

00361

14

2ej

RECEIVED
BIBLIOTECA DE LA UNAM
MEXICO, D.F.
1987

DEMOGRAFIA Y DINAMICA POBLACIONAL DE Chamaedorea
tepejilote Liebm. (Palmae) EN LA SELVA DE LOS
TUXTLAS, VERACRUZ (México).

OYAMA NAKAGAWA ALBERTO KEN.

Tesis de Maestría

FACULTAD DE CIENCIAS (Biología)

U. N. A. M.

Agosto de 1987.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

PRESENTACION.

En este trabajo se presenta un estudio ecológico a nivel poblacional de la palma Chamaedorea tepalilote que se ha venido desarrollando en los últimos 5 años en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas en el estado de Veracruz.

La estructura poblacional, la ubicación de la especie en algunas localidades y su interacción con un herbívoro específico han sido previamente reportados. En este estudio se presentan diversos aspectos que en forma general contemplan la dinámica poblacional, desde sus aspectos primarios como las tasas de sobrevivencia y mortalidad hasta la aplicación de algunos modelos que se han sugerido en la literatura sobre estructura estable de edades y tasas finitas de incremento.

El estudio de la ecología de especies tropicales todavía es muy limitada a nivel mundial. La mayoría de los estudios se centran en aspectos particulares del ciclo de vida de una especie y son pocos los que han realizado estudios más completos. En particular los estudios demográficos de especies tropicales se pueden contar fácilmente y afortunadamente uno de los mejores trabajos se viene realizando en la selva de Los Tuxtlas bajo la dirección del Dr. J. Sarukhán. El estudio sobre Astrocaryum mexicanum es indudablemente el más completo y ha servido como modelo de investigación.

Por otra parte, el estudio de las palmas del género Chamaedorea se vuelven cada vez más necesarios para su manejo y conservación ya que la utilización y explotación comercial de esta palma ha ocasionado su desaparición en algunas localidades.

Por esta razón, en el último capítulo de esta tesis se presentan algunas ideas preliminares sobre las posibles formas de manejo de esta palma y algunas sugerencias de las líneas de investigación que serían necesarias para la conservación y manejo de este grupo de palmas. Indudablemente es necesario reconocer que el adecuado manejo y la conservación racional de los recursos naturales no se resuelve meramente por el hecho de que se haga investigación sobre estos; factores sociales, económicos y políticos son elementos que hay que entender cabalmente para poder plantear alternativas reales para frenar, en principio la destrucción de los recursos naturales, y desarrollar simultáneamente planes de manejo y conservación.

INDICE.

SECCION I. INTRODUCCION.

Capitulo 1. Introducción1
Capitulo 2. Sitio de estudio15
Capitulo 3. Estructura y sobrevivencia30

SECCION II. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA REGULACION DE LAS POBLACIONES.

Capitulo 4. Depredación de semillas57
Capitulo 5. Defoliación artificial77

SECCION III. CRECIMIENTO Y REPRODUCCION.

Capitulo 6. Crecimiento96
Capitulo 7. Reproducción128

SECCION IV. PATRONES DE ASIGNACION DE RECURSOS, COSTO REPRODUCTIVO Y MODELO DE DINAMICA POBLACIONAL.

Capitulo 8. Patrones de asignación de recursos, esfuerzo reproductivo y costos reproductivos.....162
Capitulo 9. Modelo de flujo numérico y análisis de sensibilidad191

CAPITULO 1. INTRODUCCION.

INTRODUCCION.

1. Importancia de la palma Camedor.

El interés por la conservación y manejo de los recursos naturales es un tema de indudable actualidad y las problemáticas asociadas a este hacen imprescindible tomar medidas racionales y dar soluciones adecuadas. En este contexto, la utilización y explotación de los recursos de los trópicos es aún más urgente. Recientemente se ha hablado mucho sobre una palma típica de los trópicos que recibe el nombre común de palma "camedor" y que existen más de 30 especies en México. La importancia de esta planta se debe no solo a algún interés biológico por conocer su taxonomía, ecología o incluso su evolución sino, también en la explotación comercial que se hace de esta planta. A pesar de que ha sido utilizada comercialmente desde hace más de 40 años, apenas hace unos años se ha logrado desentrañar la maquinaria que existe detrás de este negocio millonario, que por cierto se encuentra en manos de monopolios estadounidenses.

Los aspectos sociales, económicos y políticos que giran alrededor de la explotación de esta planta han sido documentados por González-Pacheco (en prensa). Algunos datos que muestran la situación de la palma camedor son los siguientes.

Se estima que aproximadamente se recolectan un millón de hojas diarios en diez estados de la República Mexicana, así como más de 200 kilos diarios de semillas (en la época reproductiva que comprende aproximadamente 4 meses del año). Se piensa que esto se viene realizando desde hace más de 40 años, siendo México el principal proveedor de esta palma. Dos monopolios son los que controlan la explotación y comercialización de la palma camedor,

la "Jewel Foliage Co." y la "Continental Wholesale Florists". Estas poseen una red de bodegas, camiones, etc. en México, así como con la autorización (lease solapamiento) de las autoridades y funcionarios gubernamentales que permiten que este producto se lleve directamente y sin ningún contratiempo a los Estados Unidos. Para darnos una idea de lo que representa este negocio, se calcula que se obtienen ventas anuales hasta por 4 mil millones de dólares (González-Pacheco, en prensa). Inmediatamente la pregunta que se nos ocurre es ¿qué tipo de beneficios se obtienen en nuestro país considerando que somos los principales proveedores?. Y la respuesta desgraciadamente es que prácticamente les estamos regalando este recurso.

Las especies de Chamaedorea que son explotadas para obtener su follaje son: C. elegans, C. seifretzii, C. neurochlamys, C. ernesti-augustii, C. radicalis, C. oblongata y C. tepejilote (aparentemente también C. humiles y C. concolor). Para las semillas se mencionan cerca de 14 especies aunque la más importante es C. elegans (González-Pacheco, en prensa).

Esta explotación irracional que se hace de la palma camedor ha ocasionado que en algunas localidades prácticamente haya desaparecido. Incluso instalaciones de estos monopolios han tenido que ser trasladados a otras regiones, como es el caso de las que se encontraban en la zona de Los Tuxtlas en Veracruz.

De la misma manera se han plantado cultivos para explotar de manera intensiva esta palma. En algunas ocasiones, y no nos atrevemos a decir que en todos los casos por la falta de la información directa, se han realizado estos cultivos talando

grandes extensiones de selva primaria. Simultáneamente estos cultivos se realizan extrayendo las semillas o incluso trasplantando individuos adultos de zonas naturales donde existen especies de esta palma originando con esto una explotación irracional en estas localidades, incluso llegando a exterminarlas. Para ilustrar esto se encuentra el caso de la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz en donde saquearon 55 mil plantas adultas de la Sierra de Santa Marta para plantarlas en otra zona denominada "El Bastonal" en otra localidad de la misma sierra (González-Pacheco, en prensa).

La destrucción de nuestros recursos naturales, la explotación irracional de los mismos y el saqueo que ha sufrido el país por parte de monopolios extranjeros es desde hace siglos parte integrante de nuestra historia. Desgraciadamente, en los momentos actuales a pesar de que el Estado Mexicano aparentemente está interesado en la racionalidad en el uso de los recursos naturales no deja de tener una política entreguista y de explotación de los sectores más empobrecidos de nuestra población, avalando y seguramente siendo cómplice de este saqueo del que somos objeto.

Esta situación, como la de cualquier recurso natural y no natural, está sometida a las leyes de la oferta y la demanda tratando siempre de obtener la máxima ganancia posible, pero ganancias para los grandes capitalistas y miseria para el pueblo en general. Esto se refleja claramente en el proceso de destrucción de los recursos naturales, por ejemplo, la destrucción de las selvas se viene realizando por ganaderos quienes tratan de implantar grandes extensiones de pastizales o

compañías madereras que talan bosques o entresacan madera con tal de obtener las máximas ganancias.

En estas condiciones el futuro de la palma camedor es poco alentador y por el contrario como ha ocurrido con numerosas especies de nuestro país está destinada a herbarios y museos, o en el mejor de los casos restringido a reservas y parques nacionales, y lo peor de todo sin ningún beneficio real para la población.

Recientemente se estableció un plan de protección y aprovechamiento de la palma camedor y de la fauna silvestre, dentro de un programa general de protección de la Selva Lacandona firmada por la Subsecretaría de Ecología y Desarrollo Urbano y el gobierno del estado de Chiapas (ver La Jornada, 16 de oct. de 1986). Este tipo de medidas de alguna manera podrán restringir la explotación irracional que se hace de esta palma, pero indudablemente está lejos de ser una solución real al problema del saqueo de la palma camedor.

2. Usos de la palma Chamaedorea y su situación actual.

La increíble explotación de la que es objeto la palma camedor nos haría pensar que su utilidad recaería en un uso industrial muy importante. Sin embargo, en los pocos estudios que existen sobre esta palma indican que su uso restringe al comercio del follaje y plantas adultas para ornato. Arreglos florales, elaboración de coronas y canastas, adornos para iglesias son el uso que se les ha dado a la mayoría de las especies de Chamaedorea (por ejemplo, C. concolor, C. elatior, C. elegans, C. ernesti-augusti, C. metallica, etc.). En menor medida las yemas foliares y las inflorescencias tiernas de algunas especies son consumidas como alimento (por ejemplo, C. oreophila, C. tepexilote) (Standley & Steyermark, 1953; Aguilar-Amar, 1986).

Existen pocos estudios sobre la biología de las especies de Chamaedorea a pesar de su importancia económica. Algunos que existen en literatura son: estudios sobre asignación de recursos en C. ernesti-augusti en la zona de Los Tuxtlas, Veracruz (Bullock, 198); sobre estructura poblacional y herbivoría de C. tepexilote también en la zona de Los Tuxtlas (Oyama, 1984); estudios experimentales para inhibir el crecimiento y la floración con fines estéticos en C. seifrizii (Broschat & Donselman, 1986).

De esta manera es indudable e imprescindible la necesidad de realizar estudios biológicos de diversa naturaleza para conocer con mayor detalle la biología de esta especie con la intención de proponer formas de manejo racionales para la explotación de

esta planta.

En términos generales, el estudio de las palmas como sistemas tipo ha resultado muy satisfactorio. Las bondades metodológicas que ofrecen estos sistemas de estudio son varios. Por ejemplo, para el estudio demográfico de una especie vegetal es importante conocer la relación que existe entre la altura de los individuos y su edad real. Las palmas por su forma de crecimiento son fáciles de "datar" por las cicatrices dejadas por la caída de las hojas. La altura que alcanzan en muchas ocasiones no son muy altas lo que permite la cuantificación de varios parámetros (altura, número de inflorescencias, de frutos, de hojas, etc) con relativa facilidad, así como sus interacciones biológicas.

Algunos de los trabajos que ilustran la diversidad de estudios que se han realizado sobre palmas son los siguientes: sobre aspectos demográficos (Bullock, 1980; Piffero & Sarukhán, 1982a, 1982b; Piffero et al., 1982, 1984; De Steven, 1986), ecofisiológicos y biomecánicos (Chazdon, 1986a,b), de defoliación artificial (Mendoza, 1981; Mendoza et al., 1987), sobre asignación de recursos (Bullock, 1984; Vite, 1985), sobre arquitectura (Hogan, 1986; Rich, 1986), sobre depredación y dispersión de semillas (Bradford & Smith, 1977; Wright, 1983), sobre herbivoría (Oyama, 1984), polinización (Búrquez et al., en prensa).

3. Descripción del grupo.

El orden de las palmas, Principes (Arecales) es un grupo natural que dentro de las Monocotiledóneas se considera de los más ancestrales y abundantes (Moore, 1973). Se reconocen 15 grupos de palmas que aparentemente conforman 5 líneas principales por donde han evolucionado este grupo de plantas. Estos grupos son:

- | | |
|-----------------------|-------------------------------|
| Línea Coryphoide: | I. Grupo Coryphoide. |
| | II. Grupo Phoenicoide. |
| | III. Grupo Borassoide. |
| Línea Lepidocaryoide: | IV. Grupo Lepidocarioide. |
| Línea Nypoide: | V. Grupo Nypoide. |
| Línea Caryotoide: | VI. Grupo Caryotoide. |
| Línea Arecoide: | VII. Grupo Pseudophoenicoide. |
| | VIII. Grupo Ceroxyloide. |
| | IX. Grupo Chamaedoreoide. |
| | X. Grupo Iriarteoide. |
| | XI. Grupo Podococcoide. |
| | XII. Grupo Geonomoide. |
| | XIII. Grupo Cocosoidé. |
| | XIV. Grupo Arecoide. |
| | XV. Grupo Phytelphantoide. |

El grupo que nos interesa particularmente para el desarrollo de este trabajo es el grupo de los Chamaedoreoide del que se han reportado 146 especies para todo el mundo y 141 para el Continente Americano, siendo el grupo más diverso después del grupo de los Cocosoidé que presenta 580 especies para América

(Moore, 1973).

Las palmas Chamaedoreoides, tanto monoicas como dioicas, parecen presentar un punto final en una serie evolutiva que comienza con Pseudophenix (del grupo de los Pseudophoenocoides) y que continúa con el grupo Ceroxyloides. Las inflorescencias están simplificadas; las flores son mas bien dimorficas aunque pequeñas y no son fáciles de diferenciar superficialmente. En los géneros que son monoicos las inflorescencias están unidas en líneas de varias flores estaminadas (raramente pocas) y generalmente una flor pistilada en la parte basal. El fruto es generalmente rojo o negro brillante sobre un eje rojo o naranja que está aparentemente adaptado a la dispersión por aves. El mesocarpo es carnoso pero lleno de cristales irritantes como los que se encuentran en los frutos del grupo de los Ceroxyloides. Los complementos cromosómicos son $n=16$, 14 ó 13 (Moore, 1973).

Seis géneros de este grupo se encuentran restringidos en su distribución al Nuevo Mundo con la excepción del género Hyophorbe en las Islas Mascarene al Este de la Isla de Madagascar en Africa. Esta distribución es muy similar a la del grupo Ceroxyloides. Dos géneros están restringidos a las colinas secas, calizas en Cuba y Puerto Rico, o en las regiones con suelos calizos de la zona del Petén en Guatemala y Belice extendiéndose a México. Los géneros restantes generalmente se encuentran en bosques húmedos o nubosos a lo largo de la costa oriental de los Andes en la Cuenca Alta del Amazonas, y a lo largo de las pendientes septentrional y occidental desde el Ecuador a Venezuela y hasta el Norte de México, donde Chamaedorea radicalis se encuentra asociada con cultivos secos en suelos calizos

(desde Hidalgo hasta Tamaulipas). Otra especie septentrional, C. pochutlensis está asociada con bosques de pino-encino en el Occidente de México (Moore, 1973).

El género Chamaedorea.

El género Chamaedorea, endémico de América y con aproximadamente 133 especies, se encuentra distribuido desde el Sur de San Luis Potosí y Tamaulipas en México hasta Perú y Brasil. En Guatemala se han reportado 34 especies, en México 33, en Panamá 19 y en Costa Rica 16. En México los estados que alcanzan un mayor porcentaje de especies son: Chiapas con 15 especies, Veracruz con 15 y Oaxaca con 9 especies (Aguilar-Amar, 1986).

Dentro del grupo de los Chamedoreoides se considera que el género Chamaedorea es el "más evolucionado" y su centro de diversidad y especialización se considera que se encuentra en México y América Central, con grupos aparentemente menos especializados en América del Sur (Moore, 1973).

Descripción del grupo.

Son plantas herbáceas o arbustivas, dioicas, perennes, inermes, erectas y en ocasiones subtrepadoras, escandentes o procumbentes; estipe solitario, algunas veces rizomatoso; raíz generalmente fulcrante. Hojas simples y bifidas en el ápice o paripinnadas; foliolos alternos y opuestos, rara vez en grupos, especiolulados, margen entero; nervios paralelos. Inflorescencia infrafoliar o interfoliar, de color naranja cuando el fruto es maduro; pedúnculo llevando 3 ó más brácteas envolventes, membranosas o coriáceas, generalmente caedizas; flores

imperfectas, sésiles, aparentemente no sumergidas en el raquis o raquillas, de perianto biseriado; flores estaminadas con cáliz anular o cupular, de sépalos connados basalmente o imbricados; corola algunas veces estipitada, de pétalos gamófilos o separados, con ápice libre o unido; estambres 6, generalmente incluidos, epipétalos, los filamentos separados o connados, anteras dorsifijas, ditecas, con dehiscencia lateral y longitudinal; pistilodio columnar, con ápice expandido, truncado, atenuado o lobulado; flores pistiladas con cáliz semejante al de las flores estaminadas; corola con pétalos gamófilos, separados o imbricados; gineceo sincárpico (3 carpelos), estilo, ovario súpero, 3 lóculos, estigmas sésiles, persistentes en el fruto, óvulos solitarios axilares; estaminodios presentes o ausentes. Fruto una pseudodrupa; semilla sencilla con endospermo albuminoso, sólido, cartilaginoso a óseo, no ruminado, el embrión rudimentario de lateral a poco basal (Aguilar-Amar, 1986).

Comúnmente este grupo de palmas reciben los nombres de "palmilla", "paluda", "caracolillo", "ancho", "chapana", "shate", "tepejilote", "tepejilotillo", etc. (Aguilar-Amar, 1986; González-Pacheco, 1986).

Chamaedorea tepejilote Liebm. ex Mart.

Plantas arbustivas de 1.50 a 6.0 metros de altura; estipe solitario, erecto, de 1.3 a 6 cm de diámetro, con nudos prominentes y gruesos, los entrenudos de 2 a 9 cm de longitud; raíz muy fulcrante. Hojas 3 a 7, alternipinnado-suopositipinnadas; vaina de 38 a 39.3 cm de longitud; peciolo de 17 a 30 cm de longitud, con la cara superior poco acanalada en su base y la cara inferior recorrida por una costilla amarilla

pálida, gruesa, redonda, con inicio desde la porción superior de la vaina y prolongada hasta el raquis; el raquis de 66.7 a 98 cm de longitud, con una quilla prominente en la cara superior; foliolos 13-20, sobre cada lado del raquis, alternos, poco subopuestos, a intervalos de 2 a 7 cm, verde lustrosos, estrechamente oblongo-lanceolados a ampliamente linear-lanceolados, sigmoides, de 30 a 50 cm de longitud, de 3.3 a 8 cm de ancho, el margen entero, el ápice largo acuminado, oblicuo; nervadura con 5 nervios primarios más notables y sobresalientes en el envés, nervios secundarios 4-6, intercalados, que en ocasiones se confunden con los primarios, nervios terciarios débiles. Inflorescencias interfoliarias, de 1 a 3 sobre una planta, ramificadas a poco paniculadas, de 26 a 50 cm de longitud, con 4-5 brácteas, gruesas, algo fibrosas, las inferiores truncadas y la superior más grande, de hasta 21.5 cm de longitud, acapuchada; pedúnculo de 10.5 a 20 cm de longitud; raquis de 1 a 37 cm de longitud; raquillas de 3 a 32. las estaminadas flexuosas, las pistiladas extendidas hasta de 21 cm de longitud, a veces costilladas; flores estaminadas hasta de 260 sobre una raquilla, espiraladas, muy densas, en cavidades elíptico-hexagonales, poco profundas de 2.5 a 3 mm de diámetro, aromáticas; caliz anular, los sépalos connados en la base y arriba superficialmente 3-lobulados, cada lóbulo con margen anguloso, verde claros, de 0.5 a 0.75 mm de altura, de 2 a 3.5 mm de ancho, membranosos, enervados; corola con pétalos valvados, distintos, escasamente, deltados, amarillos, de 2 a 2.5 mm de altura, de 2.5 a 3.5 mm de ancho, poco carnosos, gruesos,

principalmente en el ápice, con los ápices angulosos y en ocasiones recurvados, poco nervados por dentro; estambres escasamente exertos, epipétalos, los filamentos poco connados en la base, verdes, de 1.25 a 1.5 mm de largo, las anteras amarillas, de 0.5 a 0.75 mm de largo, escasamente elipsoides, las tecas con los ápices unidos, las bases muy abiertas; pistilodio con el ápice 3-lobulado, más corto que los estambres, de 0.75 a 1.25 mm de largo; flores pistiladas hasta 90 sobre una raquilla, espiraladas, poco densas, en cavidades elíptico-redondeadas, profundas, de 1.5 a 3 mm de diámetro, subgloboso-cónicas; caliz anular, los sépalos connados en la base, superficialmente 3-lobulados, cada lóbulo con margen redondeado a poco anguloso, verdes con margen castaño, de 1.25 a 1.5 mm de altura, de 2 a 4 mm de ancho, membranosos, enervados; corola cupuliforme, los pétalos imbricados en la base, con el margen poco anguloso, oblatos o ampliamente ovados, de 2 a 2.5 mm de altura, de 3 a 3.5 mm de ancho; poco gruesos, carnosos, generalmente enervados; gineceo amarillo-verdoso, globoso, cortamente estipitado, de 2 a 2.5 mm de alto, de 3 a 3.5 mm de ancho, inserto en la base de los pétalos, los estigmas separados, con puntas angulosas, elevadas, recurvadas, con aspecto glandular; estaminodios 6, pequeños, separados, insertos en la base del pistilo, subulado-trianguulares. Fruto negro, elipsoideo-ovoide, de 10 a 15 mm de largo, de 6 a 8.5 mm de ancho, en ocasiones dos en un perianto, exocarpio delgado, poco membranoso, mesocarpio poco carnosos, mucilaginoso, verde, aromático, endocarpio poco membranoso y fibroso; semilla elipsoide, café rojiza, de 9 a 11 mm de largo, de 5 a 6.5 mm de ancho (Standley &

Steyermark, 1958; Aguilar-Amar, 1986).

Historia Natural.

En Los Tuxtlas, Chamaedorea tepejilote es una palma muy común que se encuentra formando parchas en la selva en lugares donde se han presentado ligeras perturbaciones en el dosel; igualmente se encuentra comunmente a lo largo de riachuelos y lugares planos. Es una especie muy variable, los individuos más altos pueden alcanzar una altura de 6.0 metros. Es una palma dioica que florece en los meses de Septiembre a Diciembre. El tamaño de las flores y el número de flores por inflorescencia difiere para los dos sexos, siendo menor para las hembras. El color de las flores es verde amarillento y no presentan néctar o algún atrayente químico de aroma fuerte. Algunos insectos visitan las flores (coleópteros y tisanópteros) pero se ha sugerido que la polinización de esta especie es por viento (Bawa & Crisp, 1980; Bawa et al., 1985; L. Eguiarte, com. pers.), fenómeno que aparentemente es poco común en las zonas tropicales.

Cada hembra puede producir un número variable de frutos (de 5 a 400). Estos permanecen varios meses y son visitados por algunas especies de aves. Sin embargo, el fenómeno más importante en esta etapa es la depredación de las semillas que sufren por un curculiónido (aún no identificado) que destruye más del 60% de la producción total de frutos de la población (ver Capítulo 4 de este trabajo).

Varios factores físicos y biológicos influyen en la mortalidad de las plantas. En la fase de plántulas, aparentemente herbívoros y patógenos influyen en la longevidad de las hojas y

el arrastre por lluvia o la caída de ramas y árboles del dosel determinan en gran medida la mortalidad de las plántulas. Los individuos adultos sufren una gran mortalidad también por la caída de ramas u otros objetos del dosel que rompen el meristemo apical. También la actividad de tuzas pueden eliminar algunas plantas al ser "succionadas" por debajo de la superficie.

La mayoría de las hojas de esta palma presentan hendiduras longitudinales que son ocasionados por un insecto herbívoro (Calyptocephala marginipennis, Chrysomelidae). Estas hendiduras se van acumulando en las hojas a lo largo de varios meses, y junto con la caída de ramas u otros objetos reducen la longevidad de las hojas. A pesar de que otros insectos se encuentran ocasionalmente en el follaje de C. tepejilote, C. marginipennis es el herbívoro más importante de esta planta (Oyama, 1984).

CAPITULO 2. SITIO DE ESTUDIO.

SITIO DE ESTUDIO.

Este trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, el cual pertenece al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Los inicios de la creación de esta Estación se remontan al año de 1966 cuando se buscaba un área natural de vegetación tropical primario en donde investigadores y estudiosos de la biología pudieran realizar sus investigaciones bajo el respaldo y administración de la UNAM. Desde sus inicios, esta reserva de 700 hectáreas, ha sido un sitio donde se han implementado numerosas investigaciones sobre biología tropical (ver Lot-Helgueras, 1976).

En la actualidad, sigue siendo un centro de investigación con una gran infraestructura pero, con serios problemas de tenencia de la tierra. El crecimiento de las comunidades ejidales que se encuentran alrededor de la Estación, así como la corrupción y burocracia de los funcionarios locales, han puesto en entredicho la legalidad de la propiedad de la tierra en esta región. Sin embargo, al parecer estos problemas están por resolverse aunque a costa de una cierta porción de la reserva de Los Tuxtlas. Esto hace que el área natural de la Estación se circunscriba a poco más de 600 hectáreas (R. Dirzo, com. pers.).

LOCALIZACION.

La Estación se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México al sureste del estado de Veracruz, enclavado en las estribaciones del Volcán San Martín, casi al centro de la región denominada Los Tuxtlas. Presenta una altitud que varía de los 150 metros a los 530 metros sobre el nivel del mar, aunque es posible encontrar valores de altitud hasta de 700 msnm en las porciones que se comunican con el Volcán de San Martín. Su situación geográfica se encuentra aproximadamente entre los 95 04' y 95 09' de longitud oeste y a los 18 34' y 18 36' de latitud norte.

