero también en la discusión se volverá a ellas para tratar acerca de sus posibles efectos sobre las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum*.

TABLA 11. Predecibilidad (P), constancia (C) y continsencia (M) de las variables climáticas analizadas para las seis estaciones consideradas. Los valores entre paréntesis son, en cada caso, el porcentaje de la predecibilidad explicado por la constancia y la continsencia.

VARIABLE	COYANE	SARABIA	PICHUCALCO	TEAPA	B. DEL C.	SABANAS
PRECIPITACION (MM)	P = 0.60 C = 0.35 (58 %) M = 0.25 (42 %)	P = 0.58 C = 0.27 (46 %) M = 0.32 (54 %)	P = 0.56 C = 0.42 (75 %) M = 0.14 (25 %)	P = 0.59 C = 0.43 (74 %) M = 0.15 (26 %)	P = 0.56 C = 0.39 (71 %) M = 0.16 (29 %)	P = 0.61 C = 0.43 (70 %) M = 0.18 (30 %)
TEMPERATURA MAXIMA (°C)	P = 0.75 C = 0.51 (68 %) M = 0.24 (32 %)	P = 0.79 C = 0.51 (65 %) M = 0.28 (35 %)	P = 0.67 C = 0.50 (74 %) M = 0.17 (26 %)	P = 0.70 C = 0.47 (67 %) M = 0.23 (33 %)	P = 0.73 C = 0.53 (73 %) M = 0.20 (27 %)	P = 0.76 C = 0.54 (71 %) M = 0.22 (29 %)
TEMPERATURA MINIMA (°C)	P = 0.67 C = 0.46 (68 %) M = 0.22 (32 %)	P = 0.65 C = 0.40 (61 %) M = 0.25 (39 %)	P = 0.58 C = 0.34 (63 %) M = 0.20 (37 %)	P = 0.49 C = 0.33 (67 %) M = 0.16 (33 %)	P = 0.64 C = 0.42 (65 %) M = 0.23 (35 %)	P = 0.74 C = 0.47 (64 %) M = 0.27 (36 %)
NUMERO DE DIAS DESPEJADOS	P = 0.65 C = 0.47 (71 %) M = 0.19 (29 %)	P = 0.33 C = 0.13 (39 %) M = 0.20 (61 %)	P = 0.27 C = 0.10 (38 %) M = 0.17 (62 %)	P = 0.43 C = 0.32 (74 %) M = 0.11 (26 %)	P = 0.36 C = 0.07 (21 %) M = 0.28 (79 %)	P = 0.42 C = 0.15 (34 %) M = 0.28 (66 %)
NUMERO DE DIAS NUBLADOS	P = 0.47 C = 0.13 (28 %) M = 0.74 (72 %)	P = 0.54 C = 0.44 (81 %) M = 0.10 (19 %)	P = 0.42 C = 0.36 (87 %) M = 0.06 (13 %)	P = 0.39 C = 0.29 (73 %) M = 0.11 (27 %)	P = 0.25 C = 0.04 (16 %) M = 0.21 (84 %)	P = 0.28 C = 0.03 (10 %) M = 0.25 (90 %)

RESULTADOS

La forma de visualizar de manera sintética las relaciones entre los sitios en cuanto al total de las variables macroclimáticas estudiadas puede ser también a partir de su ubicación en el espacio generado por los factores más importantes del Análisis de Componente Principal y del dendrograma producido por el Análisis de Conslomerados ('Cluster Analysis') [Fig. 16].

Con respecto al Análisis de Componente Principal (Fig. 16 [A]), los tres primeros factores explican el 91.19 % de la varianza total; por lo que es adecuado discutir las relaciones de los sitios en función de éstos. El primer factor (36.64 % de la varianza) separa a las estaciones en los tres siguientes grupos: i) Teapa y Pichucalco; ii) Boca del Cerro, Sabanas y Coyame y iii) Sarabia. El segundo factor (30.42 %) prácticamente repite la anterior separación de los grupos pero además separa a la estación Coyame de Sabanas y Boca del Cerro. Finalmente, el tercer factor (24.13 %) separa a Teapa de Pichucalco y hace más pronunciadas las diferencias entre el grupo de Boca del Cerro y Sabanas y el de Coyame.

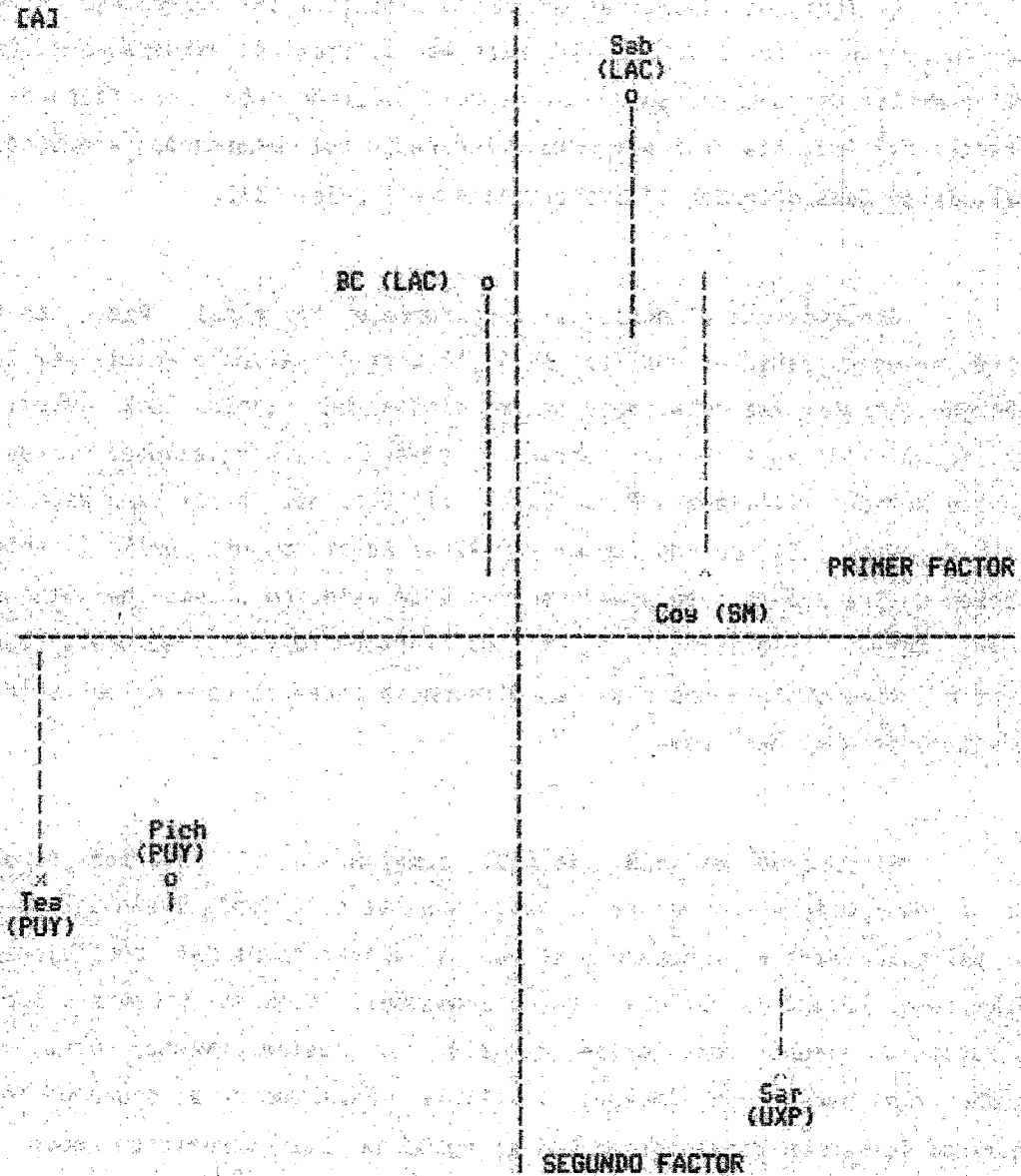
El dendrograma (Fig. 16 [B]) complementa el anterior resultado debido a que, como puede verse, primeramente las estaciones Sabanas y Boca del Cerro, así como Teapa y Pichucalco, se unen a valores bajos del coeficiente de disimilaridad (2.120 y 3.360, respectivamente). Después, Sabanas y Boca del Cerro forman un grupo con Coyame (12.328) y, posteriormente, todas estas estaciones lo hacen con Sarabia (17.161). Finalmente, el grupo de Teapa y Pichucalco, forman un conglomerado con el resto de los anteriores solo a un valor relativamente alto del coeficiente de disimilaridad (19.747).

Un punto notable de los anteriores análisis es que las estaciones utilizadas para caracterizar un mismo sitio, Teapa y Pichucalco para el sitio PUY y Sabanas y Boca del Cerro para LAC, resultaron siempre las más similares en ambos tipos de análisis multivariados.

Presentada la descripción de los ambientes de los sitios a los niveles sinecológico y macroclimático, procede ahora la discusión de su significado biológico, así como de su importancia en relación al estudio de la evolución de las características de ciclo de vida. Tal tema será abordado en la siguiente sección del trabajo.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

[A]



[B]

100

CICLO COEF. DIS.

		Cos (SM)	Sab (LAC)	BC (LAC)	Sar (UXP)	Tes (PUY)	Pich (PUY)
1	2.120						
2	3.360		+	+			
3	12.328	+	+	+			+
4	17.161		+	+	+		
5	19.747			+	+		+

FIGURA 17. [A] Ordenación de las estaciones meteorológicas de acuerdo a los tres factores más importantes del Analisis de Componente Principal, generado a partir de las 18 variables de meteorológicas analizadas. El primer factor, en las abscisas, explica el 36.64 % de la varianza, el segundo, en las ordenadas, el 30.42 % y el tercero, con la línea remarcada y terminada en o por encima del plano cartesiano y la línea tenue y rematada en x por abajo, el 24.13 % (total 91.19 %). [B] Dendrograma producido de acuerdo con el Analisis de Conslomerados ('Cluster Analisis'). A la izquierda del mismo aparecen los ciclos de aglomeración y el coeficiente de Disimilaridad (cuadrado de la distancia euclidiana) con el que se han formado los grupos.

DISCUSION

La presente sección está dividida en tres partes. En la primera se analiza la metodología empleada y se hacen las sugerencias para mejorarla. Seguidamente, sobre la base de lo anterior, se explora el posible significado biológico de los resultados obtenidos. Por último, se discute brevemente la pertinencia de esta clase de descripciones en relación a la teoría de estrategias de ciclo de vida en general y viceversa.

SOBRE LA METODOLOGIA EMPLEADA

A lo largo del presente trabajo, debe ser claro que la vía seguida aquí para la investigación de la estrategia de ciclo de vida de *Astrocaryum mexicanum* fue la de describir el patrón de asignación de energía para diferentes poblaciones de la especie y, al mismo tiempo, ofrecer una determinada caracterización de sus ambientes a dos niveles: el macroclimático y el sinecológico. Como ya se puntualizó líneas atrás, la importancia general de tal clase de descripciones será tratada al final de esta sección, mientras que a continuación discutiremos los aspectos de tipo más bien técnico involucrados. A este respecto, lo primero que hay que tener presente es que para la descripción del patrón de asignación se siguió básicamente la proposición de Harper (1967) y de Harper & Osden (1970) (ver p. 12 en la Introducción). No existen, dentro de dicho contexto, razones teóricas para distinguir entre plantas de vida larga y plantas de vida corta, pero en la práctica las primeras imponen algunos problemas adicionales a los que pueden encontrarse al trabajar con las segundas. Estos se derivan de las siguientes diferencias fundamentales entre ambos tipos de plantas.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

1. Con plantas de vida corta, es más fácil el estudio directo de una o más cohortes, en primer lugar porque éstas no se superponen en el tiempo (caso de las especies anuales), y en segundo lugar debido a que lo mismo puede aún ser posible a pesar de que exista alguna superposición (caso de las bianuales y perennes de vida corta). Conforme el tiempo medio de generación de las especies es mayor, es también mayor la probabilidad de tener que restringir el estudio directo de una cohorte a una fracción cada vez más pequeña del ciclo de vida y/o a elaborar métodos para la discriminación entre cohortes muy próximas en el tiempo.

Del anterior punto general se desprenden las siguientes consecuencias prácticas para el estudio del patrón de asignación de energía: i) en una planta de vida corta, se pueden tener desde un principio los datos de cosecha desasados para diferentes cohortes, mientras que en una especie perenne de larga vida, éstos casi siempre incluirán la variación entre cohortes; ii) las edades correspondientes a las plantas cosechadas estén prácticamente dadas de manera automática, o son muy fácilmente asequibles, en las especies de vida corta, mientras que puede requerir de complejas estimaciones en las plantas de vida larga; iii) en una planta de vida corta, la cantidad de biomasa que en tan poco tiempo caduca es mínima en relación al total, por lo que bastará con diseñar los medios necesarios para la recuperación del material que de otro modo pudiera perderse durante el crecimiento y/o la cosecha. En contraste, en una especie de vida larga, tales determinaciones deben ser indirectas, pues con seguridad durante un intervalo considerable de tiempo, la planta habrá desechado una cantidad importante de biomasa que será obligado estimar; iv) relacionado con los puntos anteriores, las diversas fuentes de variación en el patrón de asignación pueden ser más claramente establecidas en las especies de vida corta que en las especies de vida larga, por las razones que más adelante se expandrán.

104

2. Debido al sistema de crecimiento abierto de las plantas, las de vida larga tienden a ser más masivas que las de vida más corta, diferencia que trae las siguientes consecuencias prácticas sobre todo al trabajar con las primeras: i) limitaciones para la cosecha extensiva de individuos completos, lo mismo que dificultades para la recuperación íntegra de algunas de sus partes, tales como los sistemas radicales, mismos que a medida que son más voluminosos, pueden estar más profunda y firmemente enterrados en el suelo; ii) problemas de

tipo numérico debidos a las diferencias de escala que surgen al tratar simultáneamente con plantas muy jóvenes y plantas muy viejas; entre las que los datos de cosecha pueden diferir hasta por 5 órdenes de magnitud; iii) problemas para la comparación biológica de resultados en los que, debido a la alta plasticidad de las plantas, pueden darse diferencias importantes entre los datos provenientes de plantas de la misma edad pero de diferente estado vegetativo y plantas del mismo estado vegetativo pero de muy diferente edad.