HISTORIA GEOLOGICA.

Hasta el momento no existe un trabajo detallado sobre la evolución de las selvas en México a lo largo del tiempo geológico. Graham (1975) en un estudio paleobotánico de la formación del Paraje Solo en Veracruz sugiere que los bosques tropicales de Veracruz, en particular las selvas altas perennifolias actuales pueden tener su origen hace menos de 11 000 años. Además, considera que los bosques tropicales en esta región han experimentado periódicamente cambios significativos tanto en composición florística como de rango de distribución desde los tiempos del Mioceno Superior (hace más de 26 millones de años) durante la Era Cenozoica.

Estos datos contrastan con las hipótesis planteadas originalmente sobre la estabilidad climática y ecológica de los ecosistemas tropicales en el tiempo geológico (Ashton, 1969; Brieger, 1969 en Graham, 1975) y se apoya con estudios similares en donde suponen fluctuaciones medioambientales que han generado nuevos hábitats, presiones selectivas y zonas de contacto secundarios entre especies distribuidas alopátricamente (Haffer, 1969, 1970, 1974; Vanzolini, 1973; Vanzolini & Williams, 1970). Estos fenómenos en última instancia han determinado la diversidad biológica de las comunidades tropicales.

Sin embargo, ambas hipótesis no necesariamente son excluyentes ya que probablemente la explicación de la diversidad de las comunidades neotropicales pueda explicarse por periodos de disrupciones (glaciaciones, cambios de regímenes pluviométricos, cambios de temperatura, etc. en periodos menores a 10 millones de

años) y periodos de estabilidad (Graham, 1975). Esta idea en gran medida se asemeja a las nuevas propuestas para explicar la evolución de los grandes grupos desde una perspectiva paleontológica (Stanley, 1979; Gould & Eldredge, 1982).

Por su parte, Andrie (1964) al comentar sobre la historia geológica de la sierra de los Tuxtlas, concluye que estuvo compuesta originalmente por andresitas y de forma más reciente, por derrames basálticos y tobas del Pleistoceno. Finalmente Sousa (1968) sugiere que la topografía de la planicie costera del Golfo, fué producida por una gran actividad volcánica que se inició en el Terciario y prosiguió durante el Plio-Pleistoceno.

GEOLOGIA.

La primera descripción de la geomorfología del macizo volcánico de los Tuxtlas fué realizada por Friedlaender & Sonder (1924). Sin embargo, la mejor descripción geológica del lugar corresponde a Ríos Macbeth (1952) quien menciona que el macizo de San Andrés Tuxtla está considerado como un alto estructural de diorita, con extrusiones más recientes andesíticas y basálticas, cubiertas casi totalmente por depósitos piroclásticos y derrames de lavas, en los cuales aparecen esporádicamente ventanas de sedimentos marinos del Terciario. En particular, afirma que el material geológico subyacente de edad más antigua que aflora en la zona, pertenece a la formación Depósito -La Laja, del Oligoceno, constituida esencialmente de arcillas, tobáceas y areniscas, de grano medio a grueso y con alto porcentaje de material volcánico. Vera y Zapata (1962) en un estudio físico y químico de suelos situados en la Cuenca del Papaloapan, mencionan información similar a la que provee Ríos Macbeth (op. cit.).

SUELOS.

Se han realizado algunos estudios edafológicos de la región de los Tuxtlas (Vera & Zapata, 1962; Andrie, 1964; Alvarez del Castillo, 1976) y en particular de la estación (Flores, 1971; Rico, 1972; Rico & Gómez-Pompa, 1976) donde se discuten someramente algunas características edáficas.

Probablemente el estudio más detallado sobre suelos es el que realizó Chizón (1984) quien analizó 9 perfiles edafológicos escogidos tomando en cuenta la topografía del terreno, la altitud y el tipo de vegetación. Los análisis químicos comprenden la determinación de las propiedades físicas (color en seco y humedo, densidad aparente y textura) y químicos (materia orgánica, pH, nitrógeno, fósforo, sodio, potasio, calcio, magnesio y la capacidad de intercambio catiónico).

De los 9 perfiles analizados estos se clasifican en 6 tipos diferentes basandose en la clasificación de la FAO/UNESCO y de la USDA los cuales pueden ser agrupados en 4 unidades categóricas (ver Chizón, op.cit.).

Las conclusiones de este trabajo indican que los suelos de la Estación son suelos jóvenes y poco desarrollados debido a los efectos de la erosión, principalmente la lluvia, la cual aumenta la lixiviación y los procesos de acarreo y depositación de materiales del suelo. En general, son suelos con grandes cantidades de materia orgánica debido a la contribución que hace la vegetación (Chizón, op. cit.).

Por otra parte, se ha sugerido que la selva de los Tuxtlas sufre una tasa de renovación del dosel muy alta producida por la

caída de ramas y árboles (Martínez-Ramos, 1985). Este fenómeno puede ocasionar que las características de la composición química del suelo pueda cambiar en micrositios muy específicos relacionados con esta regeneración natural de la selva (L. Calvo, comp. pers.).

Finalmente Ibarra-Manríquez (1985) presente una comparación detallada entre los diferentes resultados obtenidos por los sectores mencionados, que si bien puede deberse al origen de las muestras (profundidad, localidad, etc.) también sugiere la diversidad edáfica local de la región de los Tuxtlas.

CLIMA.

El clima de esta región está representado por el grupo denominado "A" según la clasificación de Koeppen y que corresponde al cálido-húmedo. Este tipo de clima se caracteriza por presentar la temperatura media del mes más frío por encima de los 13 °C, y su temperatura media anual mayor a los 22 °C. (Figura 2.2).

Dentro del grupo "A" se presentan 3 tipos en la región de Los Tuxtlas que corresponden a Af, Am y Aw, los 2 primeros húmedos y el último subhúmedo. Al parecer la Estación de Biología Tropical puede circunscribirse al tipo Af por presentar lluvias todo el año y al subtipo Af (m) porque la mayor precipitación se concentra en los meses de verano, siendo este subtipo el más húmedo de los cálidos-húmedos (Soto, 1976).

Sin embargo, el tipo Am, caracterizado como caliente-húmedo con lluvias en verano y principios de otoño parece describir mejor lo que ocurre en la Estación. Estas lluvias obedecen a frecuentes perturbaciones atmosféricas llamadas "ciclones tropicales" que aumentan considerablemente la cantidad de precipitación. Además, en el invierno son frecuentes los "nortes" que introducen también una cierta cantidad de precipitación. En función de la exposición a los nortes en las diferentes zonas de esta región se pueden establecer los subtipos climáticos. Los vientos responsables de la precipitación son los vientos alisios del Hemisferio Norte, que en la época de verano alcanzan gran desarrollo, tanto en extensión como en profundidad (García, 1970); estos recogen gran cantidad de humedad al pasar por el Golfo de México, la cual precipita en el continente.

El clima Aw no representa lo que ocurre en la Estación de Los Tuxtles ya que caracteriza a zonas más continentales (para más detalles del clima de la región, ver Soto, 1976).

VEGETACION.

El tipo de vegetación dominante que se desarrolla en la Estación es la selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X., 1963; Flores, 1971). Rzedowski (1978) reporta que con base a su criterio de clasificación, este tipo de vegetación ha sido denominado con otra serie de términos como: pluviiselvae, rain forest o tropical evergreen forest, selva alta siempre verde, rain forest o evergreen seasonal forest, selva alta o mediana subperennifolia, bosque tropical perennifolio, y selva umbrófila siempre verde. Para nuestro país existen descripciones excelentes sobre las características estructurales de este tipo de vegetación, entre los que es importante destacar las de Miranda y Hernández X., (op.cit.), Pennington y Sarukhán (1968) y Rzedowski (1978).

ESTRUCTURA.

Diversos trabajos se han realizado en la Estación Biológica Tropical los Tuxtlas sobre la estructura y composición de la selva de esta localidad (Flores, 1971; Piffero et.al., 1977; Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980; Oyama, 1984 y F. Bongers et al., Ms.). La información que proveen estos estudios corresponde principalmente a los elementos estructurales que componen pequeñas localidades dando listados de especies de acuerdo a su importancia (por ejemplo valores de dominancia, de comportamiento, etc.). Las metodologías utilizadas por los autores de estos trabajos son diferentes por lo que es difícil conjuntar y comparar estos estudios, sin embargo es interesante mencionar algunas conclusiones de los mismos.

Se ha demostrado que los bosques neotropicales sufren una

tasa de renovación del dosel alta (Denslow, 1980a,b.; Brokaw, 1982; Martínez-Ramos, 1985) originando una dinámica muy particular de la comunidad que determina diferentes microambientes donde se regeneran diversas especies. La selva es esencialmente un "mosaico" de piezas de vegetación en diferentes etapas serales, sujeta a una elevada tasa de perturbación en la que predominan etapas sucesionales iniciales, que están influidas decisivamente por las abruptas pendientes, escasez de suelo y fuerte acción de los vientos.

Los estudios sobre estructura mencionados anteriormente de alguna manera reflejan esta situación ya que cada autor menciona diferentes especies abundantes. De alguna manera diversas especies juegan el papel de ser dominantes locales como por ejemplo: Astrocaryum mexicanum, Chamaedorea spp., Guarea glabra y Trophis mexicana en el estrato bajo de la selva (0-10 metros); Cymbopetalum baillonii, Dendropanax arboreus, Orthion oblanceolatum y Pseudolmedia oxyphyllaria en el estrato medio (10-20 metros) y Brosimum alicastrum, Nectandra ambigens, Poulsenia armata y Pseudolmedia oxyphyllaria en el alto (20 metros o más).

Otra situación que refleja esta dinámica es la diferente composición florística del Cerro El Vigía donde especies que se encuentran en densidades apreciables son escasas hacia las partes más planas y de menor altitud dentro de la Estación. En este sitio los árboles no alcanzan una altura mayor de 20 metros, de modo que fisionómicamente y florísticamente se puede ubicar esta zona como una de transición entre una selva mediana y una selva baja

perennifolia (Ibarra-Manríquez, 1985).

Probablemente el mejor trabajo desarrollado en la estación sobre la estructura y composición de la misma corresponde a Bongers et al. (Ms.) quienes elaboraron un estudio de una hectárea donde se obtuvieron datos sobre dominancia-diversidad, patrones de distribución espacial de las especies y los patrones estructurales de las especies asociadas a la dinámica de la comunidad.

Por otra parte, se ha sugerido una clasificación de las plantas de acuerdo a sus características de historia de vida para la Estación de Los Tuxtlas; estas se han denominado pioneras, nómadas y tolerantes (ver Martínez-Ramos, 1985) y probablemente describan mejor la comunidad vegetal de Los Tuxtlas en función de la tasa de regeneración de la misma.

FLORISTICA.

Actualmente la Estación cuenta con un listado florístico preliminar sobre las principales especies arbóreas y arbustivas que componen la selva de Los Tuxtlas. Las familias mejor representadas son: Araceae, Bignoniaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Graminae, Leguminosae, Moraceae, Palmae y Piperaceae (Ibarra-Manríquez, 1985).

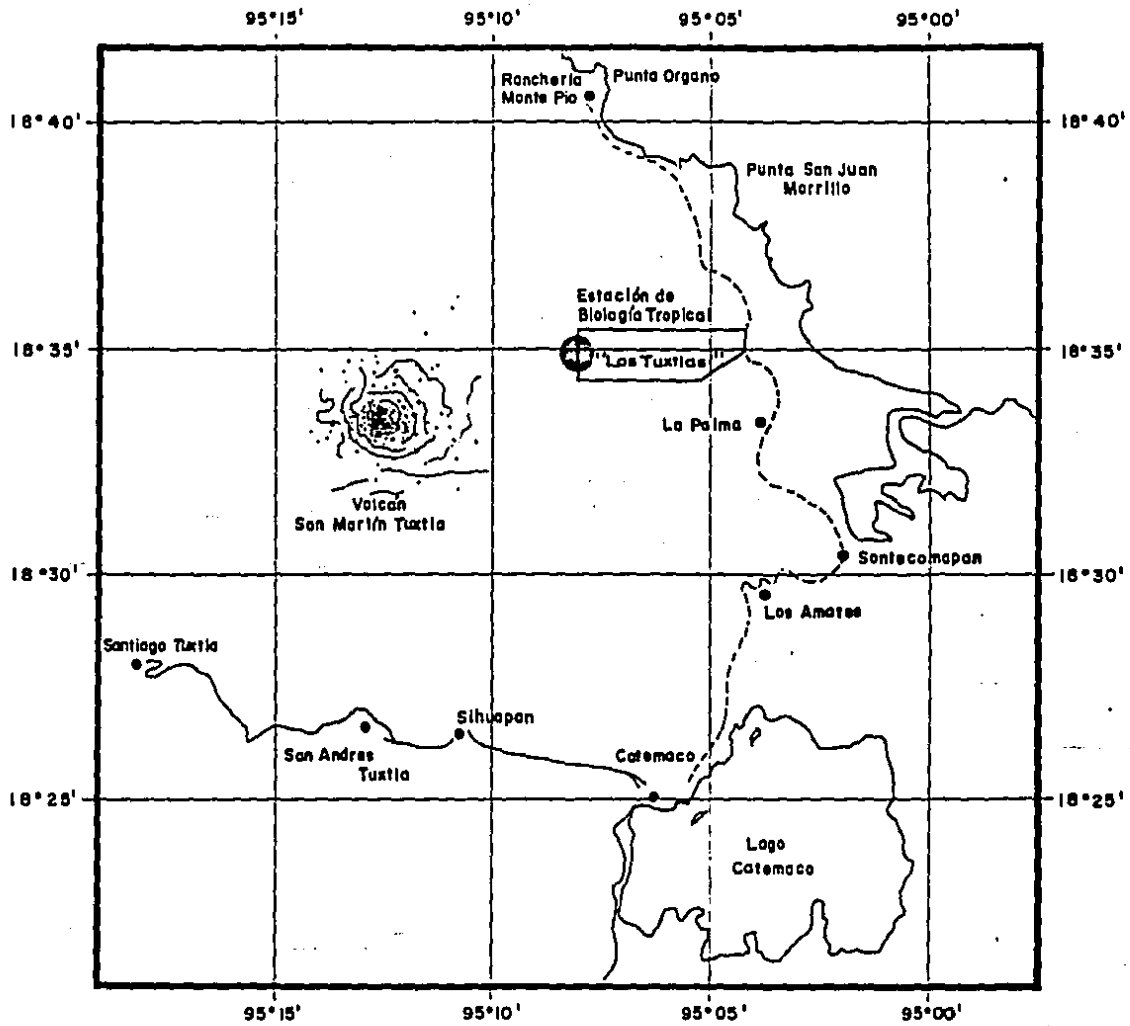


Figura 2.1. Localización del área natural de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (tomado de Lot-Helgueras, 1976).

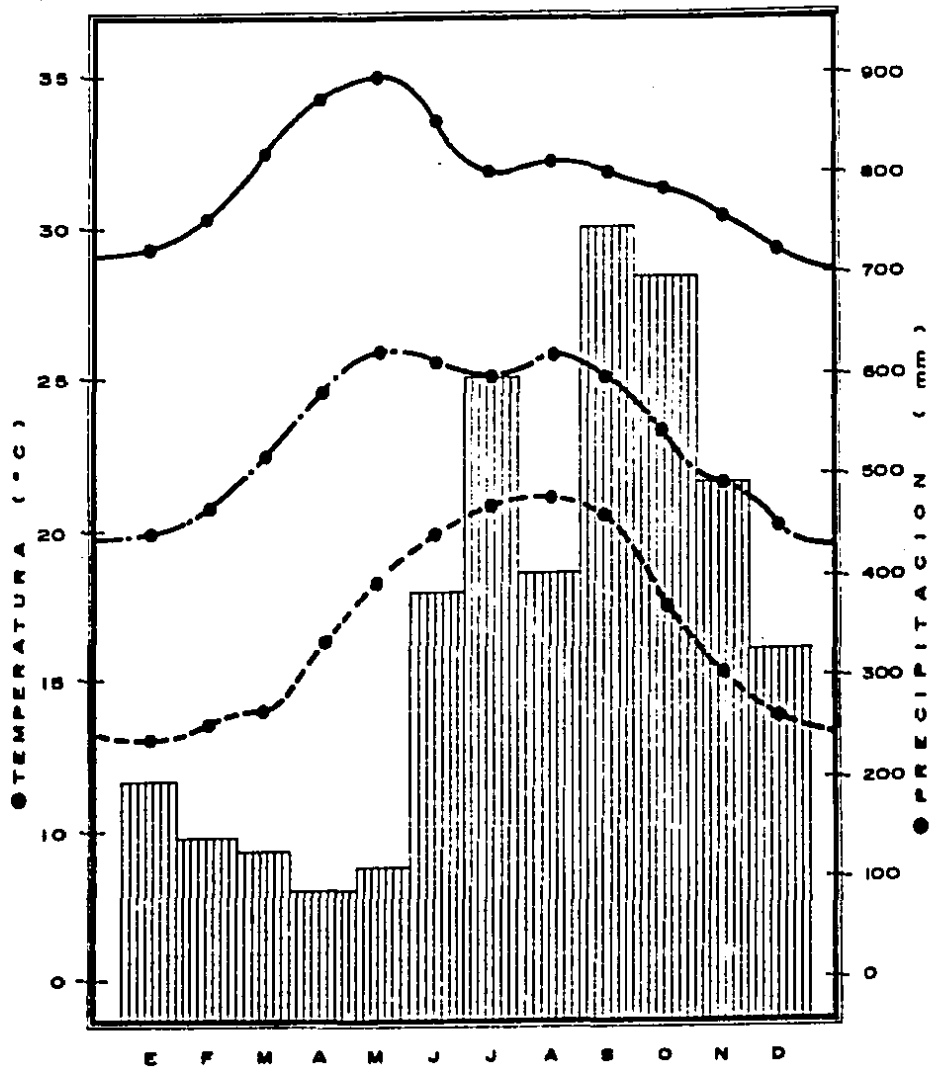


Figura 2.2. Climograma de la Estación Meteorológica de Coyame, Veracruz (aprox. 30 Km al Sur de la Estación). (—○) temperatura máxima, (—.—.—○) temperatura promedio, (----○) temperatura mínima (tomado de Soto, 1976).

BIBLIOGRAFIA.

- Alvarez del Castillo, C. 1976. Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México.
- Andrie, R. 1964. A biogeographical investigation of the Sierra de Los Tuxtlas. Tesis doctoral. Louisiana State University, University Microfilms, Ann. Arbor. Mich.
- Ashton, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in light of recent evidence. Biol.J.Linn.Soc.1:155-196.
- Bongers, F., J. Pompa, J. A. Meave del Castillo y J. Carabias (inédito). Estructura and composition of lowland forest at Los Tuxtlas, Veracruz, México.
- Brokaw, N.V.L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. In E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Carabias, J.M. 1980. Análisis de la vegetación de la Selva Alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta, en una zona cálido-húmeda de México. Los Tuxtlas. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. U.N.A.M. México.
- Chizón, E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta). Tesis Profesional. ENEP-Zaragoza. U.N.A.M. México.
- Denslow, J.S. 1980a. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. Oecologia

(Berlin) 46:18-21.

-----, 1980b. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica 12:47-55.

- Flores, S. 1971. Estudios de la vegetación del Cerro El Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México.

- Friedlaender, I. & R. A. Sonder. 1924. Uber das vulkangebiet von San Martin Tuxtla in Mexiko. z. vulk. Z:162-187. (citado en Lot-Helgueras, 1976).

- Garcia, A. 1970. Los climas del estado de Veracruz (según el sistema de clasificación climático de Koppen, modificado por la autora). Ann. Inst. Biol. Univ. Nat. Auton. Mex. Ser. Botánica 41(1):3-42.

- Gould, S.J. & N. Eldredge. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiology 6:115-151.

- Graham, A. 1975. Late Cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, Mexico. Evolution 29:723-735.

- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En A. Gómez-Pompa, S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp.31-69. CECSA. México.

- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de sucesión en una selva alta perennifolia. Tesis de Licenciatura.

Facultad de Ciencias, UNAM. México.

- -----, 1985. Claros, historia de vida de los árboles y la dinámica de la renovación natural de las selvas altas perennifolias. En: A. Gómez-Pompa y S. Del Amo. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas. pp.191-239.

CECSA, México.

- Miranda, F. y Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México. 28:29-178.

- Oyama, K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Chamaedorea tepejilote (Palmae). Tesis. Fac. Ciencias. U.N.A.M. México. 228p.

- Pennington, T. & J. Sarukhán. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Inst. Nat. de Invest. Forestales. México.

- Piñero, D.; J. Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas, Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37:69-118.

- Rico-Bernal, M.F. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

- Rico-Bernal, M.F. & A. Gómez-Pompa. 1976. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perennifolia en Veracruz, México. En A. Gómez-Pompa, S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp.112-202. CECSA, México.

- Ríos-Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas. Ver. Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol. 4:325-376.

- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA, México.

- Soto, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. En A. Gómez-Pompa, S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp. 70-110. CECSA, México.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. An. Inst. Biol. Univ. Nat. Auton. Mex. Ser. Bot. 39:121-160.
- Stanley, S.M. 1979. Macroevolution: Pattern and Process. W.H. Freeman, San Francisco.
- Vera y Zapata, R. 1962. Estudio físico y químico de algunos suelos del estado de Veracruz. Tesis Profesional. Esc. Nat. Ciencias Biológicas IPN, México.

CAPITULO 3. ESTRUCTURA Y SOBREVIVENCIA

RESUMEN.

1. En este trabajo se presentan los datos de la estructura poblacional y los patrones de sobrevivencia de Chamaedorea tepejilote para 3 sitios de observación permanente.
2. Las características estructurales analizadas son: a) Estructura de tamaños; b) Patrones de distribución espacial y c) Proporción de sexos.
3. Los patrones de sobrevivencia se obtuvieron después de observaciones de 5 años.
4. La estructura poblacional en todos los sitios corresponden a un modelo de "J" invertida aunque la densidad poblacional en los 3 sitios es diferente.
5. El patrón de distribución espacial de los individuos machos, hembras y toda la población es aleatoria. Esto fue evaluado con un método sin área.
6. La proporción de sexos no difirió de una teórica de 1:1 en ninguno de los sitios, aunque en algunas categorías de tamaño hay un mayor número de individuos de alguno de los sexos.
7. La tasa de mortalidad fue mayor en las plántulas e individuos adultos que no se reprodujeron 5 años y no hubo diferencias entre individuos machos y hembras.
8. Se discuten los resultados comparandolos con otros estudios similares sobre especies tropicales y su relevancia en la dinámica de poblaciones de plantas.

INTRODUCCION.

El conocimiento acumulado sobre la regeneración de las selvas tropicales se ha nutrido de estudios que provienen de numerosos campos de la biología (ver Gómez-Pompa, et al., 1976; Gómez-Pompa & del Amo, 1985, para una revisión sobre México). Particularmente, el estudio de las comunidades neotropicales ha mostrado que estos presentan una dinámica muy particular basada fundamentalmente en los cambios (tanto físicos como biológicos) generados por la caída de ramas y árboles, y la apertura de claros en el dosel (para una revisión ver Martínez-Ramos, 1985;). Naturalmente una de las consecuencias inmediatas de este proceso de regeneración natural es la gran diversidad de especies que contienen las comunidades tropicales.

En este contexto, es importante conocer la dinámica poblacional de especies particulares que de alguna manera haya sido evaluada su importancia. Estudios que contemplan ambos niveles son realmente escasos en la literatura. En la localidad de Los Tuxtlas existe un estudio muy detallado tanto de la comunidad como a nivel poblacional de la palma Astrocaryum mexicanum, los cuales han sido conjuntados acertadamente (Sarukhán, et al., 1985; Piffero, et al., 1986).

En esta misma localidad, se evaluó la importancia, con base en un índice combinado, de Chamaedorea tepejilote dentro de la comunidad y se mostró que en tres sitios de observación de 600 m² (mismos que han servido para el estudio de la dinámica poblacional de esta especie) esta especie es una de las más importantes (Oyama, 1984; Oyama, et al., Ms.). Estudios más

extensivos sobre la estructura de la comunidad también han mostrado la importancia ecológica de C. tepejilote bajo otros criterios (Bongers, et al., Ms.).

Una de las conclusiones que se desprenden de estos estudios a nivel de la comunidad es que existen diversas especies que juegan el papel de ser "dominantes locales" que se sitúan en una especie de mosaico que cambia tanto temporal como espacialmente.

Este proceso de regeneración natural merece un estudio especial a nivel general (ver Martínez-Ramos, 1985), pero indudablemente el estudio de la dinámica poblacional de especies importantes contribuirán a complementar y entender la dinámica de las comunidades tropicales. En este sentido, en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas se han realizado estudios demográficos muy detallados y a largo plazo (más de 10 años) de la palma monoica Astrocaryum mexicanum (Piffero, et al., 1977, 1982; Sarukhán, 1978, 1980; Piffero & Sarukhán, 1982a; Sarukhán, et al., 1984, 1985, 1986) y con menor detalle y extensión sobre Nectandra ambigens (Córdova, 1979; 1985), Chamaedorea ernesti-augustii (Bullock, 1984), Brosimum alicastrum (Peters, 1986) y Cecropia obtusifolia (Alvarez-Buylla, 1986).

Con este marco de referencia, en este capítulo se presenta la información de la estructura básica de 3 poblaciones de C. tepejilote, una palma dioica que ha sido estudiada por 5 años en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. La estructura de tamaños, los parámetros demográficos (basados en tablas de vida verticales y curvas de sobrevivencia), la proporción de sexos y el patrón de distribución espacial son analizados en este capítulo.

A pesar de que otras especies dioicas han sido estudiadas demográficamente en esta localidad (Bullock, 1982; Alvarez-Buylla, 1986) en estos no se desarrolla un análisis detallado sobre el significado del sexo en especies tropicales. En este capítulo y en los restantes se hará un análisis con este enfoque.

MATERIALES Y METODOS.

En los estudios de dinámica de poblaciones vegetales es muy importante conocer el destino individual, en términos de sobrevivencia y reproducción, de los componentes que forman una población. Para esto, es necesario el establecimiento de sitios permanentes de observación en donde se puedan realizar observaciones sistemáticas del comportamiento demográfico de los individuos que componen la población. Para el caso de C. tepejilote se establecieron 3 sitios de observación permanente de 600 m², en los que se marcaron todos los individuos de esta especie que se encontraron en los mismos.

Estructura poblacional.

Para conocer la estructura poblacional de C. tepejilote se midieron el tamaño de todos los individuos desde el suelo hasta la última cicatriz foliar dejada por la última hoja caída. Asimismo, se contaron el número total de cicatrices foliares presentes en el tronco. Simultáneamente, se marcaron periódicamente (cada 6 meses) las últimas hojas producidas para conocer la producción de hojas por año, y con base en esto estimar la edad de las palmas en función de las cicatrices dejadas por la caída natural de las hojas.

Patrones de sobrevivencia y mortalidad.

Los individuos marcados en los sitios permanentes de observación se revisaron periódicamente registrándose las muertes de los mismos durante 5 años. Con base en esta información, se elaboraron tablas de vida y curvas de sobrevivencia para ordenar las pautas demográficas de las poblaciones estudiadas. En

Particular, se compararon los patrones de sobrevivencia entre los individuos machos, hembras y los que no se reprodujeron en este periodo, utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov (ver Pyke & Thompson, 1986).

Proporción de sexos.

Se realizaron registros de los eventos reproductivos en todos los individuos de los 3 sitios permanentes de observación. Las estructuras reproductivas son claramente diferenciables entre los individuos machos y hembras por lo que la determinación sexual se puede realizar con gran confiabilidad. Con base en las observaciones de 5 años se determinaron las proporciones sexuales de cada sitio y se compararon con una prueba de G (Sokal & Rohlf, 1969).

Patrón de distribución espacial.

Para conocer si el comportamiento demográfico de los individuos de C. tepejilote presenta alguna relación con el lugar que ocupa en el espacio se determinó el patrón de distribución espacial de los mismos en los cuadros de estudio permanente. Este análisis se realizó para toda la población, los individuos machos, hembras y sin sexo, considerando diferentes categorías de tamaño. Se utilizó el índice propuesto por Clark & Evans (1954), que se basa en distancias al vecino más cercano. Valores menores a 1 indican agregación, iguales a 1 aleatoriedad y mayores a 1 uniformidad.

RESULTADOS.

En la Figura 3.1 se presenta la estructura poblacional de los 3 sitios de estudio permanente, considerando la población global, y los sexos (machos y hembras) para cada categoría de tamaño. En general la estructura se asemeja a una forma de "J invertida" en los 3 sitios. La mayor densidad se presenta en los sitios 1 y 2 con 324 y 341 individuos respectivamente. El sitio 3 presenta la densidad más baja con 145 individuos. Este último caso puede explicarse por ser un sitio con pendiente muy pronunciada que impide el establecimiento adecuado de los individuos de esta especie.

De la densidad presente en el sitio 1, el 50% corresponde a plántulas y juveniles, y del 50% restante, el 35% a individuos que se han reproducido por lo menos una vez en 5 años. Para el sitio 2, el 56% corresponden a plántulas y juveniles, y el 31% a los individuos reproductivos. Igualmente ocurre en el sitio 3 donde el 53% son plántulas y juveniles, aunque el 24% son reproductivos.

En la Figura 3.2 se resumen las curvas de sobrevivencia para los 3 sitios y para las 3 poblaciones globalmente. En general estas curvas se asemejan al tipo I de Deevey sin incluir los patrones de las plántulas y juveniles.

Para comparar los patrones de sobrevivencia entre sitios y entre sexos se utilizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov (ver Pykes & Thompson, 1985). Globalmente, agrupando los datos de los 3 sitios encontramos que existen diferencias entre los individuos que no se han reproducido en 5 años con los que se les conoce su

sexo ($X^2 = 89.44$, $P < 0.001$) utilizando una prueba de comparación múltiple después de la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1974). En este caso, son menores las probabilidades de sobrevivencia en los individuos no sexados.

Para cada sitio no hay diferencias significativas en las probabilidades de sobrevivencia entre los machos, hembras y los que no se han reproducido (sitio 1: $X^2 = 2.48$, $P > 0.20$; sitio 2: $X^2 = 4.41$, $P > 0.10$; sitio 3: $X^2 = 1.19$, $P > 0.50$).

Comparando las probabilidades de sobrevivencia de cada sexo entre los sitios tampoco se detectaron diferencias significativas (Machos: $X^2 = 0.11$, $P > 0.90$; Hembras: $X^2 = 2.05$, $P > 0.20$).

En la Figura 3.3 se presenta la curva de sobrevivencia considerando únicamente semillas, plántulas y varios estadios juveniles con la intención de conocer con más detalle lo que ocurre en las etapas iniciales del ciclo de vida de C. tepejilote. Esta figura está elaborada con base, nuevamente en datos provenientes de una tabla de vida estática o vertical, ya que no se siguieron en el tiempo a las plántulas (en el sentido estricto de la definición de la misma).

En esta podemos notar que para esta etapa, la curva se asemeja más al tipo II de los modelos propuestos por Deevey. De alguna manera refleja que la tasa de mortalidad permanece más o menos constante en estas etapas.

Proporción de sexos.

La proporción de sexos entre los individuos machos y hembras de C. tepejilote para los 3 sitios de observación se presentan en la Cuadro 3.1. En ningún caso encontramos diferencias significativas comparándolas con una proporción sexual teórica

de 1:1. Este resultado es muy similar al encontrado en un estudio muy similar hace 3 años (Oyama, 1984) lo cual sugiere que las probabilidades reproductivas así como los patrones de sobrevivencia y mortalidad asociados a los sexos no difieren.

En el Cuadro 3.2 se presentan las proporciones correspondientes pero definidas para diferentes categorías de tamaño para los 3 sitios de observación. En este cuadro encontramos que ciertas categorías de tamaño muestran una mayor densidad de uno de los sexos. Por ejemplo, en los individuos de 2.0 a 2.5 metros en el sitio 1 y de 2.51 a 3.00 metros en el sitio 2 hay un mayor número de individuos machos que de hembras (casi 3 veces más). Igualmente, en los individuos de más de 3.5 metros de altura en el sitio 1 y de 3.0 a 3.5 metros en el sitio 2, las hembras son más comunes notoriamente.

Patrones de distribución espacial.

En este análisis se encontraron en todos los casos una distribución independiente de los individuos de cada sexo y de la población total. Esto corrobora un resultado similar encontrado para esta especie en la misma localidad, pero con un método con área. Estos resultados se presentan en el Cuadro 3.3.

Cuadro 3.1. Proporciones sexuales de Chamaedorea tepejilote en los 3 sitios de estudio.

Sitio	Número de individuos			G	P
	Machos	Hembras	Total		
1	58	51	109	0.44	N.S.
2	55	51	106	0.14	N.S.
3	21	14	35	1.40	N.S.

Cuadro 3.2. Proporciones sexuales de Chamaedorea tepajilote en relación con diferentes categorías de tamaño en 3 sitios de observación permanente.

Tamaño (m)	Machos (M)	Hembras (H)	Proporción (P)						
GLOBAL (3 SITIOS)									
0.51-1.00	14	15	0.93						
1.01-1.50	18	10	1.80						
1.51-2.00	23	21	1.10						
2.01-2.50	29	19	1.53						
2.51-3.00	20	15	1.33						
3.01-3.50	15	18	0.83						
3.51- +	14	18	0.78						
Total	133	116	1.15						
SITIO 1 SITIO 2 SITIO 3									
	M	H	P	M	H	P	M	H	P
0.51-1.00	10	8	1.25	4	5	0.80	0	2	
1.01-1.50	4	3	1.33	7	7	1.00	7	0	
1.51-2.00	10	8	1.25	9	9	1.00	4	4	1.00
2.01-2.50	14	5	2.80	10	9	1.11	5	5	1.00
2.51-3.00	7	10	0.70	10	3	3.33	3	2	1.50
3.01-3.50	8	6	1.33	6	11	0.55	1	1	1.00
3.51- +	5	11	0.45	9	7	1.29			
TOTAL	58	51	1.14	55	51	1.08	20	14	1.43

Cuadro 3.3. Patron de distribucion de individuos machos y hembras de *Chamaedorea tepejilote* en 2 sitios de 600 m² utilizando el indice de Clark & Evans (1954).

SITIO		
1	Machos	0.86
	Hembras	0.97
	Total	0.87
2	Machos	0.78
	Hembras	0.84
	Total	0.98

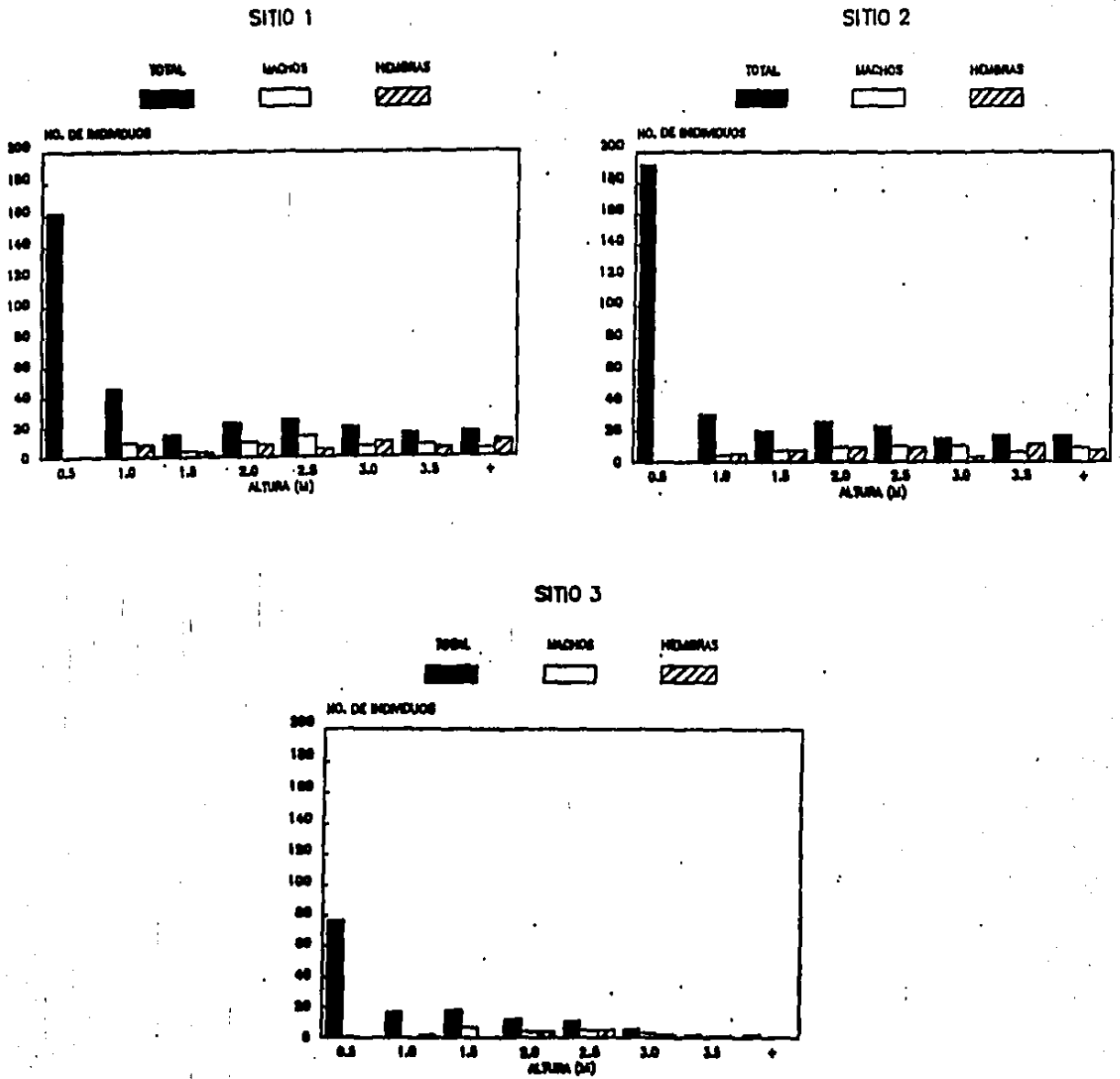


Figura 3.1. Estructura poblacional de *Chamaedorea tepejilote* en 3 sitios de 600 m² en Los Tuxtlas, Veracruz.

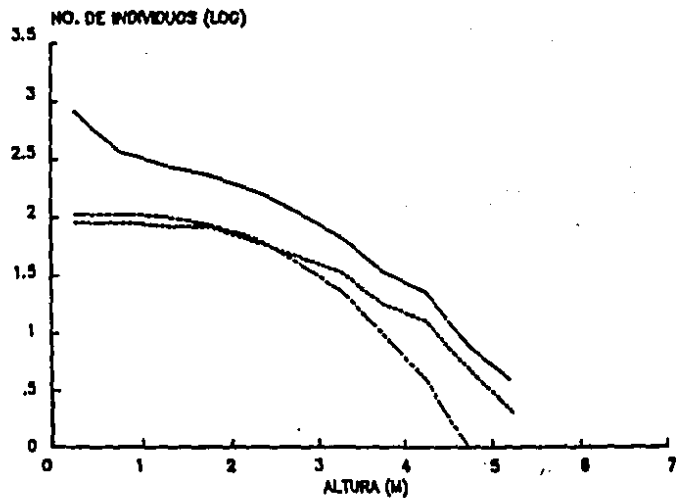
Figura 3.2. Curvas de sobrevivencia para individuos machos, hembras y la población total de Chamaedorea tepejilote para 3 sitios de estudio de 600 m².

(3 SITIOS)

TOTAL

MACHOS

HEMBRAS

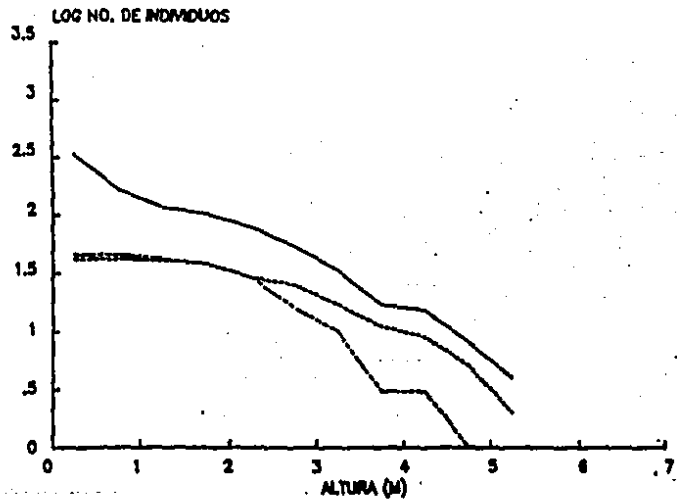


SITIO 1

TOTAL

MACHOS

HEMBRAS

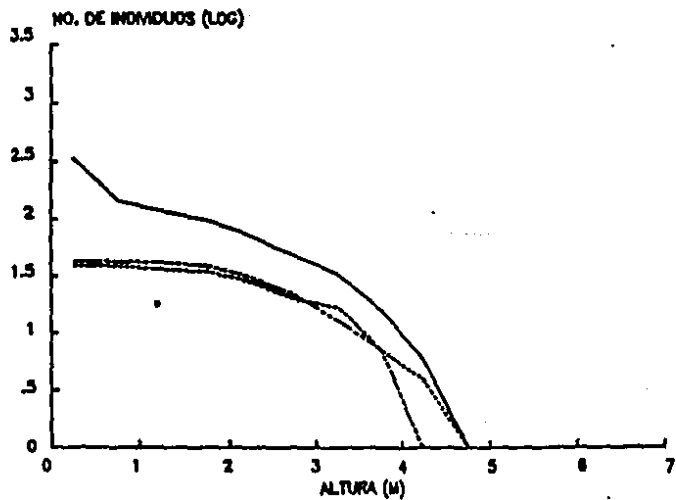


SITIO 2

TOTAL

MACHOS

HEMBRAS

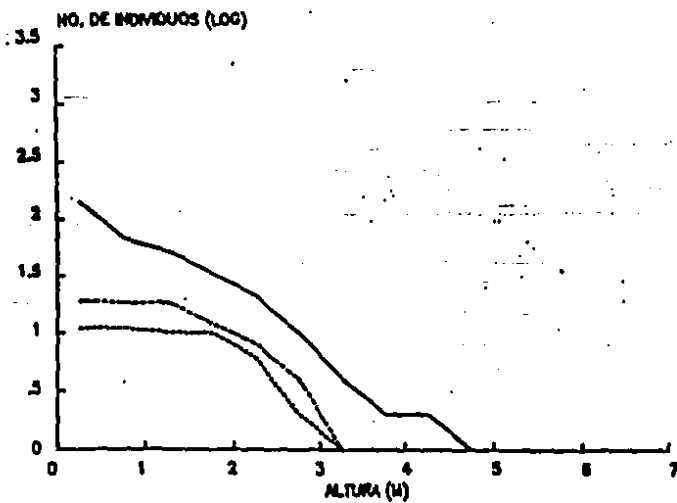


SITIO 3

TOTAL

MACHOS

HEMBRAS



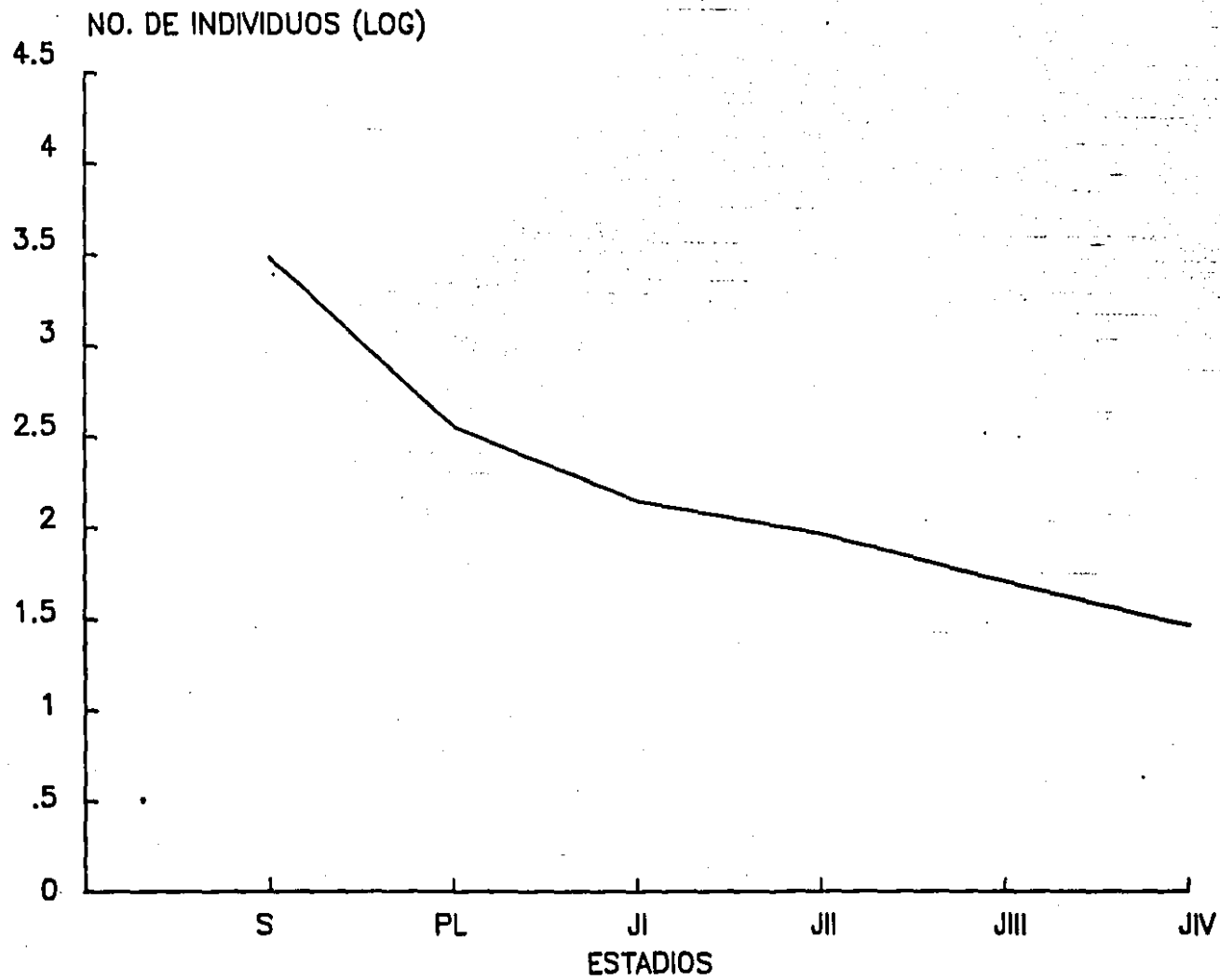


Figura 3.3. Curva de sobrevivencia para semillas, plántulas y juveniles de Chamaedorea tepejilote.

DISCUSION.

Una manera de averiguar si hay diferencias entre los sexos, por ejemplo en eventos de sobrevivencia, es comparando particularmente la proporción de sexos en relación con categorías específicas de tamaño. Este análisis puede realizarse suponiendo que los eventos demográficos son constantes (como si fuera una tabla de vida vertical) y la densidad es una expresión de estos eventos. Además, se ha considerado que los sexos pueden tener una capacidad diferencial de ocupación de nichos o hábitats basado en diferentes posibilidades biológicas asociadas a los sexos.

En términos generales no existen diferencias significativas en la proporción de sexos teórica de 1:1 para C. tepelilote. Esto también sucede en varias especies en otras comunidades neotropicales como Compsoeura sprucei (Bullock, 1982), Jacaratia dolichaula (Bullock & Bawa, 1981) y Guarea rhopalocarpa (Bullock et al., 1983) presentan una proporción sexual de 1:1. Sin embargo, analizando con más cuidado estos resultados, existen algunos casos donde hay una mayor densidad de individuos machos que hembras en el sitio 1 con los individuos de 2.0 a 2.5 metros, en el sitio 2 con los de 2.5 a 3.0 metros, donde hay casi 3 machos por cada hembra. En cambio, las hembras están mejor representadas en las categorías de tamaño mayores. Sin embargo, no conocemos con precisión las causas de estas diferencias ya que no existen diferencias en las tasas de mortalidad después de 5 años de observación. Pocos estudios reportan con detalle el número de individuos de cada sexo en diferentes categorías. En Lodoicea maldivica, una palma dioica, hay más machos que hembras

entre los individuos más altos (Savage & Ashton, 1983). Estos autores sugieren que hay mayor mortalidad de individuos hembras por ser más vulnerables a los huracanes. Cada hembra soporta en promedio 40 frutos y cada fruto pesa 20 kg, entonces se predice que cada hembra conlleva un peso de 250 a 500 kg de peso en la copa.

Por otra parte, hay que considerar que la proporción sexual puede ser muy variable si consideramos por ejemplo el número de flores abiertas por día, o por otra unidad de tiempo que funcionalmente sea adecuada como por ejemplo las posibilidades de fecundación o la relación con diferentes tipos de polinizadores (Bullock, 1982).

El patrón de distribución espacial y el de asociación entre sexos muestra una distribución independiente de los sexos al analizarlos con un método sin área en una localidad de 600 m². Este patrón de distribución aleatorio ha sido reportado para otras especies dioicas en otras comunidades neotropicales (Bawa & Opler, 1977). La explicación a esta distribución se ha basado fundamentalmente en los siguientes argumentos.

En un estudio más general en la misma localidad, Bongers, et al. (Ms.) encontraron que C. tepejilote, independiente de su sexo, muestra un patrón agregado en un área de una hectárea. Esta agregación naturalmente puede variar en función de las condiciones particulares de la localidad elegida y del área considerada, sin embargo, muestra en gran medida como una comunidad muy heterogénea, como una selva tropical, está compuesta por una gran diversidad de especies que se distribuyen diferencialmente a todo lo largo de la misma.

Por otra parte, la dinámica de las comunidades tropicales cada vez es mejor estudiada y la caída de árboles y ramas producen aberturas en el dosel que desencadenan una serie de cambios tanto físicos como biológicos. En esta situación, se genera una serie de condiciones que determinan que diferentes especies puedan establecerse en función de sus características típicas de historia de vida. Especies pioneras, nómadas y tolerantes a la sombra han sido clasificadas con la intención de caracterizar ecológicamente a las especies vegetales que ocurren en un bosque tropical (Martínez-Ramos, 1985).

En este contexto, estudios más específicos en la comunidad de Los Tuxtlas han mostrado que puede haber especies que juegan el papel de ser dominantes a una escala más local, como por ejemplo, Astrocaryum mexicanum (Pifero et al., 1977) y C. tepejilote (Oyama et al., Ms.).