¿En qué aspectos en este estudio se hicieron manifiestos los problemas metodológicos generales ya mencionados?. En primer lugar, hubo que suponer que los individuos de las diferentes categorías de edad representan las etapas por las que un "individuo promedio", o una cohorte, habrían pasado a lo largo del ciclo de vida. Aparte de los problemas que tal suposición implicaría para una teoría genética de la evolución de estrategias de ciclo de vida, en este caso habría al menos que suponer que, características fenotípicas como las tasa de producción de hojas, son constantes para una determinada categoría de edad o, al menos, que caen dentro de ciertos límites de confianza alrededor de un valor promedio, constante para una cantidad indefinidamente larga de tiempo. Puesto que en *Astrocaryum mexicanum* los individuos más viejos de una población pueden mínimamente alcanzar los 145 años de edad, no es posible tener una evidencia directa del patrón de variación de la producción anual de hojas, y habría que desarrollar por lo tanto los métodos para su posible inferencia. A pesar de que las observaciones sobre la tasa de producción de hojas en el presente estudio se limitaron solo a dos años, fué posible detectar variaciones temporales en la misma (pp. 70-73 en los **Resultados**). Más adelante se discutirán tanto las variaciones temporales como espaciales de la producción de hojas.

105

En segundo lugar, y relacionado con lo anterior, está el problema de la determinación de las edades en cada población. Quizá uno de los aspectos más relevantes de este trabajo sea que en el mismo se presentan fuertes diferencias entre las edades estimadas para los individuos de una misma altura del tronco, pertenecientes a diferentes poblaciones. Aparte de la variación entre poblaciones, ocurre también que en algunas de ellas, notablemente en SM, las diferencias con respecto a las poblaciones de Los Tuxtlas, presentan valores muy altos. ¿Se debe esto a una verdadera variación geográfica de dicha variable o refleja sencillamente algunos problemas metodológicos para la estimación

adecuada de las edades individuales?

No es posible al presente dar una respuesta concluyente al anterior problema. Por un lado se ha encontrado lo siguiente para las poblaciones de la especie en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, i) que hay variación en la producción de hojas año con año (ver páginas más adelante), por lo que quizá sería inadecuado basar las estimaciones de las edades en uno o dos valores cualesquiera de la producción de hojas; ii) que pese a tal variación, no parece que en los valores inicialmente determinados se hayan subestimado las edades y, más aún; iii) que nuevas determinaciones de la edad a partir de la medición de la altura del tronco y su remediación seis años después (ver p. 34 en los **Materiales y Métodos**), si bien muestran que las edades pudieron subestimarse hasta en un máximo de 15 años a la altura de los 50 años, tal subestimación decrece hasta ser más bien una sobreestimación de 1 año a la edad de 134 años (Piñero, Martínez-Ramos & Sarukhán, 1984).

Sin embargo, edades individuales tanto o más grandes a las encontradas en este trabajo han sido encontradas en poblaciones naturales de otras especies de larga vida, específicamente en la cicada **Dioon edule** Lindley (Zamiaceae) y el saguaro, **Carnegiea gigantea** (Engelmann) Britton & Rose (Cactaceae). Asimismo, variación geográfica en las tasas de crecimiento (que determinan edades diferentes para plantas del mismo porte) han sido reportadas para esta última especie.

Con respecto al primero de los anteriores casos, Vovides & Peters (comunicación personal) tienen datos sobre una población de *Dioon edule* en Cerro Achirhuca, municipio de Coatepec, Veracruz, en la que se estima que un individuo de 2.5 de altura del tronco debe contar con una edad de 2,500 +/- 395 años, como se deriva del conteo de unas 21,000 bases de hojas en el tronco, producidas a una tasa de 10 hojas sobre año.

Por lo que toca al segundo de los casos, Steenbergh & Lowe (1977, pp. 131-165) han presentado información disponible conceniente a las tasas de crecimiento del saguaro. A este respecto, son particularmente interesantes las determinaciones de las tasas de crecimiento para 93 cactus medidos inicialmente en 1941 por Lightle (1941) en el Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, y vueltos a medir 26 años después (1977). Las determinaciones se hicieron en dos localidades del Monumento mencionado, Alamo Canyon (43 individuos) y Dowlins Well (50 individuos). Asimismo, la muestra cubría un amplio rango de tamaños: 15.2 a 579.1 cm en Alamo Canyon y 30.5 a 975.4 cm en Dowlins Well.

A partir de los datos del crecimiento apical determinado del modo anterior, puede concluirse que en Alamo Canyon un individuo tarda de 15 a 157 años (en promedio 34) para alcanzar los 2 m de altura y de 49 a 124 años (en promedio 77) para crecer de los 2 a los 10 m de altura. Es decir, que en esta localidad, han de pasar de 64 a 281 años (en promedio 111) para que un saguaro llegue a alcanzar un porte de 10 m. La situación para Dowlins Well es que un individuo tarda de 25 a 108 años (en promedio 43 años) para alcanzar los 2 m y de 72 a 372 años (en promedio 115) para crecer de los 2 a los 10 metros de altura. En resumen, en esta localidad, para que un individuo alcance los 10 metros de altura tienen que pasar 97 a 480 años, y en promedio 158 años [22]

107

Son notables varias cosas con respecto a los datos anteriores. En primer lugar, a pesar de provenir de individuos del mismo área general, las tasas de crecimiento de los individuos de Alamo Canyon son significativamente mayores que las de los individuos de Dowlins Well. Esta variación se

[22] La separación de las tasas de crecimiento en dos categorías de altura obedece a que existe una disminución de la tasa de crecimiento aproximadamente a los 2 metros de altura, cuando los individuos inician su vida reproductiva. Esta disminución en la tasa de crecimiento representa el costo en crecimiento asociado a la reproducción. Se ha encontrado que el esfuerzo reproductivo anual abate hasta un 50 % del potencial del crecimiento apical en individuos de 4 a 5 metros de altura (Steenbergh & Lowe (1977, pp. 144-145).

circunscribe a la variación geográfica en el crecimiento del saguaro explicada por Steenberg & Lowe (1977, pp. 149, 157, 161) en función de diferentes factores físicos del ambiente. El segundo punto es que, con relación a la variación geográfica mencionada, los saguaros en el Organ Pipe Cactus National Monument, en el centro de la distribución de la especie, están sometidos a un ambiente climático más benigno pues no sufren por las heladas que afectan fuertemente el crecimiento de los saguaros en el Saguaro National Monument, también en Arizona, pero en el límite "frío" de la distribución de la especie. Sin embargo, es también notable el efecto que pueden tener las diferencias en temperatura y precipitación sobre el crecimiento de los juveniles. Esto determina una tasa de crecimiento significativamente menor de los individuos menores de dos metros del Organ Pipe National Monument cuando se comparan con los del Saguaro National Monument. De acuerdo a las estaciones de Ajo y Tucson, representativas de estas dos áreas, el clima es más cálido y seco en el Organ Pipe National Monument que en el Saguaro National Monument.

Otro de los aspectos que debe ser revisado en relación a los problemas de trabajar con una especie de ciclo de vida muy largo es la precisión de las determinaciones de la productividad de las poblaciones. Este problema se derivaría de las dificultades para la cosecha extensiva de las partes de las plantas, sobre todo de los sistemas radicales en plantas más grandes; de la necesidad de calcular indirectamente la biomasa caduca y de la imprecisión de la edad asignada a un determinado individuo del que provienen los datos de cosecha. Además, debido a las diferencias entre poblaciones para las edades estimadas para individuos de un mismo tamaño, la comparación directa de la productividad y del patrón de asignación entre poblaciones no sería adecuada. Cabe sin embargo aclarar que las diferencias entre la biomasa acumulada y la producción anual de biomasa total no resultan excesivamente divergentes cuando se comparan **108** "individuos promedio" de la misma altura del tronco provenientes de diferentes poblaciones. En la **figura 15** se muestra la biomasa acumulada hasta diferentes edades para las cuatro poblaciones de *Astrocerum mexicanum* estudiadas, así como la reportada por Piñero (1979) y por Piñero, Barukhán & Alberdi (1982) para la población de Los Tuxtlas. Puede verse que a pesar de las diferencias en cuanto a la edad máxima alcanzada en cada población, en todas ellas se tienen valores más o menos cercanos al alcanzar las palmas los 6 m de altura del tronco, que es el punto donde termina cada curva (a excepción de la de Los Tuxtlas, que termina a los 5.6 m de altura del tronco). Tales valores van de unos 50 (PUY) a 63 ka

DISCUSION

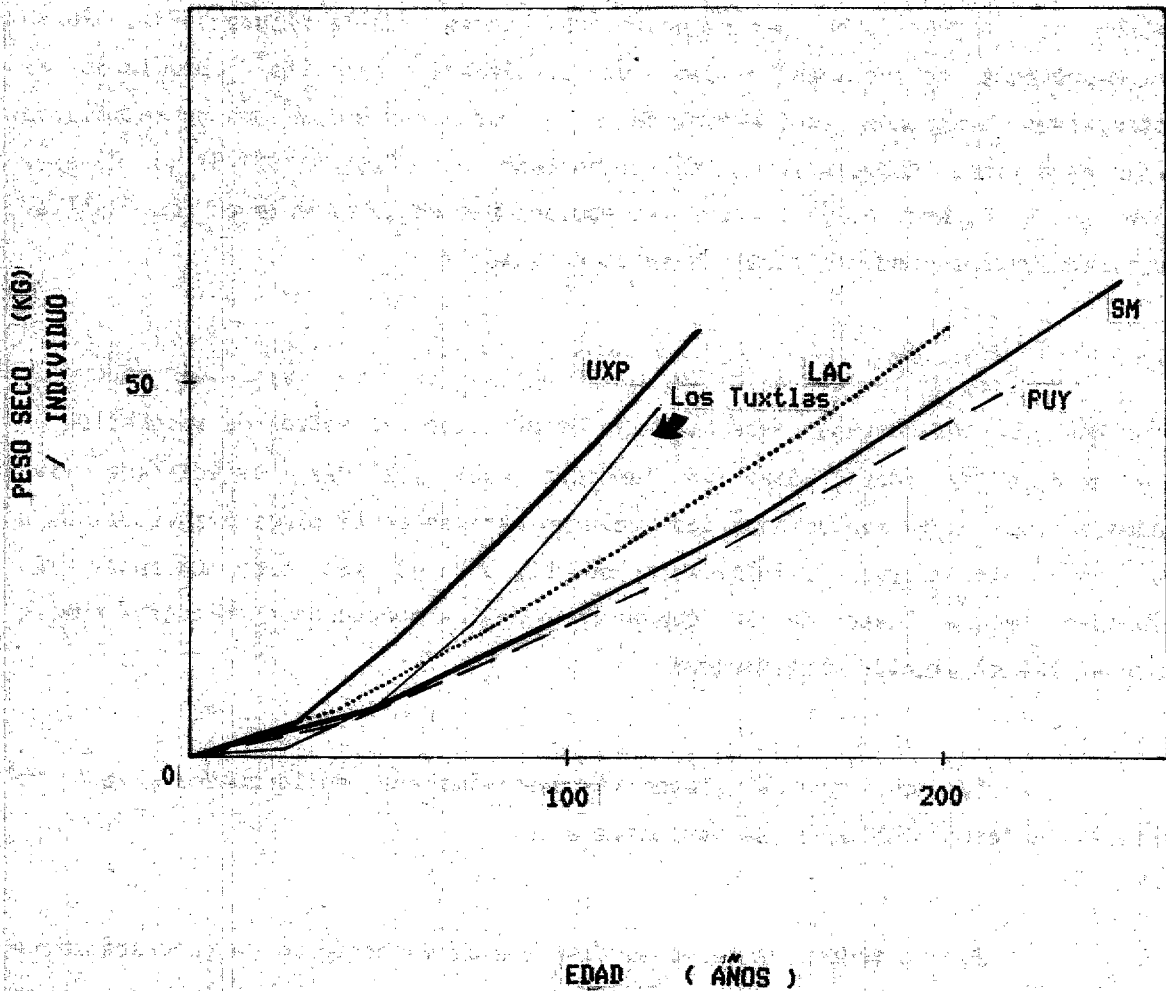


FIGURA 15. Peso seco total acumulado hasta diferentes edades (gr/individuo) vs la edad correspondiente (años), para las poblaciones de *Astrocarium mexicanum* de los sitios Santa Martha (SM), Uxpanapa (UXP), Pucatecneco (PUY), Lacandona (LAC) y Los Tuxtias) ubicados en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Chiapas y Veracruz, respectivamente. Los datos para Los Tuxtias fueron tomados de Piñero (1979).

(SM). Es posible que en SM, a pesar de que la productividad sea baja o media, por la gran duración del período de vida, haya una gran acumulación (con relativamente poca pérdida) de la biomasa del sistema radical. Con respecto a la productividad, esta será discutida más adelante.

Uno de los puntos cruciales de este trabajo es la comparación del patrón de asignación de energía entre poblaciones. En la figura 14 (p. 90 en los Resultados) se muestran los patrones de asignación para las poblaciones de *Astrocarum mexicanum* aquí estudiadas y una versión muy ligeramente modificada (sólo para fines comparativos) del reportado por Piñero (1979) y Piñero, Sarukhán & Alberdi (1982) para las poblaciones de la especie en Los Tuxtlas. ¿Que conclusiones podemos sacar de su comparación?

En primer lugar, ha de establecerse de una vez que, dado los problemas ya discutidos para hacer la descripción del patrón de asignación en una especie de larga vida, no tendrían aquí validez estadística las comparaciones entre poblaciones que pudieran hacerse en términos cuantitativos y que, en lo cualitativo, la información que brindan es más bien modesta. De cualquier modo, luego de la comparación de los mencionados patrones, pueden hacerse las siguientes observaciones.

1. Los patrones parecen más bien similares en lo general, pero se detectan diferencias cuantitativas entre ellos.

2. En todos los casos se describe la repartición de recursos entre el mismo tipo de estructuras y tal asignación sencillamente aumenta o disminuye monótonamente para casi todas las partes de la planta. Es decir, no hay una estructura diferente que aparezca en una de las poblaciones, como ocurre en los estudios en los que se comparan poblaciones de diferentes especies, por ejemplo el de Sarukhán (1976), en el que el patrón de asignación revela la importancia que los estolones o el corcho pueden tener para algunas de ellas en comparación con otras que no presentan estas estructuras. Asimismo, no hay partes de la planta que muestren una conducta tan claramente correlacionadas con algunos cambios del ambiente, tales como los bulbos de perennación y las hojas de *Allium victorialis* ssp. *platyphyllum* (Liliaceae), en las que su importancia en asignación varía con los fuertes cambios estacionales de los bosques deciduos

donde habita (Kawano, 1975).