Igualmente, se ha comenzado a documentar la importancia de ciertas especies dentro de la dinámica general de renovación de la selva donde, por ejemplo, Cecropia obtusifolia y Heliocarpus appendiculatus ocupan de manera notoria los claros abiertos por la caída de ramas y árboles (Núñez-Farfán, 1985; Alvarez-Buylla, 1986).

De esta manera, es explicable que en un estudio que abarque un área relativamente grande (una hectárea) pueda mostrar distribuciones particulares que difieran con los resultados obtenidos en localidades más pequeñas como en nuestro caso (.06 de una hectárea).

La distribución azarosa de C. tepejilote dentro de un área

de 600 m² puede estar mostrando que la capacidad de establecimiento de esta especie depende de varios factores que pueden estar influyendo en las probabilidades de sobrevivencia en las diferentes etapas del ciclo de vida de esta especie.

Esta distribución azarosa entre los individuos machos y hembras es muy común encontrarlas en otras especies neotropicales en otras localidades (Bawa & Opler, 1977; Bullock, 1982).

La agregación o dispersión de una especie vegetal al parecer es resultado o reflejo de diversos eventos como por ejemplo sitios adecuados de reclutamiento (Vandermeer *et al.*, 1974), o una carencia de disociación de los individuos durante la dispersión (Howe & Primack, 1975) o de la disponibilidad de luz en claros producidos por la caída de árboles (Richards & Williamson, 1975).

Analizando las curvas de sobrevivencia, encontramos que en términos generales no hay diferencias significativas entre los sexos. Sin embargo, en los individuos de 3.00 a 3.50 metros en el sitio 1 y de 2.50 a 3.00 metros en el sitio 2 la tasa de mortalidad es mayor (5 y 2 veces más) en los machos que en las hembras. Probablemente esto, pueda estar relacionado con el vigor alcanzado por los individuos, siendo en general las hembras quienes alcanzan un mayor tamaño con una mayor biomasa (ver capítulo 8). Esta etapa puede ser crítica, ya que el mecanismo de sostén de la planta (por raíces fulcrantes) puede ser alterado por los eventos de caída de ramas y árboles del dosel de la selva, afectando sobretodo a los machos que son menos vigorosos.

Otra diferencia que se aprecia de las curvas de sobrevivencia es que los individuos que no se reprodujeron en 5

años presentan una mayor mortalidad que los machos y hembras. Las causas de estas diferencias nos son desconocidas pero también presentan tasas de crecimiento más bajas (ver Capítulo 6) y pueden estar relacionadas con restricciones en el vigor o los requerimientos necesarios para incrementar su biomasa y reproducirse. Esto también ocurre en Chamaelirium luteum (Meagher & Antonovics, 1982) aunque estos autores detectaron diferencias entre los sexos.

A pesar de que no tenemos registros cuantitativos de las causas de mortalidad en esta especie, de las observaciones personales realizadas en estos 4 años, podemos comentar que una de las causas de mortalidad más común para C. tepajilote es causada por la caída de ramas, árboles u otros objetos que rompen el meristemo de crecimiento o que doblan a los individuos rompiendo las raíces fulcrantes de los mismos debilitando su fuerza de sostén y fijación. En este último caso, los individuos tienen la capacidad de fijarse nuevamente (produciendo raíces) al sustrato, aunque eventualmente tenderán a morir en pocos años.

Otra causa de mortalidad, aunque menos frecuente, es la "succión" de la planta por las raíces que hacen las tuzas.

En los estudios sobre especies dioicas es muy común hablar de la capacidad diferencial de los sexos, tanto fisiológica como ecológica, para ocupar diferentes nichos o habitats dentro de una comunidad (Falinsky, 1980; Cox, 1981). Sin embargo, en nuestro caso aparentemente no hay un efecto sexual sobre el establecimiento y la sobrevivencia diferencial, aunque si para otras situaciones (ver Oyama, 1984 y Oyama & Dirzo, Ms. para un

caso de herbivoría diferencial entre sexos).

Para el caso de las plántulas de C. tepejilote existe un problema fundamental y es que no son muy fáciles de reconocer en el campo por el parecido que tienen con C. concolor con quien coexiste en la selva de Los Tuxtlas. Sin embargo, logramos marcar un número considerable (más de 400 individuos) en los 3 sitios de estudio. Las plántulas son las que sufren la mayor mortalidad (ca. 50%) lo cual no está muy alejado a lo encontrado para otras especies (Hartshorn, 1978; Sarukhán, 1978; Bullock, 1981; Córdova, 1979; Enright, 1979).

A pesar de que no hicimos un seguimiento detallado de las plántulas (definidas estas en un sentido estricto) la curva de sobrevivencia incluyendo semillas, plántulas y diferentes etapas de juveniles se asemeja a una curva tipo II de Deevey (ver Figura) que se asemeja a lo obtenido para otras especies tropicales (Fournier & Salas, 1967; Wyatt-Smith, 1968; Sarukhán, 1980; Córdova, 1985).

Este tipo de curvas supone que existe una tasa de mortalidad constante a lo largo del ciclo de vida. Las causas de mortalidad que se han reportado en la literatura, para especies tropicales, son muy variadas. Entre estas podemos mencionar, la luz, la influencia de depredadores (incluyendo patógenos y herbívoros) y daños mecánicos.

El primer factor, la luz, es uno de los que mejor se ha documentado y una de las conclusiones más relevantes es que el crecimiento y en general la regeneración de las plantas dependen de la apertura de claros (), llegando al caso de que más del 50% de las especies de La Selva en Costa Rica dependen de

este factor en alguna etapa de su ciclo de vida (Hartshorn, 1978).

Sin embargo, a pesar de que la luz puede influir en estimular un mayor crecimiento en tamaño de los individuos de una población, no está claro que esto necesariamente este ligado a una mayor sobrevivencia. De las pocas evidencias reportadas, estas muestran resultados contradictorios (Córdova, 1979; Augspurger, 1983). Para el caso de la mortalidad de Phoenicophorium hirsigianum y Lodoicea maldivica se debe a la competencia interespecifica en condiciones de limitación de luz (Savage & Ashton, 1983). En el caso de las plántulas de C. tepejilote si existe una correlación entre el crecimiento y la mayor cantidad y calidad de la luz (del Amo, 1985). Este estudio reporta además que el área foliar es mayor en los individuos que crecen en condiciones de mayor cantidad de luz aunque los patrones de sobrevivencia no se han evaluado experimentalmente.

Por otra parte, la influencia de la luz en los parámetros demográficos de las plantas depende de otros factores como por ejemplo, el tamaño de la apertura producida, la orientación de la misma, condiciones topográficas, etc.. De esta manera puede resultar muy circunstancial que la apertura de un claro coincida con los eventos reproductivos, de dispersión o del banco de semillas de las especies vegetales.

Los requerimientos específicos para el desarrollo de las especies pueden ser muy variables, por ejemplo, en Brosimum alicastrum varias condiciones de luz pueden ser favorables (Peters, 198) mientras que Cecropia obtusifolia requiere de

condiciones más específicas de luz (Alvarez-Buylla, 1986). La primera es una especie denominada emergente que alcanza alturas hasta de 25 metros con una buena regeneración de plántulas y juveniles; la segunda es una típica pionera que únicamente puede crecer en condiciones abiertas. C. tepejilote en condiciones naturales no es una especie que tienda a ocupar los claros producidos en la selva, sino que tiende a ser una especie típicamente umbrófila. Esto muestra la diversidad de respuestas que presentan las especies en conjunción con la dinámica de la comunidad.

En cuanto a los depredadores, patógenos y herbívoros, es interesante notar que los herbívoros que se alimentan del follaje de los adultos de C. tepejilote, en particular Calyptocephala marginipennis (Chrysomelidae) un herbívoro específico, no se encuentran en las plántulas y escasamente en los juveniles. A pesar de que este herbívoro no influye directamente (aunque si asociado con otros factores, ver Oyama, 1984) en la mortalidad de los adultos de C. tepejilote, si es de esperarse por el grado de daño producido que si utilizara a las plántulas, si podría disminuir las probabilidades de sobrevivencia de las mismas.

A pesar de que se hayan encontrado correlaciones negativas entre la intensidad de daño foliar y la longevidad de las plántulas en condiciones naturales es muy difícil evaluar las causalidades y efectos, y los resultados pueden tener varias interpretaciones por ejemplo, que el daño foliar puede ser un síntoma de debilitamiento de la plántula debido a factores ambientales (luz, agua, etc.) o presenta mayores probabilidades de ser infestadas por patógenos, o pierdan su capacidad

fotosintético que hace que se reduzca la longevidad de las plántulas (Clark & Clark, 1985). Por otra parte, en diversos estudios se han encontrado resultados contradictorios, esto es hay evidencias de una correlación positiva entre la sobrevivencia de plántulas y daños foliares (Coley, 1983; Marquis, 1984; Clark & Clark, 1985) y otros donde se muestra que no hay tal correlación (Becker, 1983).

Por otra parte, las hipótesis propuestas por Janzen (1970) sobre los efectos de la distancia y la densidad en la mortalidad de plántulas de especies tropicales está por averiguarse. Densidades de 0.3 plántulas por m² encontrados en C. tepejilote nos hacen pensar que es muy baja la competencia intraespecífica; algo similar ocurre con Dipteryx panamensis (Clark & Clark, 1984, 1985). Sin embargo, en condiciones de alta densidad se ha demostrado que puede ser un factor de mortalidad como ocurre en la palma Livistona eastonii (Hnatiuk, 1977).

Al parecer, los daños mecánicos (caída de ramas, árboles, lluvias, etc.) son los que influyen más notoriamente en la sobrevivencia de las plántulas de C. tepejilote (K. Oyama, obs. pers.), al igual que ocurre con otras especies como Nectandra ambigens (Córdova, 1979).

Otra factor de mortalidad en plántulas tropicales es el efecto de patógenos. Este tema es poco estudiado, aunque se ha encontrado en algunos casos que tiene fuertes efectos sobre la sobrevivencia de plántulas (Janzen, 1976; Denslow, 1980; Becker, 1983; Augspurger, 1983).

De esta manera, podemos considerar que las etapas de

semillas y plántulas son sumamente críticas para el desarrollo posterior de C. tepejilote en condiciones naturales y que en gran medida determinan su dinámica poblacional (ver Capítulos 4 y 9) así como su estructuración dentro de la dinámica de regeneración natural de la comunidad.

En los siguientes capítulos se detallan los estudios sobre algunos factores que influyen en la mortalidad de C. tepejilote, en particular la depredación de semillas (Capítulo 4) y la defoliación artificial (Capítulo 5) como una forma de evaluar experimentalmente la acción conjunta entre herbívoros y el daño mecánico producido por la caída de ramas y árboles sobre la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de C. tepejilote.

BIBLIOGRAFIA.

- Alvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la Selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Augspurger, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree Platypodium elegans, and the scape of its seedlings from fungal pathogens. J. Ecol. 71:759-791.
- Bawa, K.S. & P.A. Opler. 1977. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. Evolution 31:64-68.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo & J. Canham. Structure and Composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México (Manuscript).
- Bullock, S.H. 1982. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree Compsonaura sprucei. Oecologia (Berlin) 55:238-242.
- Bullock, S.H. 1984. Biomass and nutrient allocation in a neotropical dioecious palm. Oecologia (Berlin) 63:426-428.
- Bullock, S.H. & K.S. Bawa. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in Jacaratia dolichaula (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican forest. Ecology 62:1494-1504.
- Bullock, S.H. & K.S. Bawa. 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in Guarea rhopalocarpa in Costa Rican rain forest. Ecology 64:851-861.
- Córdova, B. 1979. Efectos de la densidad, la distancia al árbol

y la depredación en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de Nectandra ambigens (Blake). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

- ----- . 1985. Demografía de árboles tropicales. En A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp.103-128. CECSA, México.

- Cox, P.A. 1981. Niche partitioning between sexes of dioecious plants. Am. Nat. 117:295-307.

- Del Amo, S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp.79-91. CECSA, México.

- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo & A. Butanda (Eds.). 1976. Investigaciones sobre la Regeneración Natural de Selvas Altas de Veracruz, México. CECSA, México.

- Falinski, J.B. 1980. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer dioecious woody plants. Vegetatio 43:23-38.

- Gómez-Pompa, A. & S. del Amo (Eds.). 1985. Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. V.II. CECSA, México.

- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In T.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical Trees as Living Systems. pp.617-638. Cambridge University Press, Cambridge.

- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas

- perennifolias. En Gómez-Pompa, A. & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp.191-239. CECSA, México.
- Meagher, T.R. & J. Antonovics. 1982. The population biology of Chamaelirium luteum, a dioecious member of the lily family: life history studies. Ecology 63:1690-1700.
 - Nuñez-Farfán, J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
 - Oyama, K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Chamaedorea tepejilote (Palmae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
 - Oyama, K. & R. Dirzo. Studies on the interaction between a dioecious palm, Chamaedorea tepejilote and its specific herbivore, Calyptocephala marginipennis (Chrysomelidae). I. Differential herbivory between sexes. (Manuscript).
 - Oyama, K., R. Dirzo & G. Ibarra-Manríquez. Estructura poblacional de la palma dioica, Chamaedorea tepejilote Liebm. ex. Mart., y su ubicación en una comunidad tropical en México. (Enviado a Biotropica).
 - Peters, C.M. 1986. Reproduction, growth and the population dynamics of Brosimum alicastrum SW. in a moist tropical forest of Central Veracruz, Mexico. Ph.D. Dissertation. Yale University, New Haven, Connecticut.
 - Piñero, D., J. Sarukhán & E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas, Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37:60-118.

- Piñero, D. & J. Sarukhán. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:461-472.
- Piñero, D., J. Sarukhán & P. Alberdi. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:473-481.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos, A. Mendoza, E. Alvarez-Buylla & J. Sarukhán. 1986. Demographic studies in Astrocaryum mexicanum and their use in understanding community dynamics. Principes 30(3):108-116.
- Pyke, D.A. & J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. Ecology 67:240-245.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In P.B. Tomlinson & N.H. Zimmermann (Eds.). Tropical Trees as Living Systems. pp.163-184. Cambridge University Press, Cambridge.
- ----- . 1980. Demographic problems in a tropical system. In O.T. Solbrig (Ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. pp.163-188. University of California Press, Berkeley.
- Sarukhán, J., M. Martínez-Ramos & D. Piñero. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. In R. Dirzo & J. Sarukhán (Eds.). Perspectives on Plant Population Biology. pp.83-106. Sinauer Associates Publ. Sunderland, Massachusetts.
- Sarukhán, J., D. Piñero & M. Martínez-Ramos. 1985. Plant demography: a community level interpretation. In J. White (Ed.) Studies on Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper. pp.

Academic Press Inc., London.

- Savage, A.J.P. & P.S. Ashton. 1983. The population structure of the double coconut and some other seychelles palms. Biotropica 15:15-25.

- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman & Co., San Francisco.

- Wyatt-Smith, J. 1968. Seedling sapling survival of Shorea leprosula, Shorea parvifolia and Koompassia malaccensis. Malayan Forester 54:187-196.

CAPITULO 4. DEPREDACION DE SEMILLAS.

RESUMEN.

1. En este trabajo se presentan los resultados de la depredación de semillas de Chamaedorea tepejilote por parte de un insecto (Curculionidae) aun no identificado.
2. Se describe la historia natural de la interacción resaltando las características importantes para el reconocimiento del daño de este insecto sobre los frutos de C. tepejilote en condiciones naturales.
3. Los niveles de depredación tanto pre- como post-dispersión son analizados, así como la intensidad de la depredación en función de la densidad de frutos por planta.
4. Observaciones sobre la dispersión en el suelo son descritos a la luz de la formación de un banco de semillas y de plántulas.
5. Se discuten estas evidencias en el contexto de los mecanismos de escape de las semillas a los depredadores, así como el efecto de esta depredación en la dinámica poblacional de C. tepejilote.

INTRODUCCION.

La depredación de semillas es uno de los factores más importantes que influyen en la mortalidad de las plantas. Sin embargo, pocos estudios han evaluado el efecto de este factor en la dinámica poblacional de las especies vegetales siendo la descripción de la historia natural lo más común.

El papel de la depredación es muy común en las poblaciones naturales y los principales depredadores son mamíferos, aves e insectos abarcando un número considerable de familias. Los niveles de daño para la fase de semillas es muy variable que van del 1% al 100%, siendo el rango más común entre 10 y 90%, con lo cual es muy complicado obtener conclusiones acerca de posibles patrones generales de esta interacción (Janzen, 1970).

La depredación de semillas puede estudiarse en dos fases principalmente, depredación pre y post-dispersión. Naturalmente un fenómeno estrechamente ligado a la depredación es la dispersión de las semillas, aunque comunmente se estudian por separado.

En la fase previa a la dispersión existen problemas metodológicos, ya que para analizar el daño producido por depredadores es necesario remover los frutos y esto limita el análisis del destino final de las semillas.

Por otra parte, dentro de los mecanismos de defensa de las plantas a los depredadores se han postulado diversos factores, siendo los más conocidos los factores físicos y químicos que establecen una barrera a patógenos y depredadores. Sin embargo, para la fase de pre-dispersión se ha sugerido que si

la depredación en esta fase es alta las posibles respuestas para evitar este daño serían o destruir el número y/o el tamaño de las semillas, y/o incrementar el tamaño de la cosecha de frutos para saciar a los depredadores escapando a la depredación un porcentaje de la producción total de semillas.

Para la fase de la post-dispersión es más fácil el estudio y se han planteado ideas más precisas sobre los posibles eventos que pueden influir en la mortalidad de las semillas. La sombra de semillas que se genera alrededor del árbol parental hace posible suponer que el destino de plántulas y semillas dependen de la proximidad con el árbol progenitor. Se han reconocido a manera de hipótesis, dos tipos de respuestas, la respuesta a distancia y a la densidad. La primera señala que la intensidad de la depredación decrece al incrementarse la distancia con respecto al árbol progenitor; y la segunda, la disminución de la depredación al decrecer la densidad de semillas independientemente de la distancia con respecto al individuo progenitor (Janzen, 1970). Recientemente, se han contrastado estas hipótesis a la luz de las evidencias acumuladas a partir del planteamiento de estas hipótesis y al parecer la mayoría de los estudios comprueban positivamente estas (ver Clark y Clark, 1984).

Con estos antecedentes en este capítulo se describe la historia natural de la interacción entre un depredador específico de semillas (curculiónido aún no identificado) de Chamaedorea tepejilote así como una cuantificación de los niveles de daño ocasionados por este insecto.

MÉTODOS.

Para conocer los niveles de depredación de semillas de Chamaedorea tepejilote se hicieron observaciones del grado de maduración de frutos y de estos el número que se encontraban depredados en la infrutescencia. Se realizaron observaciones en 37 individuos (105 infrutescencias, 2084 frutos) de agosto a noviembre de 1985.

En una muestra de 17 individuos se colocaron canastas recolectoras de 1 metro de diámetro en la base de estos individuos debajo de las infrutescencias para recoger periódicamente las semillas que potencialmente caerían directamente al suelo. Estas eran separadas en función del grado de maduración y depredación para conocer el destino final de las mismas. Los frutos eran clasificados en maduros depredados y no depredados, inmaduros depredados y no depredados, y otros (abortos, mal desarrollados, etc.).

Colateralmente se hicieron observaciones preliminares del grado de eliminación (dispersión o transportación) de las semillas del suelo utilizando semillas sanas (grupos de 20 semillas) en dispositivos con cubiertas con diferentes aberturas de malla (2 cm², 0.5 cm²) y dispositivos sin cubierta. Esto se realizó con la intención de restringir el acceso y discriminar entre los animales potenciales que podrían infectar o mover las semillas. Esto es, mallas con aberturas muy pequeñas (0.5 cm²) solo permitiría la entrada a insectos muy pequeños, los de 2 cm² a insectos medianos y dispositivos sin malla a mamíferos pequeños.

Simultáneamente, se eligieron infrutescencias con frutos en pie y se hicieron observaciones de los animales visitantes a diferentes horas del día.

Colateralmente y con la intención de identificar los depredadores naturales se hicieron cultivos con semillas depredadas por insectos.

HISTORIA NATURAL.

La depredación de semillas de Chamedorea tepajilote la realiza principalmente una larva de una especie de Curculiónido (aún no identificado; ver Figura 4.1) que probablemente parasita a las semillas previo a la formación del fruto.

Los frutos de C. tepajilote son negros cuando maduran (verde cuando son inmaduros), son elipsoides-ovoides, de 10 a 15 mm de largo, de 6 a 8.5 mm de ancho; con el exocarpio delgado, poco membranoso; el mesocarpio poco carnoso, mucilaginoso, verde aromático; el endocarpio poco membranoso y fibroso. Las semillas son café-amarillentas claras, de 9 a 11 mm de largo y de 5 a 6.5 mm de ancho, de forma elipsoide (Aguilar-Amar, 1986).

La fenología reproductiva de los frutos de las especies de Chamedorea se extiende a lo largo del año siendo un recurso potencialmente utilizable por los frugívoros y dispersores que coexisten en esta zona de Los Tuxtlas.

La detección visual de este insecto se puede realizar porque deja una mancha negra en el centro del fruto que aparece al inicio del proceso de maduración del fruto. Al ir madurando el fruto esta mancha se vuelve más pronunciada (aunque visualmente más difícil de detectar por la coloración negra del fruto); y después de 2 ó 3 meses el insecto forma un agujero por donde finalmente sale el adulto. En todos los casos únicamente se presenta una larva por semilla.

Para corroborar si la mancha que aparece en el fruto es un reflejo de la presencia de la larva del curculiónido se colectaron más de 500 frutos (de 16 inflorescencias de 8

individuos) y se abrieron para conocer su contenido. Esto se realizó a finales del mes de julio de 1985 cuando se inicia la maduración de los frutos. En la mayoría de los casos (>95%) de los frutos con manchas encontramos larvas de este insecto dentro de las semillas.

Por otra parte, las semillas de C. tepejilote germinan relativamente pronto (2 meses) después de caer al suelo.

Las semillas de C. tepejilote se han encontrado en los abasones de ratones heterómidos (Heteromys desmarestianus). El número de especies de semillas utilizadas por esta especie de ratón es muy amplia (más de 20 especies) pero las especies de Chamaedorea spp. se encuentran entre las 5 especies más comunes. Se ha llegado a encontrar hasta 4 semillas de Chamaedorea spp. en cada abason, aunque generalmente fragmentados, lo cual sugiere fuertemente que son depredados por este ratón (V. Sánchez-Cordero, com. pers.).

Observaciones experimentales han mostrado que dentro del potencial de semillas de la selva de Los Tuxtlas que pueden ser utilizados por los ratones de las especies Peromyscus sp. y Heteromys sp. presentan una baja preferencia por las semillas de Chamaedorea spp. (P. Ortiz-Escobar, com.pers.).

Por otra parte, aves de varias especies se les ha visto alimentándose de frutos de C. tepejilote (D. Van-Dorp, com. pers.).

De esta forma, la depredación, la dispersión y el establecimiento de C. tepejilote presentan una dinámica muy compleja que requiere de estudios más cuidadosos. En la siguiente sección se presentan algunos datos de la depredación de

las semillas de C. tepalilote.

RESULTADOS.

En el Cuadro 4.1 se presentan los porcentajes de depredación de semillas con diferentes grados de maduración (inmaduros y maduros), desde agosto a octubre de 1985. El porcentaje de depredación va de 61.56% a principios de las observaciones (julio-agosto de 1985) considerando el total de la muestra (2084) frutos independientemente del grado de maduración (58.49% en frutos inmaduros y 3.07% en frutos maduros). Aproximadamente el 90% de los frutos (1888 frutos) se encuentran inmaduros y sólo un 8.5% (180 frutos) han madurado para esta fecha. Lo interesante es que el porcentaje de depredación en función de la maduración del fruto es mayor en los inmaduros (64.50%) que en los maduros (35.50%). Esto da una cierta probabilidad de que los frutos que maduran precozmente "escapen" a la depredación aunque no deja de ser menor el número de frutos que no son depredados.

Para septiembre el porcentaje de frutos que permanecen en los individuos es de 73.22% (1526 frutos) y el resto (588 frutos, 26.78%) han sido removidos. De los frutos que permanecen el 43.45% (663 de 1526 frutos) están depredados por lo que se puede considerar que el porcentaje de depredación no aumenta considerablemente, ya que el total de removidos y depredados hacen un 58.93% con respecto al total (2084 frutos) (esto suponiendo que la mayoría de las semillas removidas están depredadas).

Si comparamos este último valor (58.93%) con el mes anterior para semillas depredadas, 61.56% encontramos una diferencia de

2.63% que pueda estar reflejando el error asociado al tratar de caracterizar semillas depredadas visualmente con la marca que dejan las larvas del curculionido (ver Cuadro 4.2).

De las observaciones de remoción (Cuadro 4.2) (muestra de 17 individuos con canasta) el resultado obtenido muestra que el 79.22% (732 frutos) permanecen y del 20.78% restante, el 9.96% caen al suelo (a las canastas) y el otro 10.82% son removidos (o del individuo o del suelo-canasta).

Para el último mes de observación (octubre) se han perdido el 49.46% de las que el 22.84% caen al suelo debajo del árbol progenitor y el resto (26.62%) son removidas. De las semillas que caen directamente debajo del árbol progenitor, el 3.68% (34 semillas) están depredadas y el 19.16% están sanas (177 semillas). De las semillas removidas, aumenta el porcentaje (26.62% 246 semillas); este valor puede estar incluyendo semillas depredadas, semillas que por su alto grado de depredación se han descompuesto y semillas realmente dispersadas y con cierta probabilidad de sobrevivir.

Para conocer si la depredación de semillas depende de la densidad de frutos por planta, en el Cuadro 4.3 se presentan los porcentajes de depredación para individuos con diferentes números de frutos. El mayor porcentaje de depredación se presentan tanto en individuos con muchos frutos por planta (hasta 240 frutos) como en individuos con una densidad muy baja (de 0 a 30 frutos) sin que existan diferencias significativas en la proporción de semillas dañadas ($F = 1.658, P > 0.10, N.S.$).

Cuadro 4.1. Depredación de semillas pre-dispersión de *Chamaedorea tepalote* de agosto a octubre de 1985.

	SEMILLAS DEPREADAS % (N)		
	1 Agosto	10 Septiembre	28 octubre
Inmaduros	58.49 (1219)	15.64 (326)	10.12 (211)
Maduros	3.07 (64)	16.17 (337)	2.16 (45)
Otros (abortos, etc.)	----	0.34 (7)	----

	SEMILLAS NO-DEPREADAS % (N)		
	1 Agosto	10 Septiembre	28 octubre
Inmaduros	32.10 (669)	24.28 (506)	3.84 (80)
Maduros	5.57 (116)	9.64 (201)	17.08 (356)
Otros (abortos, etc.)	0.77 (16)	7.15 (149)	10.65 (222)
Removidos	----	26.78 (558)	56.14 (1170)

Cuadro 4.2. Depredación de semillas post-dispersión de Chamaedorea tepejilote de agosto a octubre de 1985.

	Numero de semillas % (n)					
	Agosto-Septiembre			Septiembre-Octubre		
	(D)	(ND)		(D)	(ND)	
Debajo del arbol progenitor	9.96 (92)	2.81 (26)	7.14 (66)	22.84 (211)	3.68 (34)	19.16 (177)
Removidas (dispersadas)	10.82 (100)			26.62 (246)		
Permanecen	79.22 (732)			50.54 (467)		
Total	100.00 (924)			100.00 (924)		

(D) semillas depredadas; (ND) semillas no-depredadas.

Cuadro 4.3. Depredacion de semillas en funcion de la densidad de semillas por individuo. Los valores representan promedios de porcentajes transformados al arcoseno.

Numero de semillas	X + E.E.	N	F	P
0 - 30	0.64 + 0.08	20	1.657	> 0.20 N.S.
31 - 60	0.77 + 0.11	5		
61 - 120	0.43 + 0.16	5		
121 - 240	0.83 + 0.06	7		

DISCUSION.

Uno de los problemas fundamentales asociados con la depredación de semillas es su influencia en la demografía global de un organismo. Indudablemente, los niveles de depredación que se presentan en C. tepejilote son altos y comparados con otras especies de zonas tropicales en donde se ha estudiado caben dentro del rango reportado (Janzen, 1970). Sin embargo, la importancia de la depredación en la dinámica poblacional ha sido poco estudiado y en los casos en los que se ha hecho se ha demostrado que son los factores que determinan las fases más sensibles dentro de los análisis de sensibilidad (Caswell, 1978) como ocurre en el caso de Astrocaryum mexicanum (Piffero et al., 1984). A pesar de que este tipo de análisis no se han elaborado para muchas especies es indudable su influencia en la determinación de la mortalidad de plantas (Janzen, 1970). Para el caso de C. tepejilote se discutirá su dinámica en un capítulo posterior (Capítulo 9).

Otro de los problemas involucrados es la influencia de este evento de depredación de semillas en el patrón de distribución de los individuos involucrados, y particularmente el patrón de distribución de los descendientes (semillas y plántulas) en relación al individuo progenitor (Janzen, 1970; Hubbell, 1979; Clark & Clark, 1984). Se han postulado principalmente la hipótesis de la densidad y la hipótesis de la distancia como posibles mecanismos que originan diversidad cuando influyen depredadores y patógenos.

De esta hipótesis, aunque no fueron probadas directamente en

este trabajo, podemos mencionar algunos elementos que nos pueden ayudar a entender este proceso en el caso de C. tepejilote.

En C. tepejilote hemos observado que la remoción de las semillas del suelo es muy rápido y probablemente muchas de las semillas que caen al suelo son depredadas por ratones. Sin embargo, caen muy pocas semillas al suelo (con respecto al total de semillas producidas) y un buen porcentaje de las mismas se encuentran total o parcialmente dañados por lo que suponemos que las pocas semillas sanas que caen al suelo no son una fuente "atractiva" de alimento para los depredadores. Por tanto, estas semillas tienen altas probabilidades de tener éxito en caso de que germinen ya que también la competencia intraespecífica sería mínima debajo del árbol parental. De alguna manera esto podría explicar la agregación que presentan los individuos de C. tepejilote en el espacio (ver Capítulo 3 y Oyama et al. Ms).

Sin embargo, es necesario realizar observaciones más cuidadosas sobre dos aspectos que pueden ser fundamentales. En primer lugar, cuantificar el grado de dispersión tanto pre como post-dispersión. En segundo lugar, los efectos de la dispersión en relación con los efectos de la densidad de semillas debajo del árbol progenitor, así como su destino final, esto es, conocer los eventos de mortalidad en función de la distancia y la densidad. Esta fase de plántulas puede tener relaciones muy diferentes a la de los adultos. En particular, observaciones personales, los herbívoros que visitan a los adultos no se presentan a nivel de las plántulas y probablemente patógenos son los que pueden ser importantes en esta fase.

Para documentar esto mencionaremos algunos casos en donde se

ha probado con mayor precisión estas hipótesis. Becker et al., (1985) demostraron en Aglaiia sp. (Meliaceae) que las plántulas de esta especie sufren una mayor mortalidad cerca del árbol progenitor que aquellos que se encuentran lejos del mismo. Igualmente se demostró que los depredadores (vertebrados) de semillas remueven más semillas debajo de la copa del árbol parental que lejos del mismo. Estos hechos sugieren que la dispersión es muy relevante para el establecimiento de esta especie.

Otro aspecto que es importante discutir es el llamado "escape" a la depredación que presentan las plantas para evitar la eliminación biológica de sus propágulos. Dentro de los mecanismos de defensa que se han formulado en la literatura para evitar la depredación podemos mencionar los químicos (a través de compuestos secundarios y bajas calidad nutricionales) (ver Rosenthal & Janzen, 1979), los físicos (textura, pubescencia, etc.) y los llamados escape en tiempo y en espacio.

Para el caso de C. tepejilote estas formas de defensa no se han evaluado directamente pero al parecer no existe ningún impedimento por parte de las semillas para evitar este depredador específico. De alguna manera, en nuestro caso es un depredador especialista que se encuentra acoplado para utilizar los recursos que le provee C. tepejilote. Sin embargo, al parecer se presenta el fenómeno denominado escape por "saciación" (Janzen, 1978) en donde se sugiere que la planta produce tal cantidad de recursos (en este caso semillas) que sacia los requerimientos alimenticios del depredador, dejando un porcentaje importante de propágulos

para el establecimiento y propagación de la planta. No existe una definición precisa sobre el número de semillas o entes que deben quedar liberadas del depredador y basta con que algunos puedan germinar y establecerse para conocer si este mecanismo de defensa es idóneo o no. Por otra parte, el caso más simple de saciación del depredador de semillas se presenta cuando el número de depredadores de semillas que arriban a la cosecha de semillas de un individuo es independiente del tamaño de la cosecha de semillas y de la tasa de remoción por agentes dispersores (Janzen, 1978). En el caso de C. tepejilote existe claramente este fenómeno (ver Cuadro 4.3) e indudablemente es un factor de selección en contra de individuos que por diversas razones no puedan o no produzcan el número suficiente de semillas para lograr esta saciación de los depredadores. Como se revisará en los capítulos sobre la reproducción y las historias de vida de C. tepejilote existen varios factores muy relacionados con este de la depredación que pueden estar influyendo en la selección de organismos.

De esto no se desprende que no existan casos en donde pueda haber cierta selección por algunos individuos en el momento de la remoción de las semillas. La variabilidad de respuesta puede ser alta y se ha observado que si existe cierta preferencia por parte de algunos mamíferos por cosechas grandes de frutos (efecto de densidad) (Janzen, 1978). En el caso de C. tepejilote no existe una preferencia por el tamaño de la cosecha aunque si existen casos en donde la infrutescencia son removidas casi de un solo golpe por la accesibilidad que presentan estas infrutescencias a los depredadores. Esto se presenta principalmente en individuos

reproductivos pequeños que producen infrutescencias que se encuentran cerca del suelo (K. Oyama, obs. pers.).

Probablemente la saciación del depredador se presente más comunmente a través de una selección de la sincronización de conoespecíficos a través de "claves" medioambientales que perciban en común, a través de selección de mecanismos fisiológicos que reducen la amplitud de la dispersión, del tiempo de la producción de semillas de la población y a través de la selección de una remoción rápida de semillas por los agentes dispersores. Los ejemplos más espectaculares en comunidades tropicales son las dipterocarpaceas del SE de Malasia (Janzen, 1974), el bambú y Strobilanthes (Janzen, 1976); sin embargo, a una escala mayor, el tiempo y tamaño de la cosecha de casi todos los individuos están involucrados en alguna medida en la saciación del depredador (Janzen, 1978). Este último comentario es el que se puede aplicar en C. tepejilote en donde existe una gran variación en la producción de frutos (ver Capítulo 7).

Un fenómeno estrechamente relacionado con la saciación de depredadores, en última instancia, es el denominado "mast-fruiting". Al parecer es la última expresión de un fenómeno coevolutivo entre depredadores y plantas (Janzen, 1978).

De este capítulo podemos concluir que la depredación de semillas por el curculiónido es considerable (más del 60% de semillas producidas) presentándose una serie de respuestas en las plantas como una variabilidad en la producción de frutos que puede interpretarse como una forma de evadir el depredador. Esto no necesariamente puede concluirse como una relación causa-efecto

pero que de alguna manera están relacionados y de una forma muy particular. Por otra parte, esta alta depredación origina que la cantidad de semillas que caen al suelo sean muy pocas y estas al germinar en poco tiempo ocasionan que el banco de semillas sea prácticamente nulo. Las consecuencias demográficas se discutirán en el Capítulo 9.

BIBLIOGRAFIA.

- Aguilar-Amar, R.I. 1986. El género Chamaedorea Willd. (Palmae) en el estado de Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Veracruzana. México.
- Becker, P., L.W. Lee, E.D. Rothman & W.D. Hamilton. 1985. Seed predation and the coexistence of tree species: Hubbell's models revisited. Oikos 44:
- Clark, D.A. & D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. Am. Nat. 124:769-788.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. Science 203:1299-1309.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am. Nat. 104:501-528.
- ----- . 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. Biotropica 6:69-103.
- ----- . 1976. Why bamboos wait so long to flower?. Annu. Rev. Ecol. Syst. 7:347-391.
- ----- . 1978. Seeding patterns of tropical trees. In P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical Trees as Living Systems. pp.83-128. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (Eds.). Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, New York.

CAPITULO 5. DEFOLIACION ARTIFICIAL.

RESUMEN.

1. En esta sección se presentan los resultados de un experimento de defoliación en los individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote.
2. Se aplicaron 3 niveles de defoliación (25%, 50% y 100%) para conocer su efecto sobre la sobrevivencia, la producción foliar y el comportamiento reproductivo (probabilidad reproductiva, producción de inflorescencias y de frutos) de C. tepejilote.
3. Los resultados indican que existe un efecto de la defoliación en todos los parámetros excepto en la producción de inflorescencias en las hembras.
4. En la producción de hojas el tratamiento del 100% es donde hubo mayores diferencias.
5. En la producción de inflorescencias en los machos todos los tratamientos difirieron con respecto a un control.
6. La producción de frutos fue más alta en el tratamiento del 25% aunque en el segundo año no hubo diferencias en ningún caso. Sin embargo, existe una alta variabilidad de respuesta en el último año.
7. La probabilidad reproductiva fue más alta en todos los tratamientos con respecto al control.
8. Se discuten estos resultados a la luz de posibles compensaciones fisiológicos que desarrollan las plantas como respuesta al efecto de la defoliación.

INTRODUCCION.

Estudios recientes sobre la regeneración natural de las comunidades tropicales han mostrado que las selvas presentan una dinámica muy particular determinada por la caída natural de árboles y ramas que originan un mosaico de microambientes que permiten el establecimiento de especies vegetales con características muy variadas (Denslow, 1980; Brokaw, 1983; Martínez-Ramos, 1985). A pesar de que no existe un acuerdo sobre las posibles estrategias ecológicas que siguen las diferentes especies vegetales ante este mosaico de microambientes, estudios sobre la colonización, establecimiento y reproducción de las mismas han permitido esbozar algunas formas de ocupación de los espacios de las comunidades neotropicales. Una clasificación de las plantas ha sido propuesta por Martínez-Ramos (1985) para la comunidad de Los Tuxtlas y se han denominado pioneras, nómadas y tolerantes a las estrategias de ciclo de vida que coexisten en estas comunidades.

De este fenómeno de renovación del dosel de la comunidad se puede inferir que los individuos de las diferentes especies que se encuentran debajo del dosel están sujetas a una presión considerable por la caída de ramas y árboles del dosel que determinan en gran medida su establecimiento. Como una consecuencia de esto, esta caída natural puede estar influyendo en la adecuación individual de los organismos reduciendo sus valores de sobrevivencia, crecimiento y reproducción.

Estudios sobre el impacto de esta tasa de renovación del dosel sobre especies del dosel inferior se han hecho a través de

simular experimentalmente a través de defoliar con diferentes intensidades la copa de los árboles. Estos estudios han mostrado tener una influencia considerable por ejemplo sobre el crecimiento y reproducción de 6 especies tropicales (Rockwood, 1973) o sobre la probabilidad reproductiva en una palma típica del estrato inferior de la comunidad de Los Tuxtlas (Mendoza, 1981; Mendoza et al., 1987).

Por otro lado, la influencia de otros factores biológicos aunados a esta dinámica puede profundizar o alterar el efecto sobre las plantas. En particular, herbívoros y patógenos pueden jugar un papel importante en la defoliación de las plantas.

En Chamaedorea tepejilote se ha demostrado que la presión de herbivoría que ejerce un herbívoro específico, Calyptocephala marginipennis, es considerable (Oyama, 1984). Este herbívoro al consumir el follaje de la planta deja una serie de hendiduras longitudinales, que junto con la caída de ramas u otros objetos del dosel pueden influir en la tasa de renovación foliar e incluso en algunos casos en la mortalidad de los individuos.

Sin embargo, la evaluación sobre el efecto de estos eventos combinados sobre la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de C. tepejilote no ha sido evaluada. De esta forma en este capítulo se reporta un experimento de defoliación artificial con diferentes intensidades sobre los individuos machos y hembras de esta especie.

Por otra parte, este estudio de defoliación también tiene un interés práctico ya que dentro de la explotación de las palmas de Chamaedorea spp. una de las formas en que se realiza es a través de defoliaciones masivas para utilizar el follaje con fines de

ornato. Los efectos de estas defoliaciones no es conocida y este tipo de estudios pueden contribuir a esclarecerlas.

De esta manera los objetivos de este trabajo son los siguientes:

1. Conocer el efecto de los diferentes niveles de defoliación artificial sobre el crecimiento (producción foliar), reproducción (probabilidad reproductiva, número de inflorescencias, número de frutos) y sobrevivencia de plantas de C. tepajilote.
2. Conocer si existen respuestas diferenciales en los parámetros mencionados entre los sexos de esta especie.
3. Discutir posibles alternativas de manejo a través del uso de defoliaciones artificiales.

MATERIALES Y METODOS.

Para el experimento de defoliación se seleccionaron 60 individuos de cada sexo de Chamaedorea tepejilote a lo largo de dos transectos que corrían a lo largo de dos de los sitios de observación permanente. El tamaño de los individuos elegidos comprendían alturas desde 1.50 metros a 3.0 metros y no se separaron en categorías más discretas ya que se mostró que no existen diferencias significativas en el comportamiento reproductivo en función del tamaño (ver capítulo).

Se determinaron 3 niveles de defoliación, 25%, 50% y 100%, y los individuos fueron defoliados secuencialmente. Esto es, al primer individuo del transecto se le eliminó el 25% del total de segmentos de cada hoja, al segundo el 50% y al tercero el 100%, y así sucesivamente. Como individuos control se seleccionaron aleatoriamente 20 individuos de cada sexo en los sitios permanentes de observación que estaban a lo largo de los dos transectos.

Se realizaron observaciones periódicas para registrar el número de hojas producidas, el número de inflorescencias, el número de frutos y la sobrevivencia de los individuos durante el periodo comprendido entre noviembre de 1984 a mayo de 1986.

La comparación de la producción de inflorescencias, número de frutos y el número de hojas entre tratamientos (niveles de defoliación y el control) y entre sexos fue analizado a través de un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías para tamaños de muestras desiguales (). La probabilidad reproductiva se analizó con un prueba de G (Sokal & Rohlf, 1969).

RESULTADOS.

Producción de hojas.

La comparación de la producción de hojas se presenta en el Cuadro 5.1 En términos generales no existen diferencias significativas entre los sexos a pesar de que cada sexo presenta un número diferente de hojas en pie (Machos: $X = 4.50 + 1.03$ (N=40); Hembras: $X = 3.53 + 1.24$ (N = 40)).

Entre los tratamientos, el valor más bajo se presenta en las plantas control, seguida de los tratamientos del 25 y 50% y los valores más altos corresponden a los de defoliación del 100%, siendo estas diferencias significativas ($F = 29.16$, $P < 0.001$).

Al analizar separadamente los sexos, los machos presentan un resultado muy similar al patrón general ($F = 16.62$, $P < 0.001$), cosa que no ocurre al analizar las hembras independientemente. En el caso de las hembras, el control no difiere del tratamiento del 50% y el resultado de la defoliación del 100% no difiere del tratamiento del 25% (Cuadro).

Producción de estructuras reproductivas.

La producción de inflorescencias se presenta en el Cuadro y se observa que hay diferencias tanto entre los tratamientos como entre los sexos. Para el caso de los machos el mayor número de inflorescencias producidas corresponde al tratamiento del 50% seguido del de 25% y 100%, aunque entre estos no hay diferencias significativas. La diferencia más importante se presenta al compararlo con el control, donde los tratamientos produjeron más de dos veces de inflorescencias que el control ($F = 8.561$, $P <$

0.001).

En las hembras ocurre un comportamiento muy diferente ya que no existen diferencias significativas ni entre los tratamientos ni con el control.

En el Cuadro 5.2 también se presentan el número de infrutescencias y el número de frutos por individuo para cada caso. En lo referente a las infrutescencias no se presentan diferencias significativas entre los tratamientos ($F = 1.087$, $P > 0.20$). Sin embargo, en el caso de la producción de frutos ocurre un fenómeno muy interesante. En el primer año de registro (1985) el número de frutos fue mayor en el tratamiento del 25% seguido del de 50% y con valores muy similares el tratamiento control y la defoliación del 100%, siendo estas diferencias significativas ($F = 2.902$, $P < 0.05$). Curiosamente, en el segundo año de registro (1986) el patrón cambia, siendo nuevamente los individuos con la defoliación menos severa las que produjeron más frutos, pero seguida de los individuos del tratamiento del 100%; después del de 50% y finalmente del control. En este caso, las diferencias no son significativas a pesar de que los promedios son muy similares ($F = 1.300$, $P > 0.20$) ya que la varianza asociada es muy alta para todos los valores. De alguna manera, sugiere que existen varios factores que pudieron influir en la respuesta además del efecto de la defoliación (ver Discusión).

Probabilidad reproductiva.

Los resultados de la probabilidad reproductiva se presentan en el Cuadro 5.3. En este podemos notar que existen diferencias significativas entre los tratamientos ($G = 15.34$, $P < 0.01$).

Para el registro del año de 1985 los individuos con mayor probabilidad reproductiva son los del tratamiento del 50%, seguido del de 25% y finalmente del control y del tratamiento del 100%. Estos dos últimos valores son muy similares.

Sobrevivencia.

El registro de sobrevivencia no puede ser atribuido a la defoliación ya que los individuos que registramos como muertos fueron por factores bien definidos. Esto es, hubo dos individuos que desaparecieron al ser atacadas las raíces de estas plantas por tuzas; otras 2 por coincidir con la caída de un árbol que partió el meristemo de crecimiento.

Análisis químicos de las hojas.

Para conocer el valor fisiológico de las hojas realizamos un análisis de la concentración de nitrógeno de hojas de diferentes edades y diferentes sexos. En general, no encontramos diferencias significativas ni entre las edades de las hojas ni entre los sexos en cuanto a las concentraciones de este elemento (Cuadro 5.4).

Cuadro 5.1. Comparación de la producción foliar para 6 meses de Chamaedorea tepejilote en un experimento de defoliación artificial. Las líneas continuas indican valores que no difieren significativamente con una prueba de la mínima diferencia significativa.

MACHOS				
Tratamiento	Número de hojas	Número de individuos	F	P
25	0.95 + 0.12	19	16.622	<0.001
50	0.95 + 0.09	20		
100	1.30 + 0.11	20		
Control	0.43 + 0.08	40		

HEMBRAS				
Tratamiento	Número de hojas	Número de individuos	F	P
25	0.90 + 0.10	20	13.268	<0.001
50	0.65 + 0.11	20		
100	1.15 + 0.08	20		
Control	0.40 + 0.08	40		

Cuadro 5.2. Comparación de las estructuras reproductivas para un experimento de defoliación para individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote. Se presentan los promedios \pm un error estándar. Las líneas continuas representan valores que no difieren significativamente.

MACHOS				
Tratamiento (%)	Número de inflorescencias	Número de individuos	F	P
25	9.47 + 1.20	19	8.561	< 0.001
50	11.40 + 0.97	20		
100	9.10 + 1.44	20		
Control	4.75 + 0.81	40		

HEMBRAS				
25	2.95 + 0.88	19	0.296	N.S.
50	2.80 + 0.35	20		
100	2.45 + 0.71	20		
Control	2.30 + 0.39	40		

Número de infrutescencias				
25	2.60 + 0.82	19	1.088	N.S.
50	2.25 + 0.41	20		
100	1.30 + 0.42	20		
Control	1.70 + 0.39	40		

Número de frutos (1985)				
25	118.35 + 40.58	19	2.902	< 0.05
50	74.85 + 24.84	20		
100	35.55 + 17.30	20		
Control	38.85 + 14.00	40		

Número de frutos (1986)				
25	80.07 + 22.70	14	1.300	N.S.
50	50.61 + 22.46	18		
100	69.40 + 35.84	15		
Control	31.62 + 10.10	40		

Cuadro 5.3. Comparación de la probabilidad reproductiva de individuos machos y hembras de Chamaedorca tepejilote en un experimento de defoliación artificial.

Tratamiento (%)	Probabilidad reproductiva	G	P
MACHOS			
25	0.95	23.44	<< 0.001
50	1.00		
100	0.85		
Control	0.57		
HEMBRAS			
25	0.75	15.34	< 0.01
50	1.00		
100	0.65		
Control	0.63		

Cuadro 5.4. Concentración de nitrógeno de hojas de diferente edad y sexo de Chamaedorea tepejilote.

Edad de las hojas	Sexos	
	Machos	Hembras
I	2.97 + 0.37 (4)	3.04 + 0.31 (3)
II	3.19 + 0.31 (4)	2.78 + 0.55 (3)
III	3.11 + 0.42 (4)	2.76 + 0.10 (3)
IV	2.98 + 0.23 (4)	3.06 + 0.34 (3)
V	2.98 + 0.40 (4)	2.41 + 0.20 (3)
F	0.3160	1.8503
P	N.S.	N.S.

DISCUSION.

Se asume que cuando existe una alteración mecánica, como la defoliación (ya sea por remoción física o por herbívoros) la planta responde fisiológicamente ajustando sus procesos metabólicos para compensar cualquier pérdida. Este ajuste puede realizarse incrementándose las tasas fotosintéticas de las estructuras remanentes y/o que las reservas energéticas y las tasas de asimilación se mantengan lo suficientemente altas para prevenir cualquier efecto detrimental sobre la planta.

Naturalmente, supondríamos que mientras el efecto sea mayor, la respuesta de compensación también tendría que ser mayor. Esto se aprecia en la producción foliar de C. tepejilote ya que tanto los individuos machos como hembras producen mayor número de hojas cuando han sido defoliadas totalmente (100%). En Astrocaryum mexicanum ocurre algo similar en palmas juveniles e individuos inmaduros donde la defoliación total está asociada a un 40% de mortalidad (Mendoza et al., 1987).

El efecto de la defoliación sobre el comportamiento reproductivo puede tener consecuencias muy importantes en la adecuación de los individuos que componen las poblaciones de C. tepejilote. Este efecto se ve principalmente en el número de infrutescencias, pero sobretodo en la producción de frutos. Los individuos con el tratamiento de defoliación total producen más hojas y estas apenas compensan el potencial reproductivo promedio que tendría un individuo de C. tepejilote (tanto en la producción de frutos como en la probabilidad reproductiva).

En el resto de los tratamientos (25% y 50%) hay una

respuesta compensatoria notable en la producción de frutos lo cual puede estar sugiriendo una mayor producción de flores tanto de los individuos machos como de las hembras que incrementen las probabilidades de fecundación así como una reasignación de recursos para la maduración de las infrutescencias y de los frutos. La producción de frutos en C. tepejilote al parecer está limitada por polinizadores (ver Capítulo 7) y suministros extras o reasignaciones pueden incrementar esta producción.