3. Algunas de las variaciones cuantitativas que ameritarían una mayor exploración para concluir si son o no estadísticamente significativas son: i) el porcentaje del peso seco explicado por las raíces al cual es, en los primeros años del ciclo de vida, mayor para Los Tuxtlas (38 %) que para los sitios SM, UXP y PUY (21 a 26 %), pero no mucho mayor que para el sitio LAC (34 %) y, al final del mismo, solo mayor que en PUY y en LAC y casi igual que en SM y UXP; ii) el presupuesto asignado a hojas en total, el cual es mayor para las poblaciones aquí estudiadas que para la de Los Tuxtlas, y la proporción de los mismos como hojas vivas, que es mayor para los Tuxtlas que para cualquiera de los otros sitios; iii) el esfuerzo reproductivo, que es mayor en Los Tuxtlas (38 %) que en cualquiera de los otros sitios (máximo 29 % en PUY).

4. Algunas de las diferencias entre los patrones aquí presentados, tomados en su conjunto, y el reportado por Piñero (1979) y por Piñero, Sarukhán & Alberdi (1982) parecen reflejar en gran medida algunas diferencias más bien metodológicas. Por ejemplo, la curva que describe la asignación de energía a la producción de estructuras reproductivas es más convexa para todas las poblaciones aquí estudiadas que para la población de Los Tuxtlas. Esto se debe en gran medida a que la función para describir el cambio en la probabilidad de reproducción con la edad en las poblaciones de Los Tuxtlas fue una regresión lineal, mientras que para los sitios de éste estudio se utilizó una regresión logarítmica. Hay ahora más razones para suponer que es una función de este último tipo la que mejor describe la relación mencionada (Piñero & Sarukhán, 1982; Piñero, Martínez-Ramos & Sarukhán, 1984).

En lo general, el tipo de diferencias arriba mencionado parecen deberse, primero a las diferencias en la estimación de las edades y como consecuencia de esto, a la estimación de la biomasa producida hasta un mismo estado vegetativo (por ejemplo, altura del tronco). Infortunadamente estas diferencias no afectan sistemáticamente a cada una de las edades, por lo que las diferencias entre poblaciones no conducen a la sobre o subestimación del porcentaje de la biomasa representada por una determinada parte de la planta sino, más grave, afectan diferencialmente a las diferentes edades representadas en el patrón de asignación.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

En principio, el trabajo de Piñero (1979) y de Piñero, Sarukhán & Alberdi (1982) se basó en una muestra mayor de individuos que las usadas para una sola de las poblaciones aquí estudiadas. Los mismos fueron además cosechados completos, no submuestreados sus partes de entre diferentes individuos. Esto daría mayor confiabilidad a los estudios anteriores sobre el presente. Sin embargo, aunque las manipulaciones matemáticas fueron más sencillas, también en aquellos estudios se requirió la utilización de regresiones para el cálculo indirecto de muchas de las variables necesarias, por lo que las dificultades técnicas arriba discutidas para esta clase de decaimiento deben también considerarse al analizar tales trabajos.

¿Cuál podría ser otra manera de investigar si existe una distribución evolutivamente estratégica de la energía neta en esta especie?. A continuación se muestra una forma hasta cierto punto distinta de abordar el problema.

Dos de los componentes del patrón de asignación de energía mejor estudiados aquí, y además aquellos sobre cuya relación es más factible al presente hacer hipótesis trabajables, son la cantidad de recursos dirigidos hacia la producción de tejidos fotosintéticos y la cantidad destinada a la producción de estructuras reproductivas.

En la **tabla 12** se presenta el presupuesto anual de biomasa correspondiente a los tejidos fotosintéticos y las estructuras reproductivas, así como la fracción del total representado por estas últimas, para las cuatro poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* estudiadas. De la descripción que a continuación sigue sobre los elementos de dicha tabla, puede verse que los **1 1 2** primeros representan los resultados más directos que al respecto pudieron obtenerse en este estudio.

Revisemos las características del tipo de variables y datos presentados en la **tabla 12**. La longitud promedio de la lámina foliar, el peso seco de la lámina foliar correspondiente a la longitud promedio de la misma y la tasa con la que se producen las hojas, son algunos de los factores en los que puede desdoblarse el presupuesto anual destinado a la producción de tejidos fotosintéticos en una determinada población de *Astrocaryum mexicanum*. Del mismo

DISCUSION

modo, el presupuesto anual para la producción de estructuras reproductivas está dado al menos por la probabilidad de reproducción y el peso seco de los frutos producidos en un evento reproductivo.

La longitud promedio de la lámina foliar deriva de una muestra de 15 a 19 individuos adultos por cada población. Aunque los datos no provienen de muestras estrictamente aleatorias, esto posiblemente no invalida el patrón de diferencias estadísticas encontrado. La regresión de la longitud vs el peso seco de la lámina proviene de una muestra ligeramente mayor a la anterior, con hasta un máximo de 6 juveniles (UXP) inicialmente incluidos y que ya no fue posible excluir para el presente análisis. También en este caso, las diferencias estadísticas observadas son seguramente válidas. Finalmente, la tasa de producción de hojas deriva de una muestra aleatoria de 10 de tales datos, correspondientes solo a los adultos de 0.01 a 2.00 m de altura del tronco de cada población.

La probabilidad de reproducción está desglosada en solo dos amplias categorías: adultos de 0.01 a 2.00 m y adultos de 2.01 m de altura del tronco en adelante. La probabilidad de reproducción es igual, como se recordará (p. 61 en los **Materiales y Métodos**), al número de individuos reproductivos, entre el total de individuos de la misma categoría encontrado en las áreas de estudio en 1978. Estos números totales fueron de 25 (LAC) a 55 (SM) y de 7 (LAC) a 38 (UXP), para la primera y la segunda categorías, respectivamente. Para obtener el promedio del peso seco de los frutos por individuo y hacer el análisis de varianzas para la búsqueda de diferencias significativas entre las poblaciones, se tomó una muestra aleatoria de 6 individuos reproductivos de cada población. Lo anterior se hizo debido al número tan desigual de individuos reproductivos encontrados en las áreas de estudio en 1978, de los que provienen los datos (27 UXP, 6 PUY).

Nótese que en lo que se ha denominado presupuesto anual para la producción de tejidos fotosintéticos y estructuras reproductivas nos referimos, en cada caso, solo a la biomasa en la forma de la lámina foliar y de los frutos. No hay, de este modo, nada aparte que deba ser calculado indirectamente. La lámina foliar es seguramente la parte de la hoja más importante involucrada directamente en la fotosíntesis (lo que no implica que no deban ser investigados

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

TABLA 12. Componentes de la cantidad de energía asignada a la producción de tejidos fotosintéticos y a la producción de estructuras reproductivas para los individuos adultos de las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* estudiadas. Las Poblaciones unidas por una línea no son significativamente diferentes al nivel de 0.95, de acuerdo a las pruebas estadísticas citadas.

LONGITUD PROMEDIO DE LA LAMINA DE LA HOJA (CM) (x +/- EE [23])	UXP	SM	PUY	LAC
	116.45	134.74	136.9	153.53
	+/- 7.89	+/- 9.31	+/- 6.27	+/- 7.07

[Análisis de varianza de un factor (Zar, 1974, pp. 133-139) y Prueba de comparación múltiple de Newman-Keuls (Zar, 1974, pp. 151-156)]

PARAMETROS DE LA REGRESION LONGITUD VS PESO SECO DE LA LAMINA FOLIAR	ORDENADA AL ORIGEN (A)	SM	UXP	LAC	PUY
		-11.07	- 6.61	-18.07	-13.44

[Análisis de covarianza (Zar, 1974, pp. 228-235) y Prueba de comparación múltiple de Newman-Keuls] [24]

PENDIENTE (B)	PUY	UXP	LAC	SM
	0.33	0.36	0.40	0.41

[Análisis de covarianza y Prueba de comparación múltiple de Newman-Keuls; valor común para todas las poblaciones: 0.37]

PESO SECO PROMEDIO DE LA LAMINA FOLIAR (GR) SEGUN LA REGRESION PESO = A + B(LONGITUD) [P]	PUY	UXP	LAC	SM
	31.74	35.31	43.40	44.23

114

PRODUCCION INDIVIDUAL PROMEDIO DE HOJAS (HOJAS/(IND AÑO)) [Q]	SM	PUY	LAC	UXP
	1.4	1.9	2.4	2.7

[Prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1974, pp. 139-142) y Prueba de comparación múltiple no paramétrica de Newman-Keuls (Zar, 1974, pp. 156-157)]

[23] EE, error estándar de la muestra.

[24] La razón por la que las poblaciones no siguen el patrón de los valores de las ordenadas al origen, en la dirección ascendente LAC > PUY > SM > UXP, encontrado independiente para cada caso, se debe a que en para la comparación múltiple se calcula un error estándar y una pendiente ponderados para cada par de poblaciones sucesivamente comparadas. De este modo, las poblaciones quedan en un orden distinto al inicialmente observado.

DISCUSION

PROBABILIDAD DE REPRODUCCION [RJ]	ADULTOS DE 0.01 A 2.00 M DE ALTURA DEL TRONCO	PUY 0.11	SM 0.05	UXP 0.08	LAC 0.08
		[Prueba de G (Zar, 1974, pp. 53-54)]			
	ADULTOS DE 2.01 M EN ADELANTE	0.21	0.46	0.63	0.71
		[Prueba de G]			
PESO SECO PROMEDIO DE LOS FRUTOS (GR) [SJ]		LAC 73.55	SM 93.38	PUY 95.32	UXP 121.59
		[Análisis de varianza de un factor]			
PRESUPUESTO ENERGETICO ANUAL DESTINADO A LA LAMINA (GR) FOLIAR [PJ x [Q]		PUY 60.31	SM 61.92	LAC 75.34	UXP 104.16
PRESUPUESTO ENERGETICO ANUAL DESTINADO A FRUTOS (GR) [RJ x [S]	ADULTOS DE 0.01 A 2.00 M DE ALTURA DEL TRONCO	PUY 10.49	SM 4.67	LAC 5.88	UXP 9.73
	ADULTOS DE 2.01 M EN ADELANTE	20.02	42.95	52.22	76.60
FRACCION DE LOS RECURSOS ASIGNADOS A LA PRODUCCION DE FRUTOS [RJ x [S]	ADULTOS DE 0.01 A 2.00 M DE ALTURA DEL TRONCO	PUY 0.15	LAC 0.05	SM 0.07	UXP 0.09
[PJ+[Q]+[RJ]+[S]	ADULTOS DE 2.01 M EN ADELANTE	0.25	0.33	0.41	0.45

los porqué de la fracción de los recursos totales o de las hojas asignados a la producción del rasqui; simplemente se propone que es más operativo separar dos tipos de estructuras cuya asignación de energía puede estar determinada por muy diferentes factores). Los frutos, pese a la objeción válida en lo general de Thomson & Stewart (1981) (p. 22 de la Introducción), si reflejan en buena medida la inversión energética que hace la planta con fines reproductivos. Esto se concluye del hecho de que sea muy bajo el porcentaje de inflorescencias que no se transforman en infrutescencias [6 % (Piñero & Sarukhán, 1982)] y de que el peso seco total en frutos varíe más debido al número de infrutescencias y de frutos por infrutescencia que debido al peso seco promedio de los mismos por infrutescencia. Por supuesto, la inversión energética con fines reproductivos incluye también las demás estructuras reproductivas aparte de los frutos, y ciertamente podrían incluirse. La exclusión se hace en este caso debido a que no contamos con la información detallada al respecto. Sin embargo, aparte de que la inversión en frutos en este caso si es proporcional a la inversión total, parte de la argumentación consiste, nuevamente, en que es necesario desdolar en sus componentes la descripción del presupuesto energético de las diferentes partes o estructuras de la planta y que se deben realizar estas descripciones basados en hipótesis sobre las relaciones entre la asignación diferencial de recursos entre los mismos.

114 Establecido lo anterior, puede verse que en PUY y LAC, en promedio, se producen hojas con una lámina más larga que en UXP, mientras que en SM esta es de tamaño intermedio y no significativamente diferente de la de las otras poblaciones. Sin embargo, si consideramos la cantidad de biomasa de la lámina, dado un valor fijo para su longitud, el patrón cambia. Ahora es SM donde se encuentran las láminas con "más biomasa" mientras que en PUY ocurre lo contrario. Los valores para UXP y LAC no son significativamente diferentes entre sí, ni con respecto a los de SM y PUY [25]. Finalmente, la tasa de producción de hojas es significativamente menor entre SM y las otras poblaciones y entre PUY y el resto. Solo LAC y UXP no son diferentes a este respecto. ¿Puede establecerse fácilmente si existen diferencias estadísticas entre poblaciones para la "característica" tasa de producción de biomasa foliar?

Para el caso de la tasa de producción de biomasa reproductiva, dado que no se encontraron diferencias estadísticas entre la biomasa total en frutos de un individuo reproductivo, ¿se justifica suponer que este sigue el mismo

DISCUSION

patrón encontrado para la probabilidad de reproducción, pese a que los valores para PUY y SM sean numericamente muy semejantes (60.31 y 61.92 sr)?

La fracción de este subtotal de los recursos asignados a la reproducción (es decir, este "esfuerzo reproductivo" relativo solo a la energía asignada a tejidos fotosintéticos y reproductivos) presenta valores que van de un 25 % (PUY) a un 45 % (UXF). Sin embargo, ¿es posible asignar un nivel de significancia a estas diferencias? El énfasis sobre la diversidad de pruebas estadísticas y los patrones de las diferencias entre las poblaciones para una determinada característica, tiene como propósito ilustrar las dificultades para la comparación estadística de una rasgo complejo como el **esfuerzo reproductivo** entre poblaciones. Obviamente que el problema sería mayor de considerar el presupuesto asignado a la producción del tronco y de las raíces, como fué el enfoque del que se partió en este trabajo. Una vez establecido si hay diferencias estadísticas entre poblaciones para el esfuerzo reproductivo, ¿pueden sus valores explicarse en función de un factor del ambiente, considerando que de hecho este está complejamente dado por un conjunto de variables que pueden a su vez estar determinadas de diferente manera y por diversos factores del ambiente?

Resumiendo, el ejercicio presentado con ayuda de la **tabla 12** tiene como propósito mostrar las dificultades tanto conceptuales como estadísticas para el estudio del patrón de asignación de energía. Sin embargo, debe también hacerse explícita su parte constructiva: la proposición de estudiar el patrón de asignación de una manera más operativa; esto es, hacer descripciones más precisas, de características más sencillas y sobre todo bajo un enfoque hipotético deductivo. Sobre este punto volveremos al final de esta discusión.

117

Con respecto a la otra parte de este estudio, es decir, la

[25] La relación entre el peso seco y la longitud de la lámina foliar nos puede indicar si en una población las hojas son más o menos densas que en otras poblaciones. Para lo anterior, se hizo la comparación de los parámetros de la regresión peso seco vs longitud de la lámina foliar entre las poblaciones, y solo resultaron diferencias estadísticas entre las ordenadas al origen. Esto significa que, para todas las longitudes muestreadas (un amplio rango de hojas de adultos), en algunas poblaciones hay mayor biomasa de lámina foliar para una misma longitud de lámina, es decir "láminas más densas". Esta "densidad" puede significar en realidad hojas con folíolos más largos (es decir, láminas más anchas); folíolos más anchos (es decir, una superficie fotosintética realmente mayor); folíolos más gruesos; una verdadera mayor densidad del tejido fotosintético; mayor cantidad de erifitas en las hojas, etc.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

caracterización de los ambientes, nos centraremos sobre algunos aspectos técnicos de los métodos de análisis multivariados.

Uno de los problemas que más frecuentemente aparecen con el uso del Análisis de Componente Principal es la búsqueda del significado de los factores que resultan ser los más importantes en la ordenación de los casos (en este caso los ambientes) analizados. Tal investigación no es realmente fácil ni rutinaria (Chatfield & Collins, 1980, p. 71). Los citados autores sostienen que, de hecho, los principales objetivos del Análisis de Componente Principal son: la identificación de nuevas variables significativas subyacentes al problema; la reducción de su dimensionalidad y, muy relacionado con los anteriores, la eliminación de las variables originales que contribuyen con poca información. Esto quiere decir que la técnica es más bien exploratoria y conduciría solo a una mejor comprensión de la estructura de correlaciones y a generar hipótesis sobre la relación entre las variables, pero no a establecer la causa de un determinado patrón observado. Hay diferentes formas, no obstante, para tratar de conocer la importancia que sobre determinado factor pueden tener algunas de las variables analizadas.

Una de las anteriores formas es la búsqueda de correlaciones entre los valores crudos (no estandarizados) de las variables y los primeros componentes generados a partir de sumar los productos de cada factor de cada una de los primeros **vectores característicos** ('eigenvalues') por el valor crudo de la variable que le corresponde. Esta sería una correlación entre los vectores característicos y las variables crudas, pero estando cada vector característico afectado por los valores crudos de cada una de las variables originales. Los valores críticos del coeficiente de correlación utilizados para considerar significativas las correlaciones fueron 0.878 y 0.754 según se tratara de las variables sinecológicas de las cuatro poblaciones (grados de libertad: 3) o de las variables macroclimáticas de las 6 estaciones meteorológicas (grados de libertad: 5).

Con respecto a los datos sinecológicos, se encuentran los más altos coeficientes de correlación entre los dos primeros factores y la varianza del área basal por árbol (0.9997 y 0.9713, respectivamente) y el área basal por árbol (0.9075 y 0.9808, también respectivamente). Con respecto a los datos

meteorológicos, también los tres primeros factores están altamente correlacionados con las mismas tres variables: la precipitación total anual media (-1.0000, 1.000, -1.000, respectivamente); la constancia de la fracción mensual de días despejados (-0.8803, 0.8808 y -0.8807) y la fracción total de días despejados en ca de 20 años (0.8598, -0.8598 y 0.8590, también respectivamente).

Puede concluirse en este punto que la aplicación de los métodos de análisis multivariados aportó la siguiente información. Por un lado, la aplicación de dos técnicas distintas (Análisis de Conglomerados y Análisis de Componente Principal) ayuda a tener una visión más o menos consistente de las relaciones entre los ambientes estudiados al aportar resultados que puede complementarse (pp. 94-95 y 98-101 en los Resultados). Por otro lado, las correlaciones arriba mencionadas entre los valores crudos de las variables y los componentes principales, nos llevan a la conclusión de que si un análisis más detallado con respecto al ambiente ha de hacerse, este debe centrarse sobre variables relacionadas con la precipitación y la fracción de días despejados y el área basal por árbol y su varianza. Esto no significa que estas variables sean determinantes de las características biológicas que interesa investigar. Más aún, como se verá más adelante, es apenas perceptible una relación entre alguna de estas variables y, por ejemplo, es esfuerzo reproductivo. Simplemente, de las variables analizadas, las mencionadas parecen determinar la mayor cantidad de la variación entre los ambientes de los sitios y pueden estar correlacionados con otras variables tanto o más significativas biológicamente, que sería necesario explorar. Por ejemplo, el área basal árbol puede estar solo correlacionada con la cantidad de biomasa ocusada del ecosistema, o con la distribución en la que esta se da, sin ser per se un factor responsable.

SOBRE EL SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LOS RESULTADOS

¿Cuál es la imagen que sobre la relación entre las características del ambiente y el comportamiento de las poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* estudiadas se desprende luego de considerar los diversos resultados obtenidos en este trabajo? Un bosquejo, aunque no necesariamente el único, es el siguiente.

En principio, los valores tan bajos de producción de hojas por individuo en SM y PUY (pp. 71-74 en los Resultados) harían pensar en estos como sitios de baja productividad en general. Las condiciones macroclimáticas de ambos sitios estarían de acuerdo con esta explicación. Los dos están ubicados a las mayores altitudes (900 y 500 msnm, respectivamente). En SM la temperatura media anual está entre los 18° y 22° C, y en PUY la misma probablemente caerá también por el efecto altitudinal, cerca del extremo inferior del rango reportado para la región en general (24°-26° C). El sitio SM, por encontrarse muy próximo al Golfo de México, recibe un gran aporte de humedad, lo cual se refleja en el intenso régimen de lluvias (próximo a los 5,000 mm anuales), en la elevada fracción de días nublados y la baja fracción de días despejados (0.47 y 0.17 en unos veinte años, respectivamente), así como en la frecuente formación de neblinas. La nubosidad y la alta humedad del ambiente por arriba de la vegetación absorben quizá una fracción relativamente más elevada de radiación solar que en sitios menos húmedos. La anterior es solo una hipótesis, pero es también posible explicar la baja productividad de los sitios elevados (como en el caso de las selvas de montaña) por el bloqueo de la transpiración cuando el aire está saturado y la temperatura de la hoja es igual a la del aire (Leight, 1975). Lo anterior está formalmente explicado por la teoría de Gates [Gates (1968, 1969), citado en Leight (1975)]. El sitio PUY parece menos fácil de tixificar de la misma manera. Por un lado, éste se encuentra a menor altitud, y menos próximo al mar, por lo que la precipitación es menor (menor a 4,000 mm anuales). La fracción de días despejados es de aproximadamente 0.30 en unos veinte años pero, por lo que toca a la fracción de días nublados, los resultados no son tan consistentes, ya que para Fichucalco tenemos el valor más bajo (0.19) y en Teapa el más alto (0.74) de los encontrados [26].

Lo anterior es consistente, como ya se mencionó, con la tasa de **120** producción de hojas pero no es tan claro si lo es también con respecto a la

[26] Podría pensarse que la fracción total de días despejados es complementaria con la de días nublados, y que por lo tanto ambas pueden estar inversamente correlacionadas. También podríamos pensar que una mayor precipitación total anual podría estar correlacionada con una fracción mayor de días nublados y una menor fracción de días despejados. La matriz de correlaciones al respecto es como sigue.

	(1)	(2)
(1) PRECIPITACION TOTAL ANUAL		
(2) FRACCION TOTAL DE DIAS DESPEJADOS	(2) -0.8595	
(3) FRACCION TOTAL DE DIAS NUBLADOS	(3) -0.2473	-0.5713

[27] Estos datos de productividad total son las sumas de la productividad para cada parte de la planta, y las mismas se determinaron como se establece en las pp. 59-62 en los Materiales y Métodos.

productividad total de la especie y mucho menos para la comunidad en su conjunto. En primer lugar, puede apreciarse que existen diferencias entre las poblaciones en cuanto a productividad. Los valores obtenidos a este respecto son de 297.04 (PUY), 360.25 (LAC), 362.29 (SM) y 559.5 (UXP) [gr/(individuo * año)] para un individuo de 6.00 m de altura del tronco [27].

La relación entre el macroclima y la productividad se ajusta también al patrón arriba descrito si consideramos solo el presupuesto de biomasa correspondiente a la producción de hojas y estructuras reproductivas. El factor que altera el patrón es la alta productividad en cuanto raíces en SM. A pesar de que la cosecha de sistemas radicales no pudo hacerse extensivamente para cada población; de que es por lo general poco conocido el desarrollo del mismo en poblaciones naturales; y de los problemas ya discutidos para la comparación entre poblaciones, fué patente que la tasa de producción de raíces y el desarrollo de las mismas fué muy alto para SM y UXP y muy bajo para PUY y LAC. ¿Podría explicarse lo anterior debido a las diferencias de tipo de roca o de suelo?. Las poblaciones de PUY y LAC se encuentran sobre rendzinas, suelos derivados de rocas calizas, mientras que en UXP éstos son rasosoles (también derivados de rocas sedimentarias) y en SM andosoles, derivados de rocas ígneas extrusivas. Se requiere, sin embargo, para una conclusión más precisa en este sentido, de una caracterización más fina de los suelos o de las propiedades de éstos que pudieran ser importantes al respecto, y sobre todo un estudio más completo del desarrollo del sistema radical en cada población.

Por supuesto que sería arbitrario excluir la productividad en raíces con el único propósito de explicar los datos de productividad principalmente en función de los factores que la pueden determinar a nivel geográfico. En respuesta a lo anterior, puede concluirse que solo los sitios PUY y UXP se ajustan claramente al patrón discutido líneas atrás. En contraste con la baja productividad de la población del sitio PUY y de las características macroclimáticas de su ambiente, en UXP la productividad es la más alta de todas; la precipitación es baja (aproximadamente igual a 2,500 mm); la fracción de días despejados alta y la fracción de días nublados baja (0.58 y 0.23 en aproximadamente veinte años, respectivamente). Es claro que esta explicación requiere de la suposición de que, a nivel macroclimático, no es la disponibilidad de agua, sino la radiación solar que alcanza a la vegetación, el factor limitante para la productividad.

PRODUCCION DE HOJAS
[HOJAS / (INDIVIDUO X AÑO)]

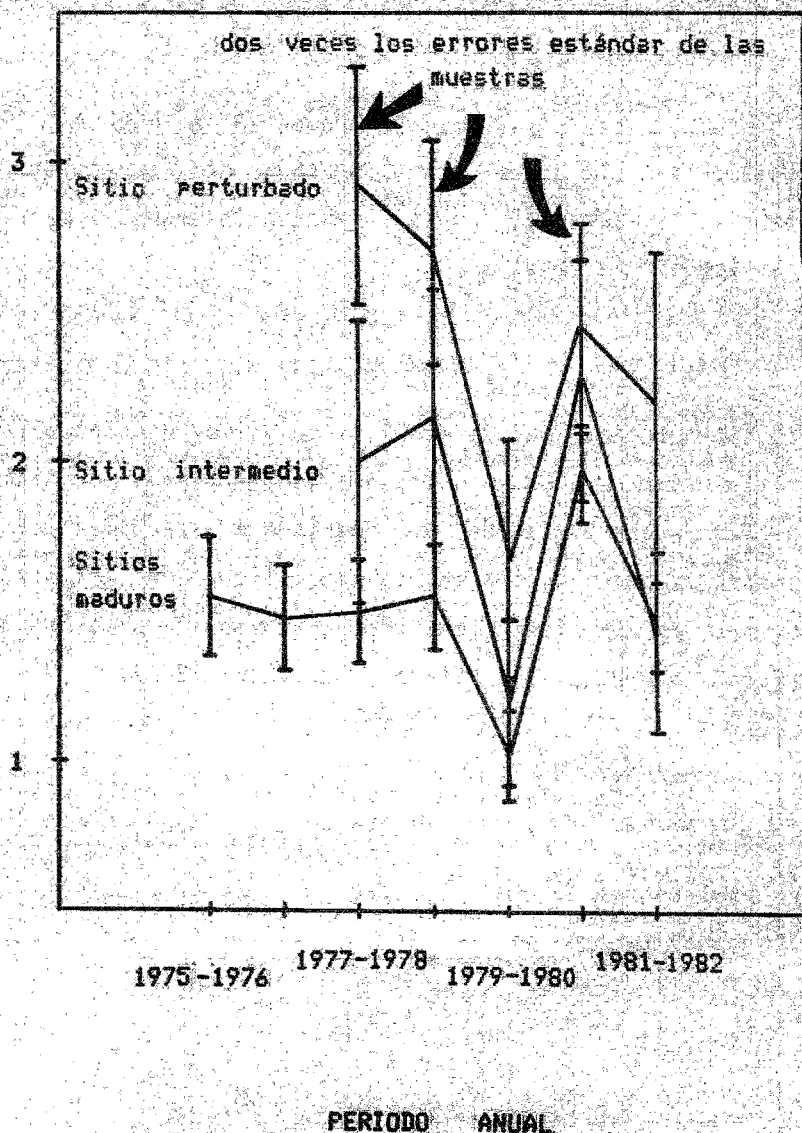


FIGURA 16. Producción de hojas [hojas / (año x individuo)] para los individuos de *Astrocarpum mexicanum* con una altura del tronco mayor de 1.00 m, a través de los años 1977 a 1982, en tres parcelas de 600 m², de diferente edad sucesional, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Datos de Sarukhán, Pifero y Matínez-Ramos.