Contrariamente a lo reportado en la literatura (Rockwood, 1973; Mendoza et al., 1987) C. tepejilote no dejó de producir infrutescencias con ningún tratamiento lo cual puede indicar una reserva de recursos considerable.

Por otra parte, la respuesta de las plantas puede depender de varios factores tanto intrínsecos como externos. Por ejemplo, el efecto de la defoliación del 100% sobre la producción de frutos en el segundo año tuvo por lo menos 5 tipos de respuestas. Hubo individuos que no se reprodujeron (60%); individuos que produjeron una gran cantidad de frutos (más de 400) pero siendo estos frutos muy pequeños (aproximadamente de la mitad de un fruto normal); otros produjeron una cantidad similar (más de 350 frutos) pero fueron individuos que coincidieron con la apertura de un claro por la caída de un árbol que no dañó la copa; algunos retrasaron la maduración de las estructuras reproductivas y finalmente otras produjeron una cantidad dentro del rango esperado para esta especie con base en registros anteriores.

Estas "irregularidades" en la producción de frutos puede deberse a que por un lado hay una restricción metabólica por

efecto de la defoliación y por otro, a que el evento de la reproducción es un proceso que moviliza una gran cantidad de carbohidratos que son enlaces importantes para los fotosintatos (Kozlowsky, 1971).

La heterogeneidad biótica y física de la selva ha sido motivo de una serie de estudios recientemente en los bosques neotropicales. La selva se ha simulado como un mosaico de microambientes donde diferentes especies la ocupan de acuerdo a sus características de historia de vida. La tasa de renovación del dosel es bastante alto y la caída de ramas y árboles determinan una dinámica muy particular a la selva. En esta situación es bajo la cual se desarrollan los organismos de una comunidad tropical y en particular C. tepejilote, de tal forma que este conjunto de factores que actúan sinérgicamente son los que influyen en el comportamiento de esta especie.

Las posibilidades de abortos no fueron muy evidentes en C. tepejilote a pesar de la limitación de recursos existentes. Esto se ha demostrado en otros trabajos como los desarrollados por Stephenson (1980, 1981).

La longevidad de las hojas no fue evaluada en este estudio y sin duda es un factor de importancia para conocer si la longevidad de las hojas que permanecen incrementan o decrecen su longevidad. Al parecer en C. tepejilote cuando una hoja es dañada (por ejemplo por un herbívoro) la tasa de recambio foliar decrece ligeramente sugiriendo que la longevidad de las hojas disminuye (Oyama, 1984).

El efecto de la defoliación depende de la cantidad y calidad del tejido removido, así como de la fase del desarrollo del

organismo en el momento en que es defoliado. Generalmente se supone que la remoción de las hojas jóvenes tiene mayor efecto en el crecimiento y en la reproducción que la remoción de las hojas viejas. En C. tepejilote los individuos machos y hembras presentan una concentración muy similar de nitrógeno (ver Cuadro 5.4) por lo que no se discriminó el efecto de la remoción en función de la edad de las hojas. Por otra parte, el número de hojas en pie es muy variable y va de 3 a 5 hojas, lo cual hace un poco complicado el diseño experimental para conocer el efecto de la defoliación en función de la edad de las hojas. Sin embargo, las hojas de C. tepejilote son utilizadas por algunos herbívoros, en particular Calyplocephala marginipennis, y el daño producido se va acumulando en el tiempo, y junto con la caída de ramas mencionado anteriormente pueden acelerar la caída de las hojas. Este efecto junto con las posibles diferencias fisiológicas de las hojas de diferente edad es un estudio que deberá realizarse en el futuro.

Indiscutiblemente, es necesario que las observaciones de estos estudios se realicen por varios años ya que los resultados pueden ser muy diferentes después de 1, 2 ó más años, incluso siendo después de varios años cuando se detecten respuestas diferenciales. Esto está documentado en muy pocos casos, siendo en el caso de Astrocaryum mexicanum donde se ha demostrado que el comportamiento reproductivo difiere a lo largo de 4 años (Mendoza et al., 1987).

Para C. tepejilote únicamente se realizó el estudio para un año, aunque se obtuvieron registros de la producción de frutos

para dos años. El número de frutos varió entre años en todos los tratamientos, y se muestra que la capacidad de respuesta de cada planta individual es muy diferente. Esto se refleja en las variancias tan altas que se obtuvieron en cada tratamiento. Esto indica que el efecto de un factor de defoliación puede producir consecuencias muy diferentes a individuos que coexisten en un mismo sitio determinando con esto la estructura genética de la población.

De esta manera, en C. tepejilote no podemos evaluar completamente el efecto de la defoliación aunque indudablemente no ocasiona una mortalidad de adultos en el año de la defoliación. La mortalidad de los individuos está asociada a otros factores principalmente la depredación de raíces por tuzas y la caída natural de objetos del dosel. La defoliación de plántulas en el sustrato herbáceo se ha estudiado en otras especies (Becker, 1983; Mendoza et al., 1987) y su relación con la sobrevivencia no son del todo uniformes, probablemente debido a que las condiciones lumínicas, de temperatura, etc. puedan estar actuando simultáneamente en los eventos de mortalidad de las plantas.

La reproducción se ve "compensada" aunque el tipo de respuesta parece ser que tiene un fuerte componente genético individual que sería interesante estudiar. No hay descartar, finalmente, que estas compensaciones fisiológicas pudieran estar relacionadas con otros procesos como por ejemplo, las interacciones bióticas.

BIBLIOGRAFIA.

- Becker, P. 1983. Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of Shorea seedlings. In S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.). Tropical Rain Forest: Ecology and Mangement. pp.241-252. Blackwell Scientific Pub., Oxford.
- Brokaw, N.V.L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. In E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). The Ecology of a Tropical Forest. pp. . Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. Oecologia 46:18-21.
- Kozlowsky, T.T. 1971. Growth and Development of Trees. Academic Press, New York.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. II. Ed. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V.
- Mendoza, A. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo en Astrocaryum mexicanum. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Mendoza, A., D. Piñero & J. Sarukhán. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. (in press).
- Oyama, K. 1984. Biología comparativa entre individuos

masculinos y femeninos de Chamedorea tepejilote (Palmae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.

- Rockwood, L.L. 1973. The effects of artificial defoliation on seed production of six Costa Rican species. Ecology 54:1363-1369.

- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. Biometry. W.H. Freeman, San Francisco.

- Stephenson, A.G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of Catalpa speciosa (Bignoniaceae). Ecology 6:57-64.

- -----. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12:253-279.

CAPITULO 6. CRECIMIENTO.

RESUMEN.

1. En este capítulo se presentan los resultados sobre el incremento en altura para individuos machos y hembras de Chamaedorea tepajilote para 4 años de observación.
2. Se reportan los patrones generales para diferentes categorías de tamaño así como la variación en el crecimiento para individuos particulares.
3. Se presentan los datos de la tasa de recambio foliar para este mismo periodo de estudio.
4. No se detectaron diferencias significativas en el incremento promedio en función del tamaño de los individuos y de los sexos. Sin embargo, en el incremento neto los individuos que no se reprodujeron en este periodo tuvieron los valores de crecimiento más bajos.
5. Las proporciones de los incrementos en altura en función del tamaño original mostraron que los individuos más pequeños crecieron más que los individuos más grandes.
6. Los resultados de la variación individual en función del tamaño no mostraron diferencias significativas aunque es indudable que existe esta variación solo que depende de otros factores.
7. Estos resultados se discuten en función de las restricciones que se presentan en una comunidad tropical que determinan en gran medida las tasas diferenciales de crecimiento.

INTRODUCCION.

Al estudiar la estructura poblacional de una especie vegetal es importante ubicar ésta en la dinámica general, a través de conocer los cambios de esta estructura en el tiempo. Una fase de esta dinámica es conocer el tiempo que se requiere para que los individuos de diferentes categorías de tamaño o edad pasen de una etapa a la siguiente.

Al tratar de realizar esto, se presentan algunos problemas metodológicos para determinar si el mejor criterio es la edad o el tamaño de los individuos que componen una población. Se ha pensado que la categorización del tamaño (en altura o clases diamétricas) puede ser un criterio útil para definir la dinámica de una población. Los estudios de crecimiento basados en este criterio son muy comunes en especies de zonas templadas (.....). Para el caso de las especies tropicales en algunos casos se ha utilizado este mismo criterio a pesar de que se consideraba que las especies arbóreas de estas localidades no presentaban anillos de crecimiento que reflejaran la regularidad del crecimiento. Estudios en Entandrophragma angolense (Hummell, 1946), Triplochiton scleroxylon (Lowe, 1963), Cordia alliodora (Tschinkel, 1966), Cassia siamea (Mariaux, 1967), Acacia albida (Mariaux, 1967), Brosimum alicastrum (Peters, 1966) son algunos casos en donde se han reportado análisis de crecimiento con base en clases diámétricas.

Sin embargo, en algunos casos se ha llegado a estimar la edad de los individuos a través de conocer la producción foliar y/o crecimiento promedio anual. Particularmente este tipo de

estimaciones son fáciles de realizar en plantas como las palmas. Tal es el caso de Astrocaryum mexicanum en México, lo que ha permitido estudiar con mucho detalle no sólo la dinámica poblacional sino incluso la variabilidad individual en ciertos parámetros demográficos (ver Sarukhán, 1978; Piffero & Sarukhán, 1982; Piffero et al., 1982, 1984). La ventaja de estos casos es que se pueden obtener correlaciones confiables entre el tamaño y la edad. Al tratar de extender estas estimaciones a árboles que ocupan el dosel también se han encontrado cierta relación entre tamaño y edad de los individuos, aunque con una varianza muy alta como es el caso de B. alicastrum que presenta un error asociado hasta de 20 años (Peters, 1986). Esto estaría expresado por árboles muy grandes en tamaño pero muy jóvenes en edad y viceversa.

Esta situación no está mas que reflejando que existen una serie de factores, tanto biológicos como climáticos, que influyen en el crecimiento de los individuos.

Con base en esto, en este capítulo se presentan los resultados del incremento en altura y producción foliar para individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote considerando 4 años de observaciones. Además de mostrar los patrones generales para toda la población, se describen algunos resultados concernientes con la variación individual de esta palma.

MATERIALES Y METODOS.

Para conocer el incremento en altura se midieron los troncos de todos los individuos de tres sitios permanentes de observación (ver capítulo 3) desde el suelo hasta la base del pecíolo de la hoja más vieja en septiembre de 1981. Posteriormente se recensaron los mismos individuos un año (agosto de 1982) y cuatro años después (agosto de 1985).

Simultáneamente se marcaron las hojas nuevas producidas y se contabilizaron el número total de hojas en pie. Esto se realizó cada 6 meses durante 4 años para conocer la producción foliar y la tasa de recambio foliar.

Se analizaron las relaciones del incremento en altura con el tamaño de los individuos, el incremento neto en altura, diferencias individuales en diferentes categorías de tamaño y la tasa de renovación y producción foliar. Los análisis estadísticos se realizaron con base en Zar (1974) y se mencionaran las pruebas correspondientes en cada caso (ver resultados).

RESULTADOS.

Incremento en altura en función del tamaño (edad) de los individuos.

En el Cuadro 6.1 se presentan los valores del incremento promedio en altura alcanzado en 4 años para categorías de tamaño (cada 0.50 m) para individuos machos, hembras y la población total de Chamaedorea tepejilote. En general, no existen diferencias significativas entre los sexos (ANDEVA, $F = 1.405$, N.S.) ni entre tamaños (ANDEVA, $F = 0.436$, N.S.).

Para cada sitio permanente, se detectaron diferencias significativas del crecimiento en función del tamaño de los organismos en el sitio 1 ($F = 2.665$, $P < 0.05$) aunque no para los sexos. Para este sitio los individuos de las categorías de 2.00 a 2.5 m y de más de 3.5 m son los que presentan los incrementos mayores. Para el sitio 2 no hay diferencias significativas ni para el tamaño ni entre sexos.

Comparando los incrementos para cada sexo por separado entre sitios (sitios 1 y 2) encontramos que para el caso de los machos si existen diferencias entre sitios ($F = 4.119$, $P < 0.05$) y entre tamaños ($F = 2.877$, $P < 0.05$). Nuevamente los individuos de 2.0 a 2.5 m y de más de 3.5 m son los que crecen más. Para el caso de las hembras no hay diferencias significativas (ver Cuadro 6.2).

En todos los casos las diferencias fueron probadas con análisis de varianza para tamaños de muestras desiguales.

Incremento neto en altura.

Los resultados del crecimiento neto en altura para 4 años se analizaron estableciendo arbitrariamente categorías de 10 cm de

incremento. Las frecuencias absolutas para cada categoría de incremento se cuantificaron para toda la población (2 sitios permanentes de observación) para los individuos machos, hembras y los individuos que no se han reproducido en los últimos 5 años (Figura 6.1a). Para toda la población las frecuencias más bajas se presentan en las categorías de incremento de más de 60 cm y los valores más altos ocurren en las categorías más bajas (incrementos de 10 cm). Al analizar los sexos el patrón general difiere con respecto al de toda la población. En ambos casos la menor frecuencia se presenta en los incrementos más bajos, y los valores más altos en las categorías de incremento de 50-60 cm (en los machos) y 70-80 cm (en las hembras) (Figura 6.1b). En el caso de los machos también se encontraron frecuencias bajas en las categorías mayores (70-80 cm y 80-90 cm).

Sin embargo, al comparar las distribuciones de frecuencias entre machos y hembras no se detectaron diferencias entre ellos, utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov ($D= 0.33$, N.S.).

Los individuos que no se han reproducido en los últimos 5 años presentan frecuencias muy bajas en categorías de incremento grandes (ver Figura 6.1).

El comportamiento de los sexos en cada sitio tampoco presentan diferencias significativas entre machos y hembras (Figuras 6.2). ⁰⁶⁴ ~~(El sitio 3 no fue comparado ya que no existe un tamaño de muestra adecuado de los individuos reproductivos (ver capítulo 3, descripción de los sitios de estudio).)~~

Incremento neto en altura en función del tamaño original de los individuos.

Otra forma de evaluar el incremento en altura alcanzado por los individuos de una población es analizar el incremento alcanzado en función del tamaño original de cada individuo al inicio de la medición (en este caso en relación al primer censo en septiembre de 1981).

En el Cuadro 6.3 se presentan los promedios de incremento proporcionales en función del tamaño original. Globalmente no hay diferencias entre los sexos ($F = 0.25$, N.S.) aunque si hay patrones para cada sexo en función del tamaño. Los machos presentan un incremento relativo similar para todas las categorías con excepción de los individuos más pequeños (0.51-1.00 m) que son los que presentan un incremento relativo mayor (aproximadamente 50% de su tamaño original), siendo estas diferencias significativas (ANDEVA, $F = 5.86$, $P < 0.001$), aunque también presentan el coeficiente de variación más alto (78%). Esto está reflejando la variabilidad de respuesta en el crecimiento, la cual disminuye para categorías de tamaño mayores. Las hembras, por su parte, presentan una disminución gradual del incremento en función del tamaño (ver ~~Figura 6.3~~ y Cuadro 6.3) siendo también estas diferencias significativas (ANDEVA, $F = 4.37$, $P < 0.001$). En el Cuadro 6.3 se presentan las diferencias significativas entre las diferentes categorías de tamaño con base en una prueba de comparación múltiple estimando la mínima diferencia significativa (MDS).

La comparación del incremento para cada sitio dió resultados

generales muy similares con el análisis global, aunque con patrones ligeramente diferentes. En el sitio 1 no hay diferencias entre machos y hembras (ANDEVA, $F=0.25$, N.S.) aunque si entre tamaños (ANDEVA, $F=6.48$, $P<0.001$). En este sitio el incremento relativo en función del tamaño lo podemos catalogar en 3 niveles, el primero los individuos entre 0.50 y 1.50 m, el segundo entre 1.51 y 2.50 m y el tercero de los individuos de más de 2.50 m, siendo el incremento menor mientras más altos son los individuos. Esto ocurre para ambos sexos ~~(ver Figura)~~ aunque estadísticamente las diferencias entre los tamaños son más complejas (ver Cuadro 6.3b).

El sitio 2 presenta una mayor homogeneidad de respuestas en el incremento (Figura y Cuadro 6.3c). Nuevamente, no hay diferencias entre sexos (ANDEVA, $F=1.37$, N.S.) aunque si entre tamaños (ANDEVA, $F=6.75$, $P<0.001$).

En los machos no hay diferencias entre las diferentes categorías de tamaño con excepción de los individuos más pequeños (ANDEVA, $F=6.53$, $P<0.001$), quienes presentan un promedio de 78%, siendo este un valor extremadamente alto. El coeficiente de variación asociado a este valor también es alto (72%), lo cual nuevamente se refleja la variabilidad de respuesta, aunque hay que reconocer que el tamaño de muestra de esta categoría de tamaño es muy baja (4 individuos).

Para el caso de las hembras, hay una declinación gradual del incremento en función del tamaño, siendo estas diferencias no significativas (ANDEVA, $F=1.58$, N.S.). En este caso, hay que destacar a los individuos de 3.01 a 3.50 m y de 1.01 a 1.50 m, cuyos coeficientes de variación son del 111% y 62%.

respectivamente.

Incremento neto en altura para categorías específicas de tamaño.

Para conocer la variabilidad en el crecimiento para diferentes categorías de tamaño se analizó el incremento neto en altura para 4 categorías de tamaño (0.51-1.00 m; 1.01-2.00 m; 2.01-3.00 m; 3.01- + m). (Cuadro 6.4).

No se encontraron diferencias significativas al comparar las frecuencias de incremento neto en altura entre las 4 categorías de tamaño utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov (Figura 6.5 a). Tampoco se detectaron diferencias entre sexos para ningún tamaño (Figura 6.5 b).

Sin embargo, la variabilidad de respuesta dentro de cada categoría de tamaño sí es notoria, encontrándose en cada caso individuos que crecen poco (de 0 a 40 cm) o mucho (más de 80 cm en 4 años) con diferentes frecuencias en cada caso. Esto de alguna manera muestra la influencia de factores extrínsecos que influyen en el crecimiento individual.

Tasa de producción foliar.

La producción neta de hojas se presenta en la Cuadro ^{6.5} ~~7~~ ~~en la Figura~~. De manera general se detectaron diferencias significativas entre los sexos (ANDEVA, $F=20.14$, $P<0.001$) pero no entre los tamaños (ANDEVA, $F=1.45$, $P>0.10$). Los machos producen 2.3 hojas por año en promedio mientras que las hembras 2.02 hojas por año.

Al hacer la comparación entre sexos en cada sitio

encontramos que en el sitio 1 hay diferencias significativas entre los tamaños (ANDEVA, $F= 2.72$, $P< 0.01$) pero no entre los sexos (ANDEVA, $F= 0.57$, N.S.). Curiosamente para el sitio 2 se invierte el resultado, no hay diferencias entre tamaños (ANDEVA, $F= 1.62$, N.S.) pero si entre los sexos (ANDEVA, $F= 14.37$, $P< 0.001$) ~~(ver Cuadro y Figura)~~.

No existen diferencias significativas entre machos, ni entre las hembras al compararlos entre sitios (ANDEVA, para machos $F= 1.62$, N.S.; para hembras $F= 2.21$, N.S.).

Estos resultados aparentemente contradictorios no muestran más que la influencia de la heterogeneidad ambiental tanto espacial como temporal en la localidad estudiada (ver discusión).

En el sitio 1, los individuos de tamaños intermedios (2.0-2.50 m) son los que presentan una mayor producción de hojas (2.63 hojas por año en promedio). Los individuos más grandes son los que presentan la menor producción de hojas (1.5 hojas por año) pero es una categoría poco representativa (solo 2 individuos) aunque puede estar reflejando un estado senil. Para el caso de la hembras hay una "uniformidad" en la producción y decae ligeramente en los individuos más pequeños (0.51-1.00) y en los más grandes (más de 3.50 m).

La comparación en la producción foliar entre los tamaños de cada sexo para cada sitio se realizó con una prueba de comparación múltiple (con base en las mínimas diferencias significativas) (Sokal & Rohlf, 1969). Los resultados de este análisis se muestran con líneas continuas que unen los valores que no difieren significativamente (Cuadro 6.5).

En el sitio 2 hay una mayor "estabilidad" en la producción foliar en todos los tamaños. Hay un rango que va de 2.05 hojas por año hasta individuos que producen 2.69 hojas por año en los machos, y en las hembras de 1.71 a 2.15 hojas por año.

En el sitio 3 no hay diferencias ni entre sexos (ANDEVA, $F = 0.18$, N.S.) ni entre tamaños ($F = 0.46$, N.S.).

Tasa de renovación foliar.

En la mayoría de las tasas de renovación foliar estimadas se obtuvieron valores cercanos a cero o negativos para los censos realizados en 4 años, (Cuadro 6.6).

La tasa de renovación foliar no presenta diferencias entre los sexos al analizar globalmente los sitios 1 y 2 (ANDEVA, $F = 1.61$, N.S.). Los machos no presentan diferencias en sus tasas de renovación foliar en relación al tamaño de los individuos (ANDEVA, $F = 1.61$, N.S.), pero las hembras si presentan diferencias (ANDEVA, $F = 2.27$, $P < 0.05$).

Al analizar cada sitio independientemente, el sitio 1 presenta un patrón muy similar al mencionado anteriormente. Esto es, no hay diferencias entre los sexos, los machos no difieren con el tamaño pero si las hembras (ANDEVA, $F = 2.38$, $P < 0.05$). Para el sitio 2 no hay diferencias en ninguna de las comparaciones.

Al analizar el recambio foliar de cada sexo entre sitios tampoco se encontraron diferencias significativas.

En el sitio 3, tampoco se presentan diferencias entre sexos ni entre tamaños.

Cuadro 6.1. Incremento promedio en altura (m) en 4 años para diferentes categorías de tamaño de Chamaedorea tepejilote. Se presenta el valor promedio y la desviación estandar, y el tamaño de la muestra (entre paréntesis).

Tamaño (m)	Incremento promedio (m)		
	Machos	Hembras	total
0.51 - 1.00	0.29+0.21 (12)	0.24+0.13 (12)	0.27 (24)
1.01 - 1.50	0.27+0.16 (11)	0.33+0.23 (10)	0.30 (21)
1.51 - 2.00	0.27+0.18 (19)	0.31+0.12 (15)	0.29 (34)
2.01 - 2.50	0.36+0.20 (20)	0.36+0.27 (9)	0.36 (29)
2.51 - 3.00	0.25+0.17 (11)	0.36+0.27 (7)	0.29 (18)
3.01 - 3.50	0.25+0.14 (7)	0.30+0.30 (9)	0.28 (16)
3.51 - +	0.47+0.20 (8)	0.40+0.23 (5)	0.45 (13)
total	0.31+0.19 (88)	0.32+0.21 (67)	

Cuadro 6.2. Incremento promedio en altura (m) en 4 años para diferentes categorías de tamaño y sexos de *Chamaedorea tepijilote* para 2 sitios. Se presenta el valor promedio y la desviación estándar para cada sitio. El número entre paréntesis representa el tamaño de la muestra.

Tamaño (m)	SITIO 1		SITIO 2	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	0.26±0.12 (8)	0.27±0.14 (8)	0.35±0.36 (4)	0.21±0.10 (4)
1.01 - 1.50	0.32±0.16 (4)	0.47±0.18 (3)	0.24±0.17 (7)	0.28±0.24 (7)
1.51 - 2.00	0.28±0.19 (10)	0.32±0.05 (8)	0.28±0.19 (9)	0.30±0.18 (7)
2.01 - 2.50	0.47±0.11 (12)	0.47±0.30 (3)	0.24±0.21 (8)	0.30±0.26 (6)
2.51 - 3.00	0.24±0.16 (4)	0.25±0.18 (5)	0.25±0.19 (7)	0.63±0.31 (2)
3.01 - 3.50	0.25±0.19 (4)	0.47±0.33 (4)	0.24±0.09 (3)	0.16±0.21 (5)
3.51 - +	0.74±0.06 (2)	0.27±0.27 (2)	0.38±0.13 (6)	0.49±0.21 (3)
total	0.32±0.17 (42)*	0.34±0.19 (31)*	0.27±0.19 (44)	0.29±0.22 (32)*

Cuadro 6.3. Proporción del incremento promedio en función del tamaño inicial de individuos machos y hembras de *Chamaedorea tepejilote*. Se presentan los promedios (de las proporciones transformadas al arcoseno) y la desviación estándar asociado. El número entre paréntesis representa el tamaño de la muestra. Las líneas continuas unen valores que no difieren significativamente con una prueba de comparación múltiple.

a. Incremento global.

Tamaño	Machos	Hembras	Total
0.51 - 1.00	49.12±38.34 (12)	33.88±11.09 (12)	41.50 (24)
1.01 - 1.50	25.86±11.56 (12)	28.82±14.88 (10)	27.20 (22)
1.51 - 2.00	20.23±10.08 (18)	24.33± 6.64 (16)	22.16 (34)
2.01 - 2.50	21.72± 8.57 (20)	21.93±10.20 (9)	21.79 (29)
2.51 - 3.00	15.99± 7.18 (11)	18.93±10.13 (7)	17.13 (18)
3.01 - 3.50	15.14± 5.15 (7)	13.96±10.97 (10)	14.44 (17)
3.51 - +	19.85± 4.15 (8)	17.73± 5.98 (5)	19.03 (13)

b. Sitio 1.