DISCUSION

todos los sitios sufren una baja significativa en la producción anual de hojas en el periodo 1979-1980, y un ligero incremento en el periodo siguiente. Finalmente, a medida que transcurre el tiempo, las diferencias entre los sitios van disminuyendo. De modo que si consideramos que también a medida que transcurre el tiempo, el dosel se va regenerando gracias a los cambios estructurales que van ocurriendo conforme la sucesión avanza, tenemos suficientes motivos para considerar la apertura del dosel como el factor responsable de los cambios más drásticos en la producción anual de hojas.

La caída de grandes árboles o ramas, debido a los claros que se producen en el dosel, es uno de los factores más importantes a tomar en cuenta en relación al proceso de renovación natural de las selvas (Vandermeer, Stout & Miller, 1974; Richards & Williamson, 1975; Martínez-Ramos, 1980, entre otros). Asimismo, los microambientes que se generan en las diferentes zonas del área de caída del árbol, han sido postulados como factores importantes para el mantenimiento de la alta riqueza de especies por unidad de área en las selvas tropicales (Brandani, Hartshorn, & Orians, sin fecha; Orians, sin fecha).

Como en el caso de *Astrocaryum mexicanum*, una mayor productividad y un sobrerrecrutamiento, parecen ser las formas en las que la apertura del dosel favorece a algunas especies. Vandermeer, Stout & Miller (1974) mostraron, por ejemplo, que había un incremento en la tasa de crecimiento en los estados juveniles de tres palmas umbrófilas en La Selva, Costa Rica (*Welfia seorsii*, *Socratea durissima* e *Iriartea sisantea*), como respuesta a un gradiente de menor a mayor apertura del dosel en el sentido dosel cerrado ("climax") > claro grande maduro (obstruido por el follaje de enredaderas y especies secundarias) > claro pequeño > claro grande reciente (sin obstruir). Por otro lado, Richards & Williamson (1975) encontraron, mediante el uso de cuadrantes anidados, que el mayor afinamiento para las plantas mayores de 60 cm de *Cryosophila suazara* (Palmae) coincidía con el tamaño de los claros formados para la caída de árboles en una selva de *Terminalia* en la Península de Osa, Costa Rica. Sin embargo, este no fue el caso para otras dos especies del interior de la selva: *Neonicholsonia watsonii* (Palmae) y *Carlodovicia palmata* (Cyclanthaceae). Martínez-Ramos (1980) ha presentado datos de tipo estructural y discutido el papel de *Astrocaryum mexicanum* en el proceso de renovación natural de la selva en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Si se visualiza a la selva como un mosaico dinámico de parches en diferente estado de madurez (Hartshorn, 1980; Martínez-Ramos, 1980), puede esperarse que en un determinado punto de la misma, ciertas características, tanto de la vegetación en general como de algunas poblaciones en particular, reflejen los efectos de un evento de perturbación más o menos próximo en el tiempo o en el espacio o, al menos, un relativamente bajo grosor o densidad del dosel, mismo que podría actuar sobre algunas especies de manera semejante a la de un claro.

La densidad de cicatrices foliares y la distribución de edades de las poblaciones, fueron dos características de la especie aquí estudiada, postuladas a indicar la posición de los sitios en un gradiente seral. A diferencia de lo establecido por Sarukhán (1978), en el presente estudio se encontró que el número de cicatrices sobre unidad de longitud de tronco (densidad de cicatrices foliares) no era constante, sino que se incrementaba con la altura del mismo (pp. 74-75 en los Resultados). Si bien la pendiente es relativamente baja, la regresión es significativa para tres de las poblaciones estudiadas. Esto posiblemente no refleja per se diferencias biológicas entre las poblaciones de los Tuxtlas y las aquí estudiadas. Tal vez los primeros también podrían ajustarse significativamente a una ecuación exponencial.

Si bien para PUY y LAC el mejor ajuste de los datos fué a una regresión logarítmica, este es también significativo a una regresión lineal. (Fué quizá incluso un error haber utilizado la función logarítmica, dado que la misma carece de realidad biológica para valores del número de cicatrices en y por abajo de la altura del tronco correspondiente a cero cicatrices foliares). Si los sitios se arreglan en el orden de una menor a mayor área basal sobre árbol, estos irían exactamente en el mismo orden de la pendiente de la regresión. La hipótesis entonces es que la apertura del dosel afecta alguna característica en las palmas más altas, de modo que el número de cicatrices foliares por unidad de longitud aumenta cada vez menos.

Por lo que toca a la distribución de edades, se ha propuesto (Martínez-Ramos, comunicación personal) que en *Astrocaryum mexicanum* un evento de perturbación traería como consecuencia un sobre reclutamiento de plantas que germinaran poco antes (sin morir) o después de la caída de un árbol. Conforme

DISCUSION

avanza el tiempo, esta cohorte sobreabundante quedaria evidenciada como un nodo cada vez más desplazado hacia el extremo derecho de la curva de sobrevivencia, hasta su completa salida de la misma.

En los sitios UXP y PUY, en los que es evidente una mayor "juventud sucesional" (como se supone del menor número de árboles; la menor área basal por árbol y la menor pendiente de la regresión de la densidad de cicatrices foliares vs altura, arriba discutida), es claro una sobreabundancia de categorías intermedias en sus curvas de sobrevivencia.

Se ha utilizado el grado de madurez seral para la caracterización de ambientes en los estudios sobre estrategias de ciclo de vida (p. 26 de la **Introducción**). Notablemente, este supuesto orden sucesional de los sitios en la dirección UXP > PUY > SM > LAC, si corresponde en gran medida con un orden creciente del esfuerzo reproductivo total (al final del ciclo de vida) como fue inicialmente calculado en este trabajo (PUY (29 %); UXP (24 %); SM (23 %); LAC (15 %)). Si las estimaciones del esfuerzo reproductivo son correctas, esto podría explicarse con la hipótesis de que en los sitios con mayor número de árboles y de área basal por árbol, es menor la competencia, no solo por la mayor disponibilidad de luz, sino también porque quizá otros recursos se reparten entre un menor número de árboles, lo que permite una mayor asignación de los recursos a la reproducción. Lo anterior posiblemente también explica tanto la alta producción de hojas (como unidades discretas), así como en cuanto a la mayor inversión en biomasa a la lámina foliar (**tabla 12**) para la población LAC. Porcentualmente, la asignación a tejidos fotosintéticos es muy alta tanto en la descripción del patrón de asignación originalmente presentado (p. 90 en los **Resultados**), como en el posteriormente ensayado (**Tabla 12**). De todo esto, no es concluyente si los patrones observados son una estrategia de variación plástica **127** de la especie o de diferenciación genética entre poblaciones.

SOBRE LA RELACION ENTRE EL TIPO DE DESCRIPCIONES AQUI PRESENTADAS Y LA TEORIA DE ESTRATEGIAS DE CICLO DE VIDA

El propósito último del presente estudio es el de contribuir de alguna manera a la teoría sobre las estrategias de ciclo de vida. La teoría de estrategias de ciclo de vida es a su vez, no solo un campo específico del conocimiento, sino que es quizá también la forma que actualmente asume la teoría de la evolución por medio la selección natural, principalmente desde el punto de vista ecológico.

El paradigma del que se parte, relativamente sencillo, visualiza a las poblaciones de cada especie en continua adaptación al ambiente local. Algunos de los rasgos individuales varían más que otros, tanto dentro de una sola población, como entre poblaciones de la misma especie. Las características que más varían resultan ser, hasta cierto punto, paradójicamente, las rasgos relativamente más simples o poco canalizados, y a la vez los más directamente involucrados en la aptitud de los organismos. Los valores encontrados para las mencionadas características serían los óptimos locales, determinados, en primera instancia, por el efecto resultante de las diferentes variables del ambiente que a este respecto inciden significativamente sobre las poblaciones, y en segundo lugar, dado un valor de las variables del ambiente, por la contribución que cada una de estas características tiene sobre el desempeño reproductivo neto individual y las posibilidades de asociación, a nivel fisiológico, del total de los recursos entre dichas características.

El estudio comparativo de una característica evolutivamente importante, como la fracción de los recursos asignados a la reproducción (esfuerzo reproductivo) entre diferentes poblaciones de una especie, podría resultar en que se encontrara variación significativa o que no se encontrara. Si se encuentra variación, esta podría tener dos causas inmediatas: o bien la característica es muy plástica o bien en cada población se ha fijado un valor promedio de la misma. Analíticamente, el siguiente paso sería establecer si existe correlación entre la variación en la característica del organismo y la variación de la característica ambiental. Aunque no podría de inmediato concluirse que es la variable ambiental la que ajusta el valor de la variable biológica, esto significaría un buen avance en el camino hacia el paradigma

DISCUSION

adaptacionista arriba reseñado.

Si una variable ambiental está correlacionada con una característica de ciclo de vida, la primera puede ser la causa de la variación en la segunda. La relación de causalidad puede ser próxima, en la forma de una respuesta fisiológica de los individuos ante determinados valores de la variable, o bien puede ser última, en la forma de distribuciones variables de las frecuencias alélicas de algún conjunto de genes. Estas dos posibilidades pueden tener alguna relación del tipo de la explicada por la **asimilación genética**, pero es también claro que tienen distinto significado evolutivo.

Los ataques a este paradigma general han venido de varios lados, principalmente de la teoría neutral de la evolución molecular (Kimura, 1980) y de la crítica al gradualismo filético (Eldredse & Gould, 1972), pero también desde dentro del campo estudio de las estrategias de ciclo de vida. Stearns (1977), por ejemplo, ha discutido algunas de las fuentes de ambigüedad en la teoría. Estas consisten de suposiciones que ignoran la complejidad o las sutilezas de, por ejemplo, la **epigenética**, o las restricciones de diseño que pueden impedir a las poblaciones llegar a los óptimos esperados por la teoría. Tal análisis toca el fondo del problema, pero en el estado actual del conocimiento, no es posible prever en qué dirección se modificarían las predicciones si los puntos mencionados se incorporaran a la teoría.

Una hipótesis general acerca de la evolución de las características de ciclo de vida es la teoría de selección r y K . De su reseña en la **Introducción**, debe ser claro que existe alguna diferencia entre la versión que se popularizó en los setentas y su derivación formal en los sesentas por MacArthur (1962) y MacArthur & Wilson (1967). Quizá el principal valor de esta teoría reside en que proporcionó un paradigma adaptacionista relativamente sencillo e intuitivamente atractivo. Sin embargo, su generalidad, su carácter cualitativo y sin duda algunas deficiencias en su propia estructura lógica la hacen hoy obsoleta.

En las primeras versiones de la Teoría (por ejemplo Cody, 1966; Harper, 1967 y MacArthur & Wilson, 1967), la inestabilidad y no la impredecibilidad del clima (es decir, el carácter fluctuante y no la ausencia de

patrón) era la variable invocada a determinar un esfuerzo reproductivo alto. Desde un punto de vista darwiniano, para el caso de una especie anual en un lugar en el que los eventos como las nevadas imponen anualmente una fuerte mortalidad independiente de la densidad, parece razonable suponer que la selección natural favorecerá un esfuerzo reproductivo alto. Más aún, el hábito anual puede considerarse como un resultado evolutivo de tal condición. Sin embargo, puede haber otro tipo de respuestas, dependiendo de la historia evolutiva previa de las especies. Una planta puede, por ejemplo, poseer estructuras de perennación que le permitan sobrevivir al periodo desfavorable y, en tal caso, un esfuerzo reproductivo intenso puede no ser la mejor estrategia para maximizar su aptitud ('fitness').

Tal es el caso de los datos presentados por Kawano (1975) acerca de un grupo de especies selectas de plantas herbáceas perennes de los bosques templados del Japón en los que se muestra que el cociente de la biomasa por arriba del piso sobre la biomasa subterránea ('shoot : underground part ratio') decrece de entre 4 y 2.33 en *Heloniopsis orientalis* (Liliaceae) a entre 0.25 y 0.43 en *Asarum kooyanum* v. *nipponicum* (Aristolochiaceae) como extremos en la tendencia de 'templidad' ('temperateness'), que aumenta en las especies como respuesta al gradiente en estacionalidad que se establece al ir de los bosques cálidos templados que miran hacia el mar del Japón, a los bosques deciduos templados. Así, hasta cierto punto, fuere cual fuere la fracción de la biomasa por encima del suelo dedicada a la reproducción, es evidente que en este caso el esfuerzo reproductivo no puede ser mayor en una especie adaptada a un ambiente más estable porque sencillamente la mayor parte de los recursos están comprometidos en la formación de estructuras de perennación. Esto es contrario a lo esperado por la teoría de selección r y K.

130

Pianka (1970) propuso que la impredecibilidad del clima era también uno de los elementos de la selección r y K, pero no hizo ni la menor mención de cómo podría ser diferente de la inestabilidad como presión de selección. Las diferentes combinaciones entre la estabilidad y la impredecibilidad deberían evaluarse en su papel como determinantes de la estrategia de una especie.

Aún en sistemas sencillos, como un cultivo de *Paramecia*, la teoría de selección r y K muestra ambigüedades. Por ejemplo, si bien Luckinbill (1979)

DISCUSION

pudo falsificar la hipótesis de que la tasa máxima de crecimiento instantáneo (r_{max}) en una población de *Paramecium primaurelia* sometida a fuerte selección r no estaba inversamente correlacionado con la capacidad de carga del ecosistema para la misma (K) en diferentes cepas, sino que, por el contrario, estas estaban positivamente correlacionadas; no es claro que esta variable esté correlacionada con la habilidad competitiva. Por otro lado, si comparamos especies diferentes de ciliados ahora si el patrón se ajusta a la predicción mencionada de que a valores altos r_{max} , por el principio de asignación, se deben encontrar valores bajos de K .

A manera de conclusión, puede decirse que una vez cumplida la función de las teorías tan generales como la de selección r y K , y del enfoque inductivista que proponía las descripciones del patrón de asignación de energía con la finalidad de visualizar comparativamente la estrategia de una especie, en lo futuro debe prevalecer un enfoque más bien deductivo, y las hipótesis deben ser de cobertura más específica, más precisas y cuantitativas. En el ámbito de las teorías de evolución a nivel fenotípico, debe al menos esperarse el desarrollo de estudios enfocados a documentar los mecanismos fisiológicos por los que las predicciones sobre el efecto de los factores ambientales en las características de ciclo de vida hacen sentido. Esto implica también un estudio más detallado de los ambientes. Las teorías más generales, como las desarrolladas a principios de los setentas deben esperar a que verdaderamente se acumule un cuerpo confiable de conocimientos. Stearns (1980) ha mostrado que la fracción de trabajos teóricos sobre estrategias de ciclo de vida de hecho empezó a declinar por 1975, mientras que el total continúa en ascenso.

BIBLIOGRAFIA

ABRAHAMSON, W. G.

1975a Reproduction of *Rubus hispidus* L. in different habitats. *The American Midland Naturalist* 93:471-478.

1975b Reproductive strategies in dewberries. *Ecology* 56:721-726.

1979 Patterns of resource allocation in wildflower populations of fields and woods. *American Journal of Botany* 66:71-79.

ABRAHAMSON, W. G. & H. CASWELL

1982 On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology* 63:982-991.

ABRAHAMSON, W. G. & M. GADGIL

1973 Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *The American Naturalist* 107:651-661.

ABRAHAMSON, W. G. & B. J. HERSHEY

1977 Resource allocation and growth of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) in two habitats. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 104:160-164.

ALVAREZ DEL CASTILLO, C.

1977 Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán de San Martín Tuxtla, Ver., México. *Biótica* 2:3-54.

BRANDANI, A., HARTSHORN, G. S. & G. H. ORIANI

Internal heterogeneity of seas and tropical tree species richness. Manuscrito sin fecha enviado para su publicación. > 48 pp.

BAZZAZ, F. A. & R. W. CARLSON

1979 Photosynthetic contribution of flowers and seeds to reproductive effort of an annual coloniser. *The New Phytologist* 82:223-232.

BEGON M. & M. MORTIMER

1981 *Population ecology*. London: Blackwell Scientific Publications, vii + 200 pp.

BURRET, M.

1934 Die Palmensattens *Astrocaryum* G. F. W. Noyer. *Repertorium specierum novarum resin vegetabilis* 35:114-158.

CALOW, P.

1973 The relationship between fecundity, phenology and longevity: a systems approach. *The American Naturalist* 107:559-574.

CARABIAS LILLO, M. J.

1979 Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálida húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz, Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 68 pp.

CHAVELAS P., J., SORIA R., G. & C. ZAMORA S.

1982 Estudio ecológico-forestal de la colonia agrícola-sanadera "Progreso", municipio de Matías Romero, Oaxaca. *Boletín Técnico del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales (México, D. F.)* No. 77, 35 pp.

BIBLIOGRAFIA

CHATFIELD, C. & J. COLLINS

1980 Introduction to multivariate analysis. London: Chapman and Hall Ltd., x + 246 pp.

CODY, M. L.

1966 A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.

CODY, M. L. & J. M. DIAMOND (edsitores)

1975 *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, xii + 545 pp.

COLE, L. C.

1954 The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29:103-137.

CRTP (CENTRO REGIONAL TROPICAL PUYACATENGO)

1978 *Publicaciones del CRTP: 1 Fisiografía y Geología*. Teapa, Tabasco: 35 pp.1979a *Publicaciones del CRTP: 2 Y 3 Suelos y su génesis*. Teapa, Tabasco: 38 pp.1979b *Publicaciones del CRTP: 4 y 5 Clima*. Teapa, Tabasco: 53 pp.

COLWELL, R. K.

1974 Predictability, constancy, and contingency of periodic phenomena. *Ecology* 55:1148-1153.

DARWIN, C. R.

1964 *On the origin of species*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press (Facsimilar de la primera edición de la obra), [xxviii] + ix + 490 + 25 pp.

DAWKINS, R.

1982 *The extended phenotype*. Oxford: W. H. Freeman and Co., xii + 307.

DINGLE, H. & J. P. HEGMANN

1982 *Evolution and genetics of life histories*. New York: Springer-Verlag, xii + 250 pp.

ELDRIDGE, N. & S. J. GOULD

1972 Punctuated equilibria as alternative to phyletic gradualism, pp. 82-115 in Schopf, T. J. M., ed., *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper, and Co.

FISHER, R. A.

1958 *The genetical theory of natural selection*. Segunda edición revisada. New York: Dover Publications, Inc., xiv + 291 pp.

FITZPATRICK, E. A.

1984 *Suelos. Su formación, clasificación y distribución*. México, D. F.: Compañía Editorial Continental, S. A. de C. V., 430 pp.

FLORES, J. S.

134 1971 *Estudio de la vegetación del Cerro El Viso de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

FRETWELL, S. D.

1975 The impact of Robert MacArthur on Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:1-13.

GADGIL, M. & W. H. BOSSERT

1970 Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist* 104:1-24.

GADGIL, M. & D. T. SOLBRIG

1972 The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *The American Naturalist* 106:14-31.

GAINES, M. S., VOGT, K. J., HAMRICK, J. L. & J. CALDWELL

1974 Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). *The American Naturalist* 108:889-894.

- GARCIA, E.
1973 **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen.** Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México: 246 pp.
- GARCIA PENA, M. DE L.
1975 **Ácidos grasos contenidos en *Astrocayum mexicanum* (Palmaceae).** Tesis profesional. Facultad de Química, Universidad Nacional Autónoma de México: 21 pp.
- GATES, D. M.
1968 **Energy exchange and ecology.** *Bioscience* 18:90-95.
- 1969 **The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 4. Transpiration rates and**
temperaturas of leaves in cool humid environment. *Journal of the Arnold Arboretum of the Harvard University* 50:93-98.
- GIESEL, J. T.
1976 **Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:57-79.
- GOLLEY, F. B.
1960 **Energy dynamics of a food chain of an old-field community.** *Ecological Monographs* 30:187-204.
- 1961 **Energy values of ecological materials.** *Ecology* 42:581-584.
- GOULD, S. J. & R. C. LEWONTIN
1979 **The spandrels of San Marcos and the Panglossian Paradigm: a critique of the adaptationist programme.** *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 205:581-593.
- HARPER, J. L.
1967 **A darwinian approach to plant ecology.** *The Journal of Ecology* 55:247-270
- HARPER, J. L.
1977 **Plant population biology.** London: Academic Press, xxvi + 892 pp.
- HARPER, J. L., LOVELL, P. H. & K. G. MOORE
1970 **The shapes and sizes of seeds.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:327-356.
- HARPER, J. L. & J. OGDEN
1970 **The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L.** *The Journal of Ecology* 58:681-698.
- HICKMAN, J. C.
1975 **Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polypogonum cascadenae* (Polypogonaceae).** *The Journal of Ecology* 63:689-701.
- 1977 **Energy allocation and niche differentiation in four co-existing annual species of *Polypogonum* in western north America.** *The Journal of Ecology* 65:317-326. 135
- KAWANO, S.
1975 **The productive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy in plants.** *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University* 8 (Natural Science):51-86.
- KAWANO, S. & S. HAYASHI
1977 **Plasticity in growth and reproductive energy allocation of *Coix Ma-suen* Roman. Cultivated at varying densities and nitrogen levels.** *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University* 10 (Natural Science): 61-92.
- KAWANO, S. & Y. NAGAI
1975 **The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategies of three *Allium* species in Japan.** *Botanic Magazine, Tokyo* 88:281-318.

BIBLIOGRAFIA

- KIMURA, M.
1979 The neutral theory of molecular evolution. *Scientific American* 241(5):99-129.
- LACK, D.
1954 The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, viii + 343 pp.
- LARCHER, W.
1980 Physiological plant ecology. Segunda edición. Berlin: Springer-Verlag, xvii + 302 pp.
- LAW, R., BRADSHAW, A. D. & P. D. FUTWAIN
1977 Life-history variation in *Poa annua*. *Evolution* 31:233-246.
- LEIGH, E. G. Jr.
1975 Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:167-86.
- LEWONTIN, R. C.
1961 Evolution and the theory of games. *Journal of Theoretical Biology* 1: 382-403.
- LEWONTIN, R. C.
1965 Selection for colonizing ability, pp. 77-94 in Baker, H. G. & G. L. Stebbins, eds., *The genetics of colonizing species*, New York: Academic Press, xv + 588 pp.
- LIRA SAÁDE, R.
1983 Contribución al conocimiento de la flora pteridológica de la sierra de Santa Martha, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- LOPEZ MENDOZA, R.
1980 Tipos de vegetación y su distribución en el estado de Tabasco y norte de Chiapas, Chiapas, Estado de México: Universidad Autónoma de Chiapas, 123 pp.
- LOT HELGUERAS, A.
1976 La estación de biología tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro pp. 31-69 in Gomez-Pompa, A., Del Amo R., S., Vazquez-Yanes, C. & A. Butanda C., eds., *Regeneración de selvas*. México, D. F.: Compañía Editorial Continental, S. A., 676 pp.
- LOVETT DOUST, J.
1978 Strategies of resource allocation and sexuality in umbelliferae with special reference to *Sium olusatrum* L. Tesis Doctoral, School of Plant Biology, University College of North Wales, Bangor, Gwynedd, 176 pp.
- LOVETT DOUST, J.
1980a A comparative study of life history and resource allocation in selected Umbelliferae. *Biological Journal of the Linnean Society* 13:139-154.
- LOVETT DOUST, J.
1980b Experimental manipulation of pattern of resource allocation in the growth cycle and reproduction of *Sium olusatrum*. *Biological Journal of Linnean Society* 13:155-166.
- LUCKINDILL, L. S.
1979 Selection and r/K continuum in experimental populations of protozoa. *The American Naturalist* 113:427-437.
- MACARTHUR, R. H.
1962 Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 48:1893-1897.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON
1967 The theory of island biogeography. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, xi + 203.
- MARQUEZ R., W., GÓMEZ-POMPA, A. & M. VAZQUEZ T.
1981 Estudio botánico y ecológico de la región del Rio Uxpansá, Veracruz. Num. 10. La vegetación y la flora. *Biótica* 6:181-217.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

- MARTINEZ, M.
1979 Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. México D. F.: Fondo de Cultura Económica; 8 sin número + 1220 pp.
- MARTINEZ RAMOS, M.
1980 Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; vii + 181 pp.
- MAYNARD SMITH, J.
1982 Evolution and the theory of games. Cambridge University Press; viii + 224 pp.
- McNAMARA, J. & J. A. QUINN
1977 Resource allocation and reproduction in populations of *Amphicarpum purshii* (Gramineae). *American Journal of Botany* 64:17-23.
- McNAUGHTON, S. J.
1975 r- and K-selection in *Typha*. *The American Naturalist* 109:251-261.
- MENDOZA OCHOA, A. E.
1981 Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo en *Astrocaryum mexicanum*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; 144 pp.
- MEAVE DEL CASTILLO, J. A.
1983 Estructura y composición de la Selva Alta Perennifolia en los alrededores de Bonampak, Chiapas. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; 140 pp.
- MIRMIRANI, M. & G. OSTER
1978 Competition, kin selection and evolutionary stable strategies. *Theoretic Population Biology* 13:304-339.
- MURPHY, G. I.
1968 Pattern in life history and the environment. *The American Naturalist* 102:390-404.
- OGDEN, J.
1974 The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. *The Journal of Ecology* 62:291-324.
- ORELLANA LANZA, R. A. A.
1978 Relaciones clima-vegetación en la región Lacandona, Chiapas. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; 139 pp.
- ORIANI, G. H.
The influence of tree-falls in tropical forests on the tree species richness. Manuscrito sin fecha; enviado para su publicación.
- PAINE, R. T.
1971 The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:145-162.
- PEDROZA VIVANCO, A. L.
1982 La biología floral de *Astrocaryum mexicanum*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; 137
- PIANKA, E.
1970 On r and K selection. *The American Naturalist* 104:592-597.
- PIELOU, E. C.
1977 An introduction to mathematical ecology. New York: John Wiley & Sons. x + 385 pp.
- PINERO, D.
1979 El presupuesto energético y sus consecuencias demográficas en una palma tropical. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; 127 pp.
- PINERO, D. & J. SARUKHAN
1982 Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm: *Astrocaryum mexicanum*. *The Journal of Ecology* 70:473-481.

BIBLIOGRAFIA

- PINERO, D., MARTINEZ-RAMOS, M. & J. SARUKHAN
1984 A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *The Journal of Ecology*. En prensa.
- PINERO, D., J. SARUKHAN & P. ALBERDI
1982 The cost of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *The Journal of Ecology* 70:473-481.
- PINERO, D., J. SARUKHAN & E. GONZALEZ
1977 Estudios demográficos en plantas, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 37:69-118.
- PITELKA, L. F.
1977 Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus Leguminosae*). *Ecology* 58:1055-1065.
- RICHMAN, S.
1958 The transformation of energy by *Daphnia pulex*. *Ecological Monographs* 28:273-291.
- RIOB MACBETH, F.
1952 Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* 4:325-376.
- RZEDOWSKI, J.
1978 *Vegetación de México*. México D. F.: Editorial Limusa, S. A., 432 pp.
- SARUKHAN, J.
1968 Análisis sinecológico de las selvas de *Terminalis amazonis* (basado en un análisis crítico de los estudios de campo de la Comisión de estudios sobre la ecología de las Dioscóreas, I. N. I. F., México). Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura de Chapingo, México, iv + 300 pp.
- SARUKHAN, J.
1976 On the selective pressures and energy allocation in populations of *Ranunculus repens* L., *Ranunculus bulbosus* L. and *Ranunculus acris* L. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63:290-308.
- SARUKHAN, J.
1978 Studies on the demography of tropical trees, pp. 163-184 in Tomlinson, P. R. & M. H. Zimmermann, eds., *Tropical trees as living systems*, Cambridge University Press, xviii + 675 pp.
- SARUKHAN, J., MARTINEZ-RAMOS, M. & D. PINERO
1984 The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences, pp. 83-106 in Dirzo, R. & Sarukhan, eds., *Perspectives in plant population biology*, Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, xviii + 478 pp.
- SCHAFFER, W. M.
1974 Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *The American Naturalist* 108:783-790.
- 138 ---
1983 The application of optimal control theory to the general life history problem. *The American Naturalist* 121:418-431.
- SNELL, T. W. & D. G. BURCH
1975 The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae). *Ecology* 56:742-746.
- SLOBODKIN, L. B.
1964 The strategy of evolution. *American Scientist* 52:342-357.
- SOUSA, M.
1968 Ecología de las leguminosas de los Tuxtlas, Ver. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 39 (Serie Botánica 1):121-160.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

SOTO ESPARZA, M.