0.51 - 1.00	34.23±13.10 (8)	34.73±12.80 (8)	34.48 (16)
1.01 - 1.50	29.85±10.10 (4)	37.82±10.28 (3)	33.27 (7)
1.51 - 2.00	20.89± 9.99 (10)	25.11± 2.55 (8)	22.77 (18)
2.01 - 2.50	25.28± 5.67 (12)	27.02±11.64 (3)	25.63 (15)
2.51 - 3.00	16.69± 5.19 (4)	15.59± 9.55 (5)	16.08 (9)
3.01 - 3.50	14.79± 6.99 (4)	21.39± 8.43 (4)	18.09 (8)
3.51 - +	24.71± 1.60 (2)*	13.28± 7.28 (2)*	19.00 (4)

c. Sitio 2.

0.51 - 1.00	78.88±56.73 (4)	32.18± 7.91 (4)	55.53 (8)
1.01 - 1.50	23.86±12.36 (8)	24.95±15.46 (7)	24.37 (15)
1.51 - 2.00	19.40±10.82 (8)	23.54± 9.30 (8)	21.47 (16)
2.01 - 2.50	16.86±10.25 (8)	19.39± 9.44 (6)	17.95 (14)
2.51 - 3.00	15.59± 8.48 (7)	27.28± 7.50 (2)*	18.19 (9)
3.01 - 3.50	15.60± 2.38 (3)	9.00±10.01 (6)	11.20 (9)
3.51 - +	18.23± 3.31 (6)	20.69± 3.46 (3)	19.05 (9)

Cuadro 6.4. Incremento neto en altura alcanzado en 4 años para individuos machos y hembras de Chamedorea tepajilote para cuatro categorías de tamaños.

		Incremento neto en altura (cm) (% (n))								
		0-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90
a. Individuos de 0.51 - 1.00 m										
Machos		8(1)	33(4)	25(3)	17(2)	8(1)	0(0)	0(0)	0(0)	8(1)
Hembras		21(3)	21(3)	29(4)	21(3)	0(0)	7(2)	0(0)	0(0)	0(0)
Total		45(28)	18(11)	23(14)	8(5)	3(2)	2(1)	0(0)	0(0)	2(1)
b. Individuos de 1.01 - 2.00 m										
Machos		24(8)	18(6)	18(6)	12(4)	24(8)	6(2)	0(0)	0(0)	0(0)
Hembras		7(2)	19(5)	22(6)	26(7)	19(5)	0(0)	4(1)	4(1)	0(0)
Total		25(20)	19(15)	19(15)	16(13)	16(13)	3(2)	1(1)	1(1)	0(0)
c. Individuos de 2.00 - 3.00 m										
Machos		12(4)	21(7)	21(7)	6(2)	24(8)	9(3)	6(2)	0(0)	0(0)
Hembras		17(3)	22(4)	11(2)	17(3)	11(2)	6(1)	0(0)	11(2)	6(1)
Total		20(11)	20(11)	16(9)	9(5)	20(11)	7(4)	4(2)	4(2)	2(1)
d. Individuos de 3.00 m - +										
Machos		7(1)	20(3)	20(3)	20(3)	13(2)	0(0)	13(2)	7(1)	0(0)
Hembras		27(4)	7(1)	20(3)	7(1)	20(3)	0(0)	7(1)	7(1)	7(1)
Total		17(5)	13(4)	20(6)	13(4)	17(5)	0(0)	10(3)	7(2)	3(1)

Cuadro 6.5. Producción de hojas para individuos machos y hembras de *Chamaedorea tepejilote*. Se presentan los promedios para 4 años con su desviación estandar. El número entre paréntesis representa el tamaño de la muestra.

Tamaño(m)	TOTAL (SITIOS 1 Y 2)	
	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	2.18+0.86 (32)	1.83+0.53 (30)
1.01 - 1.50	2.15+0.61 (26)	1.88+0.65 (26)
1.51 - 2.00	2.28+0.65 (47)	2.16+0.71 (44)
2.01 - 2.50	2.40+0.65 (45)	2.10+0.65 (31)
2.51 - 3.00	2.30+0.79 (30)	2.09+0.51 (23)
3.01 - 3.50	2.30+0.67 (27)	2.03+0.61 (36)
3.51 - +	2.56+0.70 (18)	2.00+0.74 (30)
Total	2.30 (225)	2.02 (220)
	SITIO 1	
	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	1.95+0.60 (20)	1.89+0.58 (18)
1.01 - 1.50	2.20+0.63 (10)	2.22+0.49 (9)
1.51 - 2.00	2.36+0.70 (25)	2.21+0.59 (24)
2.01 - 2.50	2.68+0.56 (25)	2.15+0.69 (13)
2.51 - 3.00	2.30+0.95 (10)	2.06+0.57 (16)
3.01 - 3.50	2.27+0.80 (15)	2.31+0.48 (13)
3.51 - +	1.50+0.71 (2)*	1.88+0.78 (17)
Total	2.32+0.71 (105)	2.09+0.61 (110)
	SITIO 2	
	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	2.58+1.08 (12)	1.75+0.45 (12)
1.01 - 1.50	2.13+0.62 (16)	1.71+0.69 (17)
1.51 - 2.00	2.18+0.59 (22)	2.10+0.65 (20)
2.01 - 2.50	2.05+0.60 (20)	2.06+0.64 (18)
2.51 - 3.00	2.30+0.73 (20)	2.14+0.38 (7)
3.01 - 3.50	2.33+0.49 (12)	1.87+0.63 (23)
3.51 - +	2.69+0.60 (16)	2.15+0.69 (13)
Total	2.30+0.70 (118)	1.95+0.67 (110)
	SITIO 3	
	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	-----	1.33+0.58 (3)
1.01 - 1.50	1.83+0.94 (12)	-----
1.51 - 2.00	2.00+0.71 (9)	2.00+0.71 (5)
2.01 - 2.50	2.11+0.93 (9)	1.89+0.60 (9)
2.51 - 3.00	2.00 (1)	2.00+1.41 (4)
3.01 - 3.50	-----	1.00 (1)
3.51 - +	-----	-----
Total	1.97+0.85 (30)	1.86+0.79 (21)

Cuadro 6.6. Tasa de renovación foliar para individuos machos y hembras de *Chamaedorea tepalote*. Se presentan los promedios para 4 años y su desviación estándar. El número entre paréntesis representa el tamaño de la muestra.

Tamaño(m)	GLOBAL (SITIOS 1 Y 2)	
	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	-0.13+0.94 (32)	-0.03+0.65 (30)
1.01 - 1.50	0.20+0.82 (25)	-0.08+0.74 (26)
1.51 - 2.00	-0.13+0.99 (47)	-0.14+1.11 (44)
2.01 - 2.50	-0.17+1.11 (47)	-0.13+0.88 (31)
2.51 - 3.00	-0.03+1.22 (30)	-0.22+0.90 (23)
3.01 - 3.50	-0.63+1.21 (27)	-0.14+1.05 (36)
3.51 - +	-0.39+0.98 (18)	-0.80+0.96 (30)
Total	-0.17+1.06 (226)	

	SITIO 1	
	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	-0.10+0.97 (20)	-0.06+0.87 (18)
1.01 - 1.50	0.22+0.67 (9)	-0.33+0.50 (9)
1.51 - 2.00	-0.12+0.93 (25)	-0.04+0.99 (24)
2.01 - 2.50	-0.15+1.13 (27)	-0.46+0.78 (13)
2.51 - 3.00	-0.10+1.29 (10)	-0.19+0.98 (16)
3.01 - 3.50	-0.67+1.35 (15)	0 +1.08 (13)
3.51 - +	-----	-1.00+1.06 (17)
Total	-0.17+1.07 (106)	-0.28+0.98 (110)

	SITIO 2	
	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	-0.17+0.94 (12)	0 +0.85 (12)
1.01 - 1.50	0.19+0.91 (16)	0.06+0.82 (17)
1.51 - 2.00	-0.14+1.08 (22)	-0.25+1.25 (20)
2.01 - 2.50	-0.20+1.11 (20)	0.11+0.90 (18)
2.51 - 3.00	0 +1.21 (20)	-0.29+0.76 (7)
3.01 - 3.50	-0.58+1.08 (12)	-0.22+1.04 (23)
3.51 - +	-0.31+1.01 (16)	-0.54+0.78 (13)
Total	-0.15+1.06 (118)	-0.15+0.97 (110)

	SITIO 3	
	Machos	Hembras
0.51 - 1.00	-----	-----
1.01 - 1.50	-0.30+0.95 (10)	-----
1.51 - 2.00	-0.14+0.69 (7)	-0.75+0.96 (4)
2.01 - 2.50	-0.57+0.53 (7)	-0.29+0.95 (7)
2.51 - 3.00	-----	-1.33+2.08 (3)
3.01 - 3.50	-----	-----
3.51 - +	-----	-----
Total	-0.33+0.76 (24)	-0.64+1.22 (14)

GLOBAL

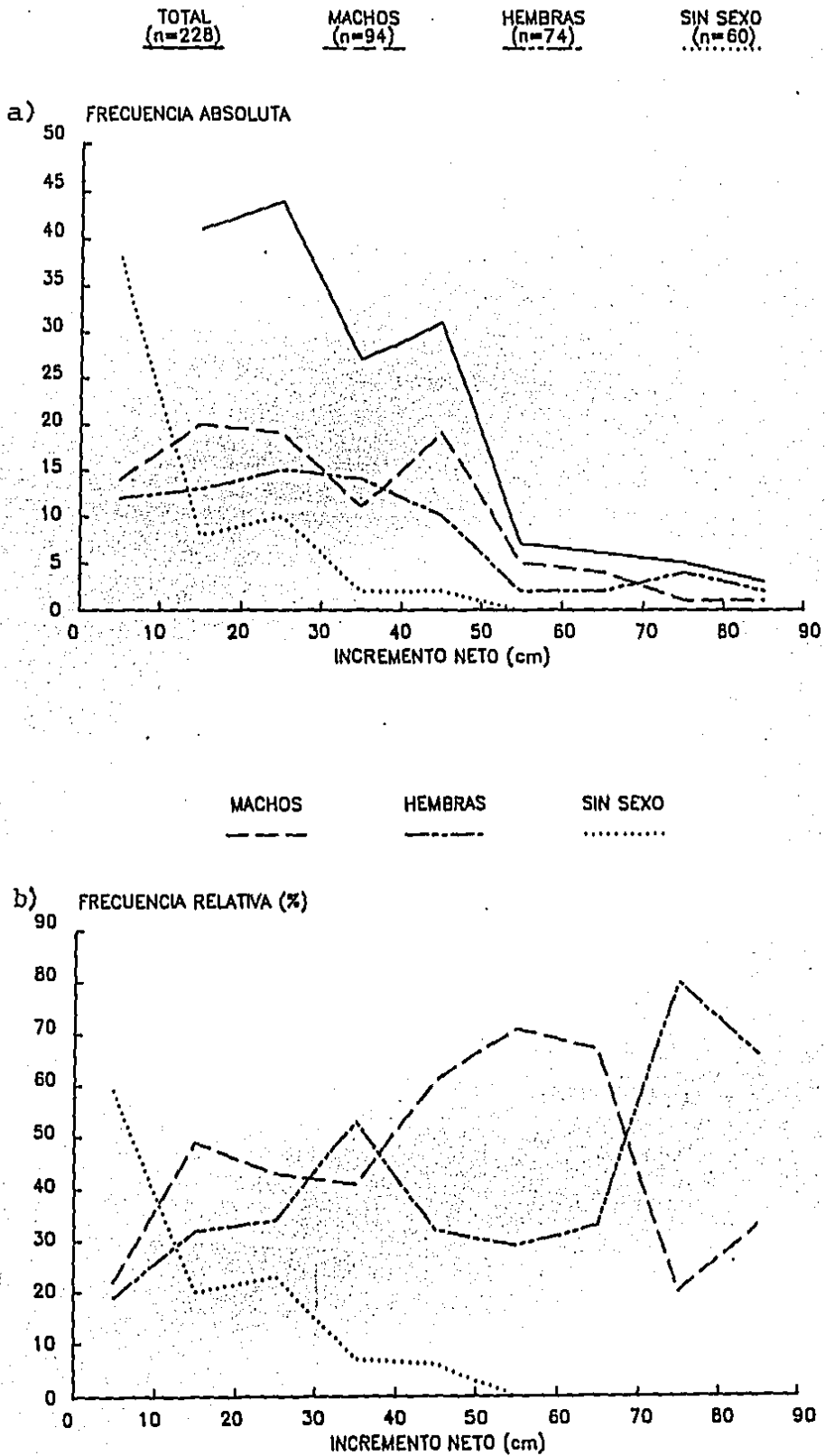


Figura 6.1. Incremento neto en altura para 4 años para individuos machos, hembras y la población total de Chamaedorea tepejilote. a) Frecuencia absoluta y b) frecuencia relativa para categoría de incremento.

SITIO 1

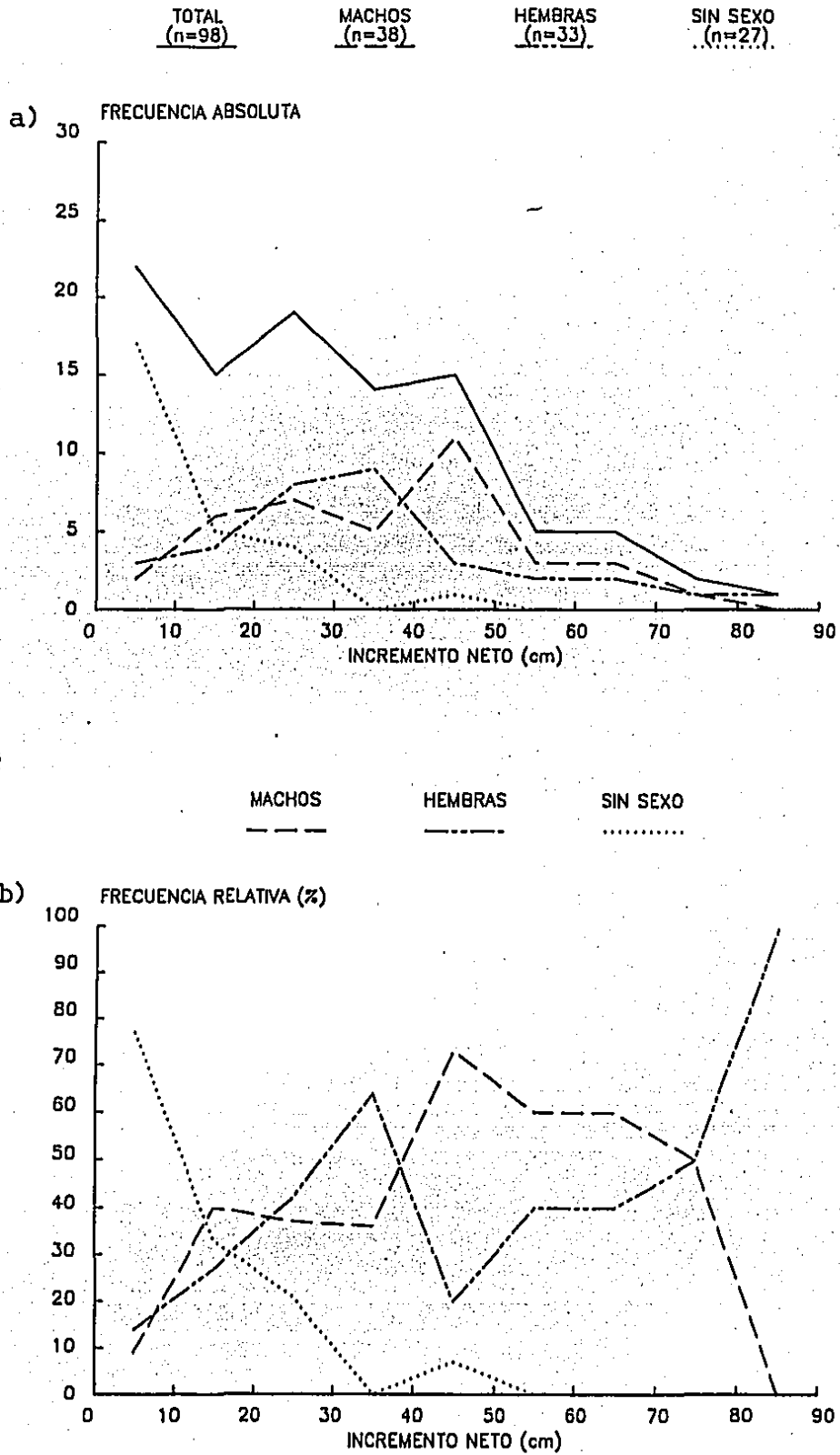


Figura 6.2. Incremento neto en altura para 4 años para individuos machos, hembras y población total de Chamaedorea tepejilote en el sitio 1. a) Frecuencia absoluta y b) frecuencia relativa para cada categoría de incremento.

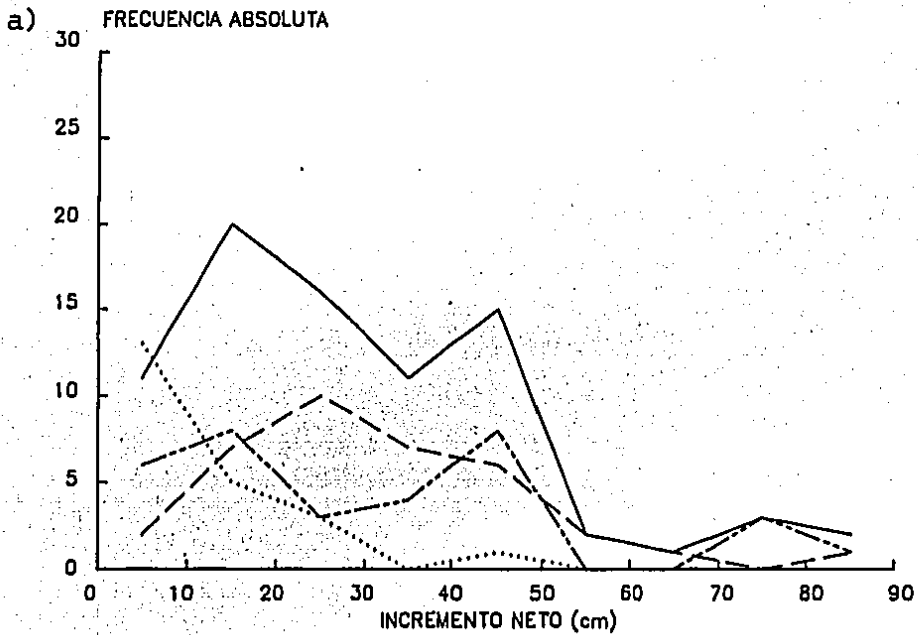
SITIO 2

TOTAL
(n=95)

MACHOS
(n=40)

HEMBRAS
(n=33)

SIN SEXO
(n=22)



MACHOS

HEMBRAS

SIN SEXO

-.-.-

.....

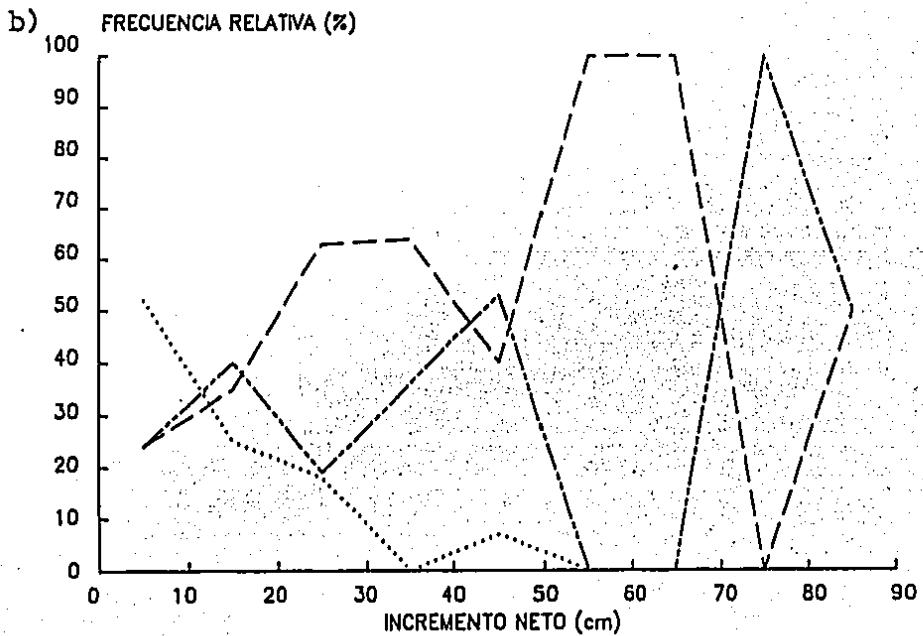


Figura 6.3. Incremento neto en altura para 4 años para individuos machos, hembras y la población total de Chamaedorea tepejilote en el sitio 2. a) Frecuencia absoluta y b) frecuencia relativa para cada categoría de incremento.

SITIO 3

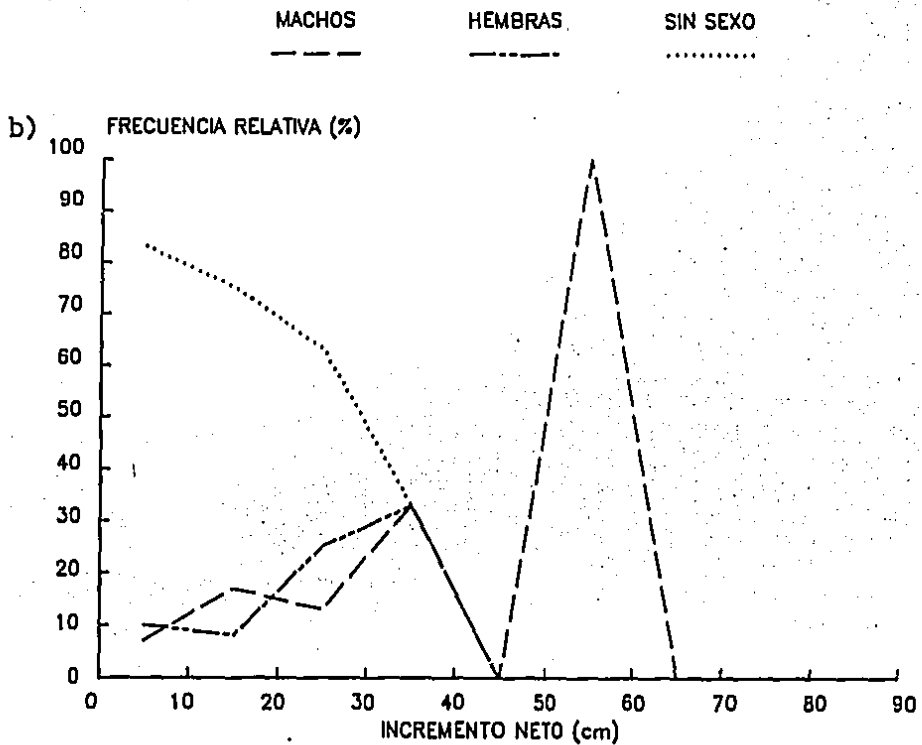
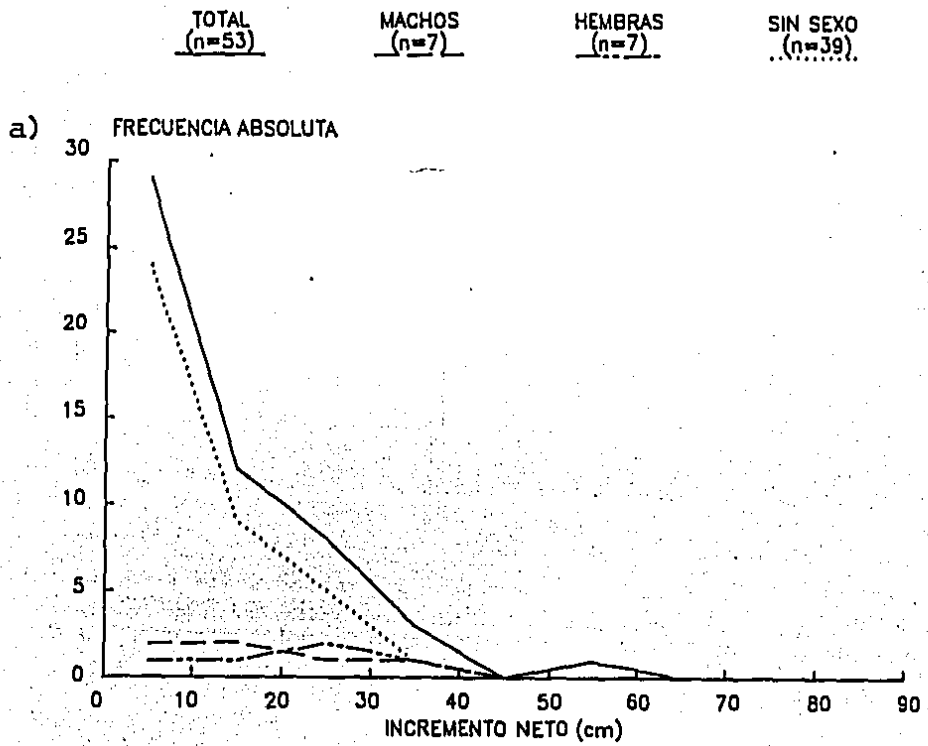
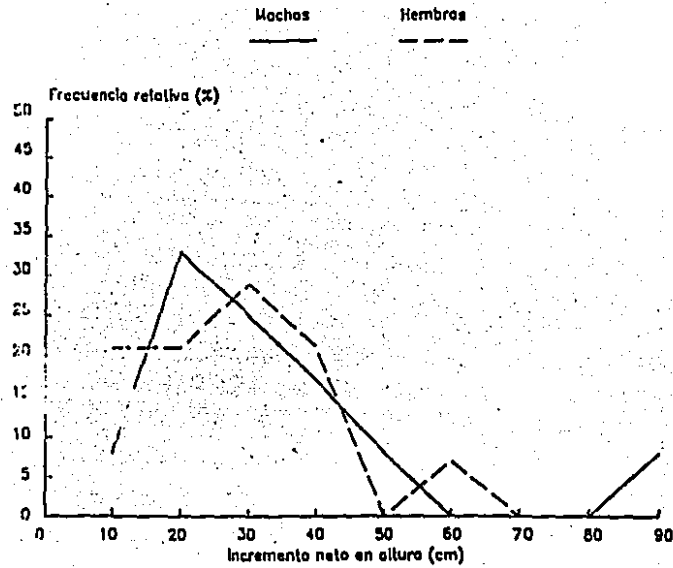
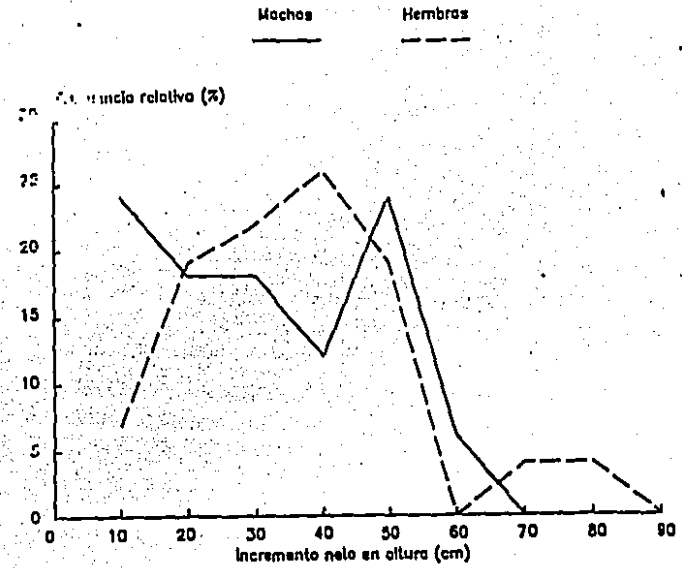


Figura 6.4. Incremento neto en altura para 4 años para individuos machos, h-mbras y la población total de Chamaedorea tepejilote en el sitio 3. a) Frecuencia absoluta y b) frecuencia relativa para cada categoría de incremento.