- 1976 Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver., pp. 70-110 in Gomez-Pompa, A., Del Amo R., S., Vazquez-Yanes, C. & A. Butanda C., eds., *Resgeneración de selvas*. México, D. F.: Compañía Editorial Continental, S. A., 676 pp.

SPP (SECRETARIA DE PROGRAMACION Y PRESUPUESTO)

- 1981 *Atlas nacional del medio físico*. México D. F. 224 pp.

STANLEY, P. C. & J. A. STEYERMARK

- 1958 *Flora of Guatemala*. *Fieldiana: Botany* 24:206-208.

STEARNS, S. C.

- 1976 Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51:3-47.

- 1977 The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:145-171.

- 1980 A new view of life-history evolution. *Oikos* 35:266-281.

STEENBERGH, W. F. & C. H. LOWE

- 1977 *Ecology of the saguaro; II Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant*. Tucson, Arizona: National Park Service Scientific Monograph Series, xxii + 242 pp.

THOMPSON, K. & A. J. A. STEWARD

- 1981 The measurement and measuring of reproductive effort in plants. *The American Naturalist* 117:205-211.

TOMLINSON, P. B.

- 1962 *Essays on the morphology of palms*. VII. A disression about spines. *Principes* 6:44-52.

VANDERMEER, J. H., STOUT, J. & G. MILLER

- 1974 Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima*, and *Iriartea sisantea* under various conditions in a natural rainforest in Costa Rica. *Principes* 18:148-154.

VENABLE, L. D.

- 1984 Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-histories, pp. 166-187 in Dirzo, R. & J. Sarukhan, eds., *Perspectives in plant population biology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, xviii + 478 pp.

WARD, J. H.

- 1963 Hierarchical groupings to optimise an objective function. *The Journal of American Statistical Association* 58: 236-244.

WILLIAMS, G. C.

- 1966a *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, x + 307 pp.

- 1966b Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100:687-690.

WISHART, D.

- 1978 *Clustan. User Manual*. Program library unit. Edinburgh University, viii + 175 pp.

ZAR, J. H.

- 1974 *Biostatistical analysis*. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall, Inc., xiv + 620 pp.

APENDICES

APENDICE 1. ASPECTOS SOBRE LA TAXONOMIA Y LA NOMENCLATURA DE LA ESPECIE

UBICACION TAXONOMICA

Orden.....Principes Endl.
Familia.....Palmae Juss.
Subfamilia
(a grupo sin rango especificado).....Coccosoidea
Género.....Astrocaryum G. H. W. Meyer
Sección.....Monosynanthus Burret
Subsección.....Agri
Especie.....Astrocaryum mexicanum Liebm.

REFERENCIAS AL NOMBRE, LA DESCRIPCION, LOS TIPOS Y LAS SINONIMIAS [28]

141

- *Astrocaryum mexicanum* Liebm. in Overs. K. Dansk. Selsk. Forhandl. 1845 (1846) 8: 10 nomen, descr. in Mart., Hist. Nat. Palm. III (1833-1850) 323 [tipo de Oaxaca, México]; Burret in Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin! X (1929) 837, in Fedde, Rep. XXXII (1933) 98.
- *Astrocaryum rostratum* Hook. f. in Bot. Mag. (1854) tab. 138.

[28] Información combinada de Burret (1934) y Standley & Steyermark (1958) (De ahí algunas diferencias en cuanto a formato).

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

- *Astrocarum Warscewiczii* Karst. in K. Koch et Fintelm., Wochenschr. I (1858) 277.
- *Astrocarum chichon* Linden nomen illustr. Hort. XXVIII (1881) 15.
- *Bactris Cohune* Wets. Proc. Amer. Acad. XXI (1886) 467 [tipo de Izabel, Guatemala].
- *Astrocarum ayri* Hort. (non Mart.), Warburg, Pflanzenwelt III (1922) 409, Abb. 220 B.
- *Haxopetion mexicanum* (Liebm.) Burret, Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin XII (1934) 156.

NOMBRES REGIONALES DE LA ESPECIE

A lo largo de su distribución geográfica, la especie recibe al menos los siguientes nombres regionales [29].

Acté	lengua iscandona, Chiapas,
Cohune	nesros de habla inglesa en Belize y Honduras
Warree Cohune o Warrie Cohune	
Cowol redondo	
Charaw o Charawa	lengua tzeltal, El Real Chiapas; Simojovel y otros lugares de Chiapas
Chicalito (de Tuxtepec)	Oaxaca
Chichón	Tabasco y Veracruz
Chizi	Veracruz
Chocho	Veracruz
Guiscoval, Gáiscoval o Gáiscoval	Oaxaca y Tabasco
Lancetilla	Honduras y Guatemala
Pichi	
Tzitzum	lengua zoque, San Fernando, Chiapas

[29] Principalmente según Martínez (1979).

APENDICE 2. ESTIMACION DEL PESO SECO DE UNA HOJA ENTERA PROMEDIO A PARTIR DEL PESO SECO DE LA LAMINA FOLIAR DE LA TERCERA HOJA MAS VIEJA

¿En qué medida puede una determinada hoja ser representativa del peso seco promedio de todas las hojas de la copa? Por otro lado, ¿qué proporción guardan el peso seco de la lámina y del raquis de la hoja con respecto al peso total de la misma?

Las anteriores fueron dos preguntas que hubo que responder en el presente estudio debido a que, por un lado, y por razones prácticas, solo se cosechó una hoja de cada individuo muestreado (sobre todo adultos) de cada población y a que, por otro lado, en este caso debido a una decisión errónea, solo se cosechó la lámina de las hojas pero no su raquis.

Para responder a las preguntas hechas se utilizaron algunos datos de Piñero no publicados como tales, obtenidos a partir de una cosecha de hojas de la especie llevada a cabo en 1976 en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlá, Veracruz.

En la figura A2.1. se presenta la relación entre el peso seco promedio de las hojas contra el peso seco de la tercera hoja más vieja para un mismo individuo. Puede notarse que hay una fuerte correlación lineal positiva entre ambas variables ($r = 0.98$; $P < 0.001$). A pesar de que en este caso no tenemos por qué suponer una relación de dependencia entre las dos variables, el cálculo de la regresión correspondiente nos da un criterio sobre qué tanto se aproxima el peso seco de una "tercera" hoja de la población al promedio al peso seco de todas las hojas de la copa. Nótese que la curva que describiría la función idéntica entre las dos variables (línea punteada), cabe perfectamente entre los intervalos de confianza (95 %) de la regresión.

En la figura A2.2. se presenta la relación entre el cociente peso seco del raquis sobre peso seco de la lámina contra el peso seco de la hoja entera. Estos son promedios para todas las hojas de la copa de diferentes individuos, y es notable como los valores del cociente se distribuyen, grosso modo, al rededor de 0.5. Sin embargo, un Analisis de Varianza de un factor

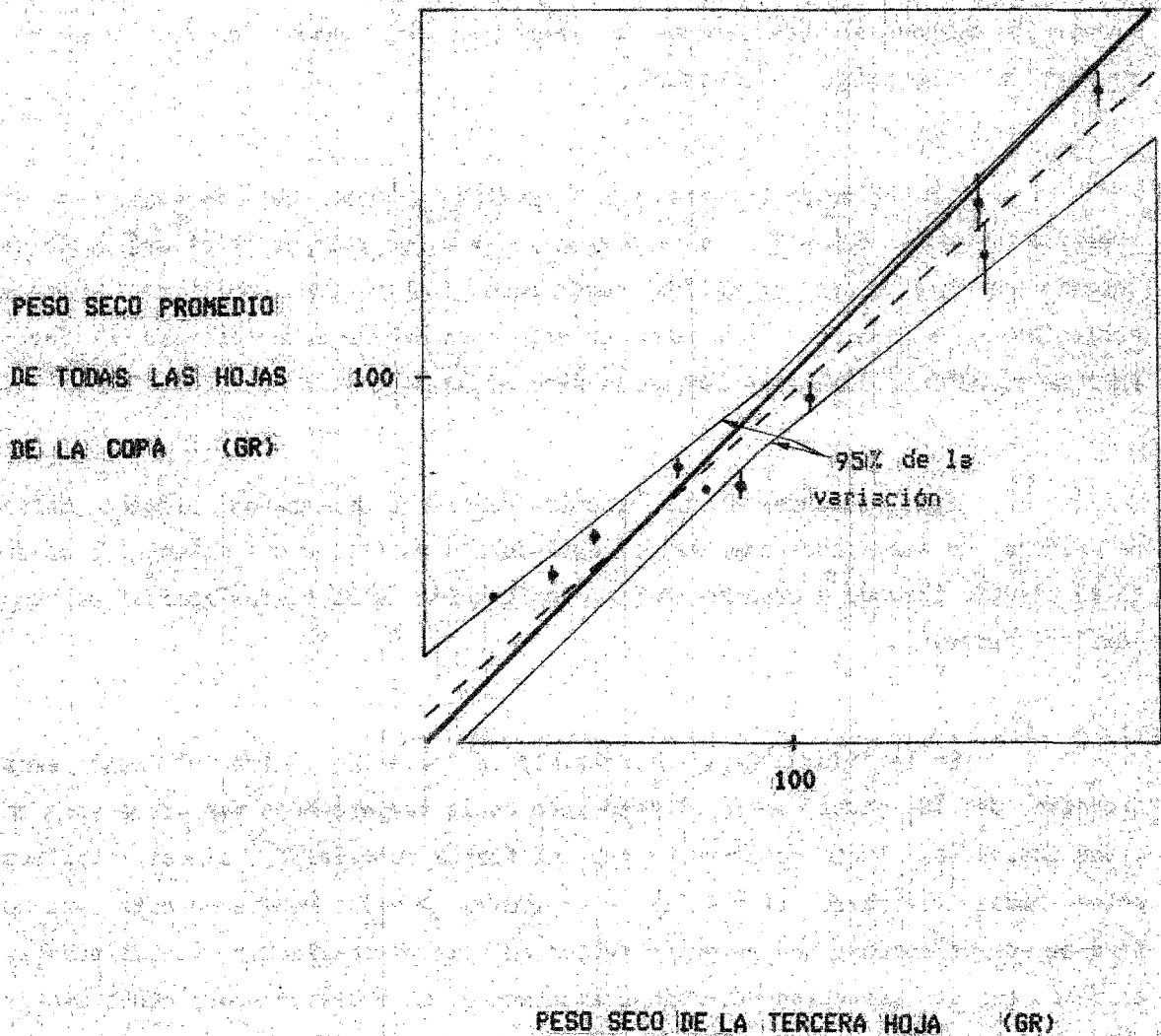
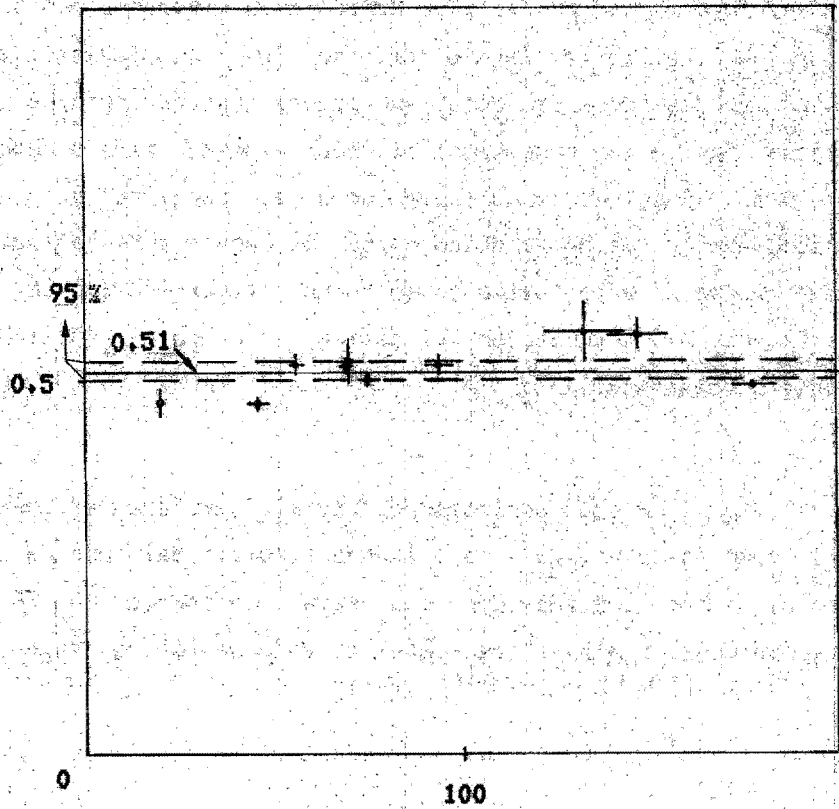


FIGURA A2.1. Relación entre el peso seco promedio de todas las hojas de la copa y el peso seco de la tercera hoja más vieja para diferentes individuos de *Astrocaryum mexicanum* presentes en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. Datos de Piñero no publicados como tales. La línea a trazos es la curva ajustada por mínimos cuadrados, mientras que la gruesa representa la curva de la función que describiría valores idénticos para las dos variables. Las barras arriba y abajo de cada punto son los errores estándar de la muestra.

PESO SECO DEL RAQUIS (GR) /
PESO SECO TOTAL DE LA HOJA (GR)



PESO SECO TOTAL DE LA HOJA (GR)

FIGURA A 2.2. Relación entre el promedio del cociente peso seco del raquis sobre peso seco de la lámina y el promedio del peso seco total de las hojas para diferentes individuos de *Astrocarum mexicanum*, presentes en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. Las barras en los puntos son los errores estándar de las muestras; la línea continua es el promedio para todas las hojas tomadas en conjunto y las líneas punteadas son los intervalos de confianza para dicho promedio.

mostró que existen diferencias estadísticas ($F = 2.753$; $p < 0.0054$) para dicho cociente entre individuos (copas). De aquí, podría considerarse que no es válido siquiera aplicar un mismo cociente a dos individuos diferentes. Sin embargo, es notable que este valor, lo mismo que el peso total de la hoja, es muy constante para un mismo individuo. Y esto, a pesar de que el peso seco del raquis podría ser muy variable debido a la diferente posición de las hojas en la copa e incluso a las diferencias para cortarla o desmenujarla de la palma. Considerados todos las copas analizadas (y puede notarse que estas cubren un rango amplio de peso seco) el valor promedio para el cociente raquis/lámina es de 0.51. Dado que de cualquier modo el cociente para las poblaciones aquí estudiadas es de hecho desconocido, es conveniente trabajar con la suposición de que el raquis y la lámina estén en una proporción 1:1 EN cuanto a peso seco. Esta es una proporción hipotética en principio fácil de memorizar, por si se quiere falsificar.

Puede concluirse que existen suficientes bases para haber estimado el peso seco promedio de una hoja a partir del peso de la lámina de la tercera hoja, primero considerando que ésta representa un 50 % del peso total y seguidamente que este peso total es representativo de una hoja promedio.

APENDICE 3. ESTIMACION DEL PESO SECO REPRODUCTIVO TOTAL
A PARTIR DEL PESO SECO DE LOS FRUTOS MAYORES DE 2 GR

Las inflorescencias de *Astrocaryum mexicanum* constan de una espata, un eje, las raquillas de flores masculinas y las flores femeninas. Poco después de su maduración, las flores masculinas se oxidan y para el tiempo de la fructificación casi ya no se encuentran en la infrutescencia. Aunque en menor grado, también la espata sufre deterioro entre la floración y la fructificación. Por otro lado, la mayor parte de las flores femeninas se desarrollan como frutos, pero algunas quedan como flores en el eje. Finalmente, algunos frutos no se desarrollan y otros resultan ser vanos.

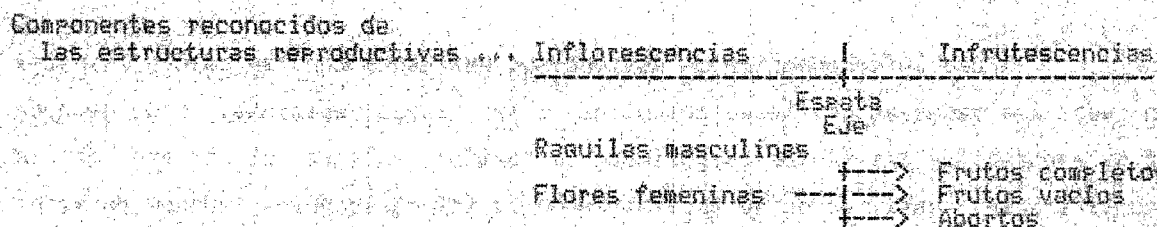
En el presente estudio, solo se visitaron las poblaciones al final de la época de fructificación. Por lo tanto, solo se pudieron cosechar los frutos maduros, los frutos vanos y/o abortados, las flores femeninas posiblemente no fecundadas, los ejes, y las espatas ya muy deterioradas. Un problema que se presentó fue precisamente el de estimar el peso que correspondería a las partes ya no encontradas en las infrutescencias. Ciertamente que sería muy difícil conocer esto de manera directa. Por otro lado, como en este trabajo no se hicieron cosechas de inflorescencias, tampoco se pudieron utilizar relaciones alométricas específicas para cada población en la búsqueda de la información necesaria.

Una solución, si bien no la más satisfactoria, consistió en utilizar las relaciones establecidas para las poblaciones de la especie en la región de Los Tuxtlas, Ver. La información utilizada es la siguiente.

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

Fuente (Pifera: datos no publicados como tales)

Lugar de la cosecha Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas



Fechas de la cosecha Inflorescencias (marzo 3 de 1976)
 Infrutescencias (septiembre 3 de 1976)

Relación entre el peso seco de las raquillas masculinas (sr) (Y) y el número de flores femeninas en el eje de las inflorescencias [20] (X)
 $Y = - 0.10 + X(0.62 \text{ sr/cicatrices})$
 $n = 20$
 $r = 0.74$
 $P < 0.001$

Fración del peso seco del material reproductivo total representado por el peso seco de los frutos

Distribución	13	Val. min. :	0.21
	11	Val. máx. :	0.88
		Tem. mues. :	33
		Promedio :	0.73
		Desv. Est. :	0.14
		Coef. Var. :	19.71 %
		Marcas de clase	
	4	1	0.25
	2 2	2	0.35
1		3	0.45
		4	0.55
		5	0.65
		6	0.75
		7	0.85

148

Por medio de la regresión del peso seco de las raquillas masculinas y el número de flores femeninas fue posible calcular el peso seco de las raquillas masculinas que debieron estar presentes en las infrutescencias cosechadas, en el momento en el que fueron inflorescencias. El peso seco de las raquillas masculinas, más el peso seco de la esata, el eje, los frutos completos, los frutos vacíos y los abortos determinados directamente de las infrutescencias cosechadas, nos da el peso seco del material reproductivo total. El cociente promedio del peso seco de los frutos completos, sobre el peso seco reproductivo total, resultó en 0.73. El factor por el que hay que multiplicar el peso seco de los frutos completos para obter una estimación del peso

reproductivo total es, por lo tanto, el inverso de 0.73, es decir, 1.37.

Como ya se mencionó, en el presente estudio se contaba con el peso seco de los frutos maduros (> 2 ar), los frutos verdes u o abortados, las flores presumiblemente no fecundadas, los ejes y las espigas. Sin embargo, puesto que los frutos maduros son el equivalente de los frutos "completos" de *Piper* se decidió, por simplicidad y dado el estado tan deteriorado de muchas de las espigas, utilizar solo el peso seco de los primeros para estimar la biomasa reproductiva total de la manera como ya se ha descrito. Por supuesto, la precisión de esta estimación depende del grado en el que sean aplicables las relaciones alométricas para las poblaciones de Los Tuxtlas, a las poblaciones de la especie aquí estudiadas.

APENDICE 4. CALCULO DE LA PREDECIBILIDAD, LA CONSTANCIA Y LA CONTINGENCIA DE LAS VARIABLES METEOROLOGICAS DE ACUERDO CON COLWELL (1974)

Sean t las columnas y s los renglones de una tabla de contingencias. En este caso las columnas son las partes del ciclo en los que una variable se va a analizar (meses o estaciones de un año, horas de un día, etc.) y los renglones los estados de la variable (atributos cualitativos o intervalos de valores).

Sea también N_{ij} el número de veces (ciclos) en el que el fenómeno está en el estado i en la porción j del ciclo. Estos valores son las frecuencias de la matriz.

Los totales de las columnas (X_j) son:

$$X_j = \sum_{i=1}^s N_{ij}$$

los de los renglones (Y_i) son:

$$Y_i = \sum_{j=1}^t N_{ij}$$

y el gran total (Z) es

$$Z = \sum_i \sum_j N_{ij} = \sum_j X_j = \sum_i Y_i$$

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

La incerteza con respecto a las partes del ciclo ($H(X)$) es

$$H(X) = - \sum_{j=1}^Z \frac{t_{Xj}}{Z} \ln \frac{t_{Xj}}{Z}$$

la incerteza con respecto a los estados de la variable ($H(Y)$) es

$$H(Y) = - \sum_{i=1}^Z \frac{s_{Yi}}{Z} \ln \frac{s_{Yi}}{Z}$$

y la incerteza con respecto a la interacción de ambos ($H(XY)$) es

$$H(XY) = - \sum_{i=1}^Z \sum_{j=1}^Z \frac{N_{ij}}{Z^2} \ln \frac{N_{ij}}{Z^2}$$

La predicibilidad (P), la constancia (C) y la contingencia (M) son

$$P = 1 - \frac{H(XY) - H(X)}{\ln s}$$

$$C = 1 - \frac{H(Y)}{\ln s}$$

$$M = \frac{H(X) + H(Y) - H(XY)}{\ln s}$$

Para probar que los parámetros anteriores son estadísticamente diferentes que cero, Colwell (1974) nos provee de los estadísticos G propuestos

Por otros autores, los cuales se distribuyen como X^2 . Los valores de G para cada de los parámetros de Colwell es:

$$GM = 2ZCH(X) + H(Y) - H(XY)I;$$

$$GC = 2Zl \ln s - H(Y)I;$$

$$GP = GM + GC.$$

Los grados de libertad correspondientes son:

$$(s - 1)(t - 1); \quad s - 1 \quad \text{y} \quad t(s - 1), \text{ respectivamente.}$$

A manera de ejemplo, se presentan los cálculos para la precipitación de las estaciones Sarabia y Pichucalco (las más contrastantes en cuanto a la contingencia y la constancia), la temperatura máxima de Teapa y Sabanas (las más contrastantes en cuanto a predecibilidad) y el número de días despejados de Coyame y Boca del Cerro (muy contrastantes en cuanto a predecibilidad, constancia y contingencia).

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

ESTACION SARABIA

PRECIPITACION (MM)	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
Cero - 0.9			1	1									2
1.0 - 2.6		1											1
2.7 - 7.3		1		3	1								5
7.4 - 20.0		2	3	3	1								9
20.1 - 54.5	9	8	14	8	4						2	7	52
54.6 - 148.3	8	8	2	4	11	1				3	15	12	64
148.4 - 403.3	1			1	2	13	10	9	10	14	3	1	64
403.4 - 1096.5						5	10	11	9	2			37
1096.6 - 2980.9													
Xj	18	20	20	20	19	19	20	20	19	19	20	20	234 (Z)

Incertezas	Parámetros de Colwell	Contribución de C y M a P	Estadístico G para P, C y M
H(X) = 2.48	P = 0.58		GP = 600.98
H(Y) = 1.44	C = 0.27	C/P = 0.46	GC = 274.44
H(XY) = 3.40	M = 0.32	M/P = 0.54	GM = 324.54

ESTACION PICHUCALCO

154

PRECIPITACION (MM)	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
Cero - 0.9													3
1.0 - 2.6													18
2.7 - 7.3													36
7.4 - 20.0		1	1	1									18
20.1 - 54.5		1	2	5	6	1	1					2	18
54.6 - 148.3	1	2	10	6	6	2	1			1	4	3	36
148.4 - 403.3	14	12	8	7	7	8	11	5	7	5	11	10	103
403.4 - 1096.5	4	2				7	6	14	11	12	3	3	62
1096.6 - 2980.9													
Xj	19	18	19	19	19	18	19	19	18	18	18	18	222 (Z)

Incertezas	Parámetros de Colwell	Contribución de C y M a P	Estadístico G para P, C y M
H(X) = 2.48	P = 0.56		GP = 551.19
H(Y) = 1.27	C = 0.42	C/P = 0.75	GC = 411.96
H(XY) = 3.44	M = 0.14	M/P = 0.25	GM = 139.24

ESTACION TEAPA

TEMP. MAX. (°C) E F M A M J J A S O N D Yi

8.0 - 9.0																
10.0 - 11.0																
12.0 - 13.0																
14.0 - 15.0																
16.0 - 17.0																
18.0 - 19.0																
20.0 - 21.0	2															3
22.0 - 23.0	4	1														8
24.0 - 25.0	1	5	1													12
26.0 - 27.0	6	4	2							1						23
28.0 - 29.0	4	5	5	3						3						36
30.0 - 31.0	2	4	5	4	1					5						45
32.0 - 33.0	1	1	3	4	7	2				2						54
34.0 - 35.0			2	6	3	7	10			7						34
36.0 - 37.0			1	2	6	4	5			6						19
38.0 - 39.0					2		1			1						2
40.0 - 41.0																
42.0 - 43.0																
44.0 - 45.0																
46.0 - 47.0																

XJ 20 20 19 19 19 20 20 20 20 19 20 20 236 (Z)

Incertezas	Parametros de Colwell	Contribución de C y M a R	Estadístico G para P, C y M
H(X) = 2.48	P = 0.49		GP = 691.32
H(Y) = 2.01	C = 0.33	C/P = 0.67	GC = 464.67
H(XY) = 4.02	M = 0.16	M/P = 0.33	GM = 226.66

LA ESTRATEGIA DE ASIGNACION DE A. MEXICANUM

ESTACION SABANAS

TEMP. MAX. (°C)	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
8.0 - 9.0													
10.0 - 11.0													
12.0 - 13.0													
14.0 - 15.0													
16.0 - 17.0													
18.0 - 19.0													
20.0 - 21.0													
22.0 - 23.0													
24.0 - 25.0	1											1	2
26.0 - 27.0	13	6										3	31
28.0 - 29.0	6	12	4							5	11	10	48
30.0 - 31.0		1	7	1				1	5	12	5		32
32.0 - 33.0		1	8	12	2	14	17	15	15	3			87
34.0 - 35.0			1	7	16	6	3	4					37
36.0 - 37.0					1								1
38.0 - 39.0													
40.0 - 41.0													
42.0 - 43.0													
44.0 - 45.0													
46.0 - 47.0													
Xj	20	20	20	20	19	20	20	20	20	20	19	20	238 (Z)

Incertezas	Parámetros de Colwell	Contribución de C y M a P	Estadístico G para P, C y M
H(X) = 2.48	P = 0.74		GP = 1054.56
H(Y) = 1.59	C = 0.47	C/P = 0.64	GC = 674.57
H(XY) = 3.27	M = 0.27	M/P = 0.36	GM = 379.99

APENDICES

ESTACION COYAME

DIAS DESPEJADOS	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
0 - 7	19	17	8	3	6	15	20	19	19	18	19	19	182
8 - 15		1	7	9	6	5		1	1	1	1	1	33
16 - 23		2	5	7	7					1			22
24 - 31				1	1								2
Xj	19	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	239 (Z)

Incertezas	Parámetros de Colwell	Contribución de C y M a P	Estadístico G para P, C y M
H(X) = 2.48	P = 0.65		GP = 432.64
H(Y) = 0.74	C = 0.47	C/P = 0.71	GC = 308.71
H(XY) = 2.97	M = 0.19	M/P = 0.29	GM = 123.93

ESTACION BOCA DEL CERRO

DIAS DESPEJADOS	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Yi
0 - 7	14	9				2	4	7	10	13	12	13	84
8 - 15	6	10	7	2	1	10	9	6	8	6	6	7	78
16 - 23		1	12	11	10	7	7	5	2	1	1		57
24 - 31			1	7	9	1		2					20
Xj	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	19	20	239 (Z)

Incertezas	Parámetros de Colwell	Contribución de C y M a P	Estadístico G para P, C y M
H(X) = 2.48	P = 0.36		GP = 235.80
H(Y) = 1.28	C = 0.07	C/P = 0.21	GC = 49.66
H(XY) = 3.38	M = 0.28	M/P = 0.79	GM = 186.14