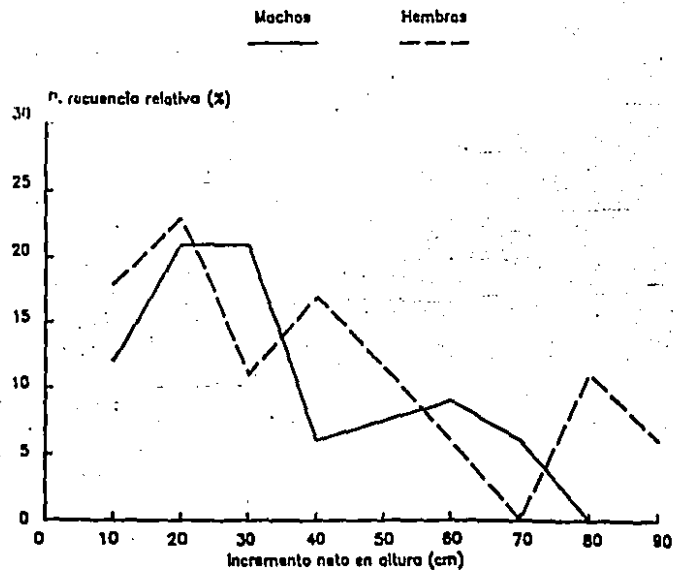
INDIVIDUOS DE 0.51 – 1.00 m



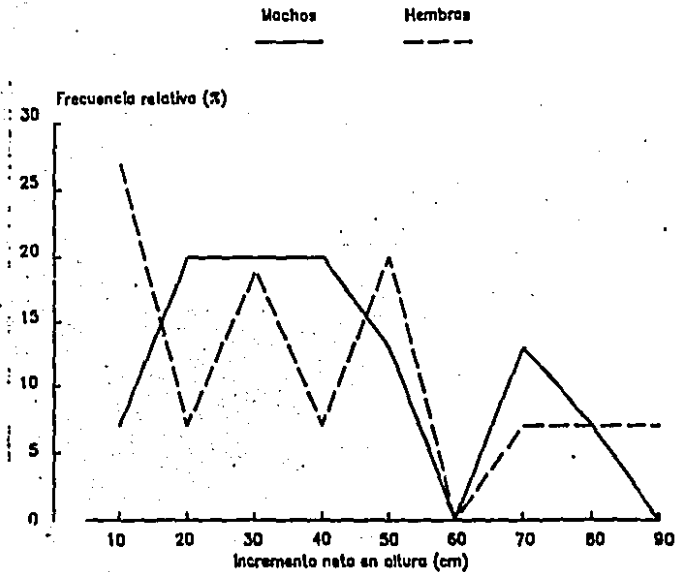
INDIVIDUOS DE 1.01 – 2.00 m



INDIVIDUOS DE 2.01 – 3.00 m



INDIVIDUOS DE 3.01 m – +



DISCUSION.

El crecimiento de los tallos de las palmas se caracteriza por no presentar crecimiento secundario, ya que carecen de un cambium vascular. El crecimiento está restringido al meristemo apical. El diámetro del adulto es producido por un proceso por etapas denominado por Tomlinson y Zimmerman (1966) "crecimiento por establecimiento" donde nodos sucesivos son progresivamente más anchos a través de un cambio ontogenético gradual (Schatz et al., 1985). Estudios anatómicos e histológicos han mostrado que en algunas especies de palmas pueden incrementar sus tallos por una expansión del tejido intervascular producido por el alargamiento celular, división celular y la formación de lagunas esquizógenas. Esto no es un crecimiento secundario y se le ha denominado "crecimiento primario sostenido". Existen especies de palmas que no sufren ningún tipo de incremento en diámetro (Waterhouse & Quinn, 1978).

La familia de las palmas es el mejor ejemplo de yemas con producción continua de hojas, siendo relativamente sencillo medir la tasa de recambio foliar (Hallé et al., 1978). Indudablemente Chamaedorea tepejilote no se aleja este tipo de crecimiento.

El estudio del crecimiento de especies tropicales se ha realizado, en la mayoría de los casos en árboles donde se han utilizado métodos dendrocronológicos (mediciones del incremento en diámetro, conteo de anillos de crecimiento, etc.) y en pocos casos, estimaciones directas de la edad y tamaño de los individuos. Sin embargo, estos estudios proceden de localidades

muy diversas y es obvio que es muy complicado elaborar comparaciones sobretodo cuando se han utilizado metodologias diferentes. Por otro lado, el crecimiento se ha analizado desde una perspectiva poblacional y recientemente a nivel individual buscando entender la variabilidad de respuesta. Teniendo esto en cuenta, a continuación se discuten los resultados sobre el crecimiento de C. tepajilote.

Aunque el crecimiento de las palmas sea continuo esto no descarta que factores y elementos climáticos puedan influir en las tasas de crecimiento de las especies en cada localidad. Para las comunidades tropicales se ha sugerido que la precipitación (Schultz, 1960; Alvim, 1964; Lojan, 1969; Alvim & Alvim, 1978), la topografía (Ashton, 1981; Peters, 1986), cantidad y calidad de la luz asociado a diferentes etapas sucesionales () y factores aleatorios son los que pueden explicar la variación en las tasas de crecimiento.

En C. tepajilote los altos valores de los coeficientes de variación que llegan incluso a valores del 100% para algunas categorías de tamaño reflejan la influencia de estos factores. Igualmente, comparando los machos entre sitios se detectaron diferencias significativas (Tabla 4.1).

Sin embargo, hay casos en los que no existe una correlación entre las condiciones ambientales y el ritmo de crecimiento. Esto parece ocurrir en árboles de Oreopanax (Borchert, 1969) sugiriéndose que el crecimiento de los árboles puede deberse a factores endógenos (Koriba 1958 en Borchert, 1969).

A diferencia de otras especies en las que existe una correlación entre el tamaño de los individuos y la tasa de

crecimiento promedio (Peters, 1986; Alvarez-Buylla, 1986) en C. tepejilote no existen diferencias en el crecimiento promedio entre diferentes categorías de tamaño.

En ningún caso se ha analizado el crecimiento proporcional en relación al tamaño original. Al realizar este análisis para C. tepejilote (Cuadro) encontramos que la relación se invierte. Esto es, proporcionalmente los individuos más pequeños crecen proporcionalmente hasta un 75% mientras los más grandes un 25%. Estos resultados reflejan de alguna manera el incremento en altura de los individuos.

Aparentemente los individuos que mantienen un crecimiento óptimo en las fases tempranas de su ciclo de vida alcanzan un tamaño que les confiere altas probabilidades de sobrevivencia y llegar a la madurez reproductiva. El resto de los individuos, y aparentemente la mayoría de los que se encuentran debajo del dosel experimentan una lenta declinación. Esto eventualmente conduce a la muerte de los individuos si las condiciones no cambian (Ashton, 1981). Esto a pesar de que se ha postulado para árboles que alcanzan el dosel bien puede cumplirse, a otro nivel, para especies de estratos inferiores.

Además, este argumento parece explicar la baja frecuencia del incremento neto de individuos de C. tepejilote que no se han reproducido en los 5 años de estudio. Esto parece ocurrir en la palma Archontophoenix cunninghamiana en donde, con base en estudios anatómicos y alométricos muy detallados, se ha sugerido que los individuos que presentan internodos cortos no alcanzan a reproducirse. Aparentemente este crecimiento limitado se debe a

restricciones de condiciones de luz (Waterhouse & Quinn, 1978).

Por otra parte, estudios extensivos sobre el incremento en altura en relación al tamaño de los individuos han encontrado que diferentes especies pueden presentar patrones específicos. Por ejemplo, basándonos en los datos presentados por Lang & Knight (1983) en un estudio de 10 años en Panamá detectamos por lo menos 5 patrones de crecimiento en relación al tamaño (medidas en clases diámetricas) (Figura). Estas diferentes formas de las tasas de crecimiento se han explicado por la forma de crecimiento, su ubicación en la estratificación vertical de la comunidad y si son caducifolias o perennifolias. Se ha mostrado que generalmente en lugares abiertos diferentes especies presentan una tasa de crecimiento mayor que en localidades de bosque maduro. Esto ocurre en Jacaratia dolichaula (Caricaceae) (Bullock & Bawa, 1981).

Una característica de la fisonomía de una selva primaria es la presencia de una gran cantidad de plántulas y plantas jóvenes de especies primarias. Se supone que estos individuos se encuentran en una fase de "supresión del crecimiento" y que bajo condiciones ambientales "favorables" pueden responder con un incremento de manera relativamente inmediata. Aunado a esto, se ha demostrado que la tasa de regeneración natural de los bosques neotropicales es alta lo cual está relacionado con la apertura y cierre de claros en el dosel. Esta dinámica determina diferentes condiciones de luz que de alguna manera influye en el desarrollo del ciclo de vida de las especies que se encuentran debajo del dosel. Bajo estas condiciones se ha demostrado que en Cecropia obtusifolia (Moraceae) a mayor intensidad de luz mayor crecimiento

aunque hay una gran variación en la respuesta. Esto parece que coincide con la clausura del claro por el crecimiento de otras especies originando un ambiente heterogéneo en cuanto a la disponibilidad de luz (Alvarez-Buylla, 1986). Al parecer en otros estudios no parece tan clara esta relación luz-crecimiento (Peters, 1986 y las referencias citadas; Lowe & Walker, 1977). En Chamaedorea seifrizii, en condiciones controladas, se encontró que el crecimiento en condiciones de sol era menor (casi el 50%) que las plantas que crecieron en condiciones de sombra. Probablemente esto refleja que otros factores, endógenos, influyen en este comportamiento (Broschat & Donselman, 1986).

Por otra parte, experimentalmente se ha demostrado que la luz puede tener un efecto en la tasa de crecimiento de plántulas de especies tropicales. Okali (1972) calculando la tasa de crecimiento de toda la planta en relación con la tasa de crecimiento relativo de las hojas bajo diferentes condiciones de luz demostró que la condición de sombra de 5% de luz total influye en la mortalidad de plántulas de las especies estudiadas (Ceiba pentandra, Terminalia ivorensis, Chlorophora excelsa, Helianthus annuus).

Este estudio muestra que las plantas intolerantes a la sombra están "adaptadas" para un máximo crecimiento a altas intensidades de luz pero que las tasas de asimilación y los puntos de compensación pueden variar para cada especie. De esta manera, el efecto del dosel puede explicar el lento crecimiento de plántulas de árboles tropicales (Okali, 1972).

De esta forma, la luz ha sido uno de los factores más

utilizados para explicar diferencias de crecimiento y tasas de reposición foliar.

Para el caso de las plántulas de C. tepejilote no se reportan los datos de incremento en altura ya que en la misma localidad, por lo menos otra especie de Chamaedorea (C. shiedeana) coexiste con C. tepejilote siendo muy similar fenotípicamente en sus fases de plántulas y juveniles. Sin embargo, en la misma localidad se han realizado experimentos controlados para conocer el efecto de la luz sobre el crecimiento de algunas especies arbóreas (del Amo, 1985). En este estudio se encontró que las plántulas de C. tepejilote, Poulsenia armata y Nectandra ambigens crecen a una tasa mayor en zonas abiertas que en zonas de selva madura donde hay una mayor restricción en cuanto a la disponibilidad de luz. La tasa de reposición foliar para el caso de C. tepejilote fue similar para cualquier condición de luz aunque el área foliar por hoja fue mayor que en la zona abierta. Curiosamente en este mismo estudio otra especie, Licaria alata no presenta diferencias en el crecimiento en función de las condiciones de luminosidad.

Las plántulas de C. tepejilote, a pesar de ser esta una especie típicamente umbrófila, responde vigorosamente bajo condiciones favorables de luz (del Amo, 1985). Indudablemente el balance de la proporción de luz rojo/rojo lejano influye de manera determinante en el patrón de desarrollo de las plántulas.

Aparentemente la latencia meristemática y el crecimiento de los árboles tropicales se encuentra regulado por varios factores, entre ellos la longitud del día y la temperatura (Longman, 1969 en del Amo & Gómez-Pompa, 1976).

Desafortunadamente no tenemos este tipo de datos para los adultos de C. tepejilote y prácticamente para ninguna especie de comunidades tropicales.

C. tepejilote es considerada como una especie típicamente tolerante a la sombra con una notable regeneración en los claros (Martínez-Ramos, 1985) lo cual puede presentarse por un período largo en estado de "crecimiento lento" seguido de una respuesta de crecimiento rápido por la formación de un claro en el dosel.

De esta forma, la variabilidad en el crecimiento observado en C. tepejilote después de 4 años muestra que factores extrínsecos, como la luz, probablemente puedan estar influyendo en los ritmos y patrones de incremento en altura.

Estudios más detallados (medición de luz) aunado al conocimiento de las estrategias de las especies arbóreas tropicales son esenciales para la interpretación de las relaciones de las tasas de crecimiento-edad (Enright & Hartshorn, 1981).

Indudablemente se ha demostrado que otros factores influyen en el crecimiento de las especies tropicales. Se ha mostrado que la tasa de crecimiento rápido que presentan algunos individuos en una población puede deberse a la ubicación que presentan los individuos que se distribuyen alrededor de estos. Esto ha sido estudiado en algunas especies de la familia Moraceae (Primack, et al., 1985). Sin embargo, esto solo explica el 9% de la variación de la tasa de crecimiento de estas especies. Esto muestra que se requieren más estudios para esclarecer las causas de la variabilidad en el crecimiento y del incremento en si mismo.

Según Ashton (1981) la capacidad de reiteración de ciertas especies primarias de árboles del Sureste de Indonesia parecen depender de las características del tipo del suelo. En suelos litosólicos fértiles, árboles que se rompen, se desenraizan o se caen por efecto de la formación de una apertura del dosel, se recuperan "rápidamente" desplazando a especies secundarias. Esto, al parecer, no ocurre en suelos podsólicos o de turba.

En Brosimum alicastrum el crecimiento está relacionado con la capacidad de retención de humedad en el suelo por efecto de la topografía y del desarrollo del suelo (Peters, 1986).

Lowe & Walker (1977) con la intención de poder predecir las tasas de crecimiento de árboles tropicales (considerando que no presentan anillos de crecimiento comúnmente) midieron otros parámetros como la posición del individuo en el dosel, la apariencia general del talo y de la copa, y el grado de infestación por enredaderas y bejucos. Para Khaya ivorensis la posición en el dosel y la condición general del tallo son importantes para explicar mejor las causas del incremento en esta especie. La apariencia del tallo (que sea recto o no) depende entre otros factores de parásitos en el tronco.

Este último punto puede también estar relacionado con los daños que sufre una especie arbórea por herbívoros y patógenos.

Otra fuente de variabilidad en el crecimiento esta dado por la variación en el tiempo. La forma en que fue evaluada la tasa de incremento de C. tepajilote (para 4 años) no permite hacer un análisis de la variación anual. Sin embargo, una forma de poder analizar este aspecto es considerando la tasa de producción foliar que de manera muy directa se encuentra relacionada con la

tasa de crecimiento de los individuos.

Esta variación anual en el incremento ha sido estudiada en Brosimum alicastrum en la que detectaron diferencias en el incremento en diámetro en dos años. Incluso a manera de comparación en este mismo estudio se midieron las tasas de incremento de Bursera simarouba, Cecropia obtusifolia y M.... monoica y se encontró un decrecimiento hasta de un 85%.

Esto muestra la necesidad de elaborar estudios a largo plazo.

En algunas circunstancias la caída de árboles u otros objetos del dosel pueden "lastimar" doblando individuos que se encuentran en el sotobosque. En algunas ocasiones esto produce la muerte de estos individuos (ver capítulo 3), pero en otras la presencia de raíces fulcrantes pueden ayudar a la sobrevivencia de los individuos como se muestra en la Figura.....

En los individuos de C. tapejilote se presentan raíces fulcrantes que pueden contribuir a la "estabilidad" en el crecimiento como se ha demostrado en palmas arbóreas (por ejemplo, Socratea durissima) en las selvas de Costa Rica (Schatz, et al., 1985). No conocemos si existen diferencias entre sexos, pero a nivel poblacional es indiscutible su importancia en la fijación en el sustrato, ya que individuos que sufren la destrucción total o parcial de esta raíces caen disminuyendo sus probabilidades de sobrevivencia (K. Oyama, obs. pers.). Igualmente, individuos de C. tapejilote es común encontrarlos a las orillas de riachuelos donde probablemente la presencia de raíces fulcrantes es favorable. Sin embargo, puede existir un

compromiso entre su forma de crecimiento y su fijación posterior, ya que en sitios con pendientes pronunciadas es baja la densidad de C. tepejilote (K. Oyama, obs.pers.).

Varias ideas se han sugerido sobre el papel adaptativo de este tipo de raíces. Givnish en la discusión publicada después del artículo de Dransfield (1978) sugiere que estas raíces pueden ser una respuesta a condiciones muy altas de humedad del suelo donde puede ser muy desventajoso mantener bajo largo tiempo el ápice de una planta, en este caso de una palma. En esta misma discusión, Hartshorn menciona, que para el caso de Iriartea gigantea (palma arbórea) las raíces fulcrantes pueden contribuir al crecimiento de la planta como una respuesta a la apertura de pequeños claros en el dosel.

Bodley & Benson (1980) proponen que las raíces fulcrantes de las palmas ayudan en la recuperación de la planta que ha sufrido dalo mecánico, mientras que Corner (1966 en Schatz, et al. 1985) las asocia al crecimiento en condiciones pantanosas.

Estas raíces fulcrantes no son exclusivas de las palmas y se presentan en otras especies de otras familias de plantas (Annonaceae, Euphorbiaceae, Moraceae). Particularmente, Musanga cecropioides (Moraceae) es una especie pionera muy común en los bosques del occidente de Africa que crece en claros pequeños formados por la caída de árboles. Esta especie tiene la particularidad de desarrollar estas raíces en menos de un año después de haber germinado confiriendo ventajas para su fijación en el substrato (Swaine, 1983).

Al parecer las plántulas de C. tepejilote no extienden

inmediatamente raíces fulcrantes, sino que dependen del meristema apical para su crecimiento (naturalmente bajo condiciones favorables), y hasta después de pasar esta fase las raíces fulcrantes juega un papel importante.

Esta variabilidad de respuesta en el crecimiento puede tener una repercusión importante en la determinación final de que individuos van a conformar la estructura de la población. Otro punto que merece atención especial es la contribución reproductiva individual (a través de semillas), y esto a su vez relacionarlo con su tasas de crecimiento. Esto será discutido en el siguiente capítulo.

BIBLIOGRAFIA.

- Alvarez-Buylla, M.E. 1986. Demografía y Dinámica Poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol (Moraceae) en la Selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México.
- Alvim, P.de T. & R. Alvim. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: P.B.Tomlinson & M.H.Zimmermann.(Eds). Tropical trees as Living Systems. pp.445-464.Cambridge University Press, London.
- Ashton, P.S. 1981. The need for information regarding tree age and growth in tropical forests. In:E.H.Bormann & G.Berlyn (Eds). Age and growth rate of tropical trees: new directions for research. pp.3-6. New Haven, Yale University.
- Bodley, J.H. & F.C. Benson. 1980. Stilt-root walking by an iriartecoid palm in the Peruvian Amazon.Biotropica 12:67-71.
- Borchert, R. 1969. Unusual shoot growth pattern in a tropical tree, Oreopanax (Araliaceae). Amer.J.Bot. 56:1033-1041.
- Broschat & Donselman. 1986.
- Bullock, S.H. & K.S. Bawa. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in Jacaritia dilichaula (D. Smith.) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. Ecology. 62:1494-1504.
- Del Amo, S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En:Gómez-Pompa,A. y S. del Amo. (Eds). Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. II. Ed. Alhambra Mexicana.

- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palm. In P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical Trees as Living Systems. pp.247-268. Cambridge University Press, London.
- Enright, N.J. & G.S. Hartshorn. 1981. The demography of tree species in undisturbed tropical rainforest. In F.H. Bormann & G. Berlyn (Eds.). Age and Growth rate of Tropical Trees: New Directions for Research. pp. 107-119. New Haven, Yale University.
- Hallé, F.; R.A.A. Oldeman; y P.B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forests: An Architectural Analysis. SpringerVerlag, Berlin.
- Hummel, F.C. 1946. The formation of growth rings in Entandophragma macrophyllum A. Chev. and Khaya grandiflora C.DC. Empire For. Rev. 25:103-107. (citado en Peters, 1986).
- Koriba, K. 1958. On the periodicity of tree growth in the tropics. Gard. Bull. (Singapore) 17:11-81. (Citado en Borchet, 1969).
- Lang, G.E & D.H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. Ecology 64:1075-1080.
- Lowe, R.G. & P. Walker. 1977. Classification of canopy, stem, crown status and climber infestation in natural tropical forest in Nigeria. J. Appl. Ecol. 14:897-903.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las Selvas Altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo. (Eds). Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. II. Ed. Alhambra Mexicana, México.

- Mariaux, A. 1967. Les cernes dan les bois tropicaux africains, nature et periodicite. Bois et Foret de Tropiques 113:3-14. (citado en Peters, 1986).

- Okali, D.U.U. 1972. Growth-rates of some West African Forest-tree seedlings in shade. Ann. Bot. 36:953-959.

- Peters, C.M. 1986. Reproduction, growth and the population dynamics of Brosimum alicastrum SW. in a moist tropical forest of Central Veracruz, Mexico. Ph. D. Dissertation. Yale University, Yale.

Pikero, D.; J. Sarukhán. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum Journal Ecology. 70:461472.

Pikero, D.; J. Sarukhán y P. Aberdi. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. Journal Ecology. 70:473487.

Pikero D.; M. Martínez Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population model of Astrocaryum mexicanum and a sensivity analysis of its finite rate of increase. Journal Ecology. 72:977991.

- Primack, R.B., P.S. Ashton, P. Cahi & H.S. Lee. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. Ecology 66:577-588.

Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: Tropical trees as Living Systems. P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (Eds.). Cambridge University Press, London. pp:163184.

Schatz, G.E.; G.B. Williamson; C.M. Cogswell & A.C. Stam. 1985. Stilt roots and growth of arboreal palms. Biotropica 17(3):206-209.

Schulz, J.P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern

Surinam. The vegetation of Surinam. Verhandel. Konink. Ned. Akad. Wetensch. Afdel. Natuur. Sect. 253(1):267.

- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1969. Biometry. W.H. Freeman and Co. San Francisco, California y Londres.

- Swaine, M.D. 1983. Stilt roots and ephemeral germination sites. Biotropica 15:240.

- Tschinkel, H.M. 1966. Annual growth rings in Cordia alliodora. Turrialba 16:73-80.

Waterhouse, J.T. & C. J. Quinn. 1978. Growth patterns in the stem of the palm Archontophoenix cunninghamiana. Bot. J. Linn. Soc. 77:7393.

- Zar, H.J. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Inc., USA.

CAPITULO 7. REPRODUCCION.

INTRODUCCION.

Una de las etapas más importantes dentro del ciclo de vida de cualquier especie es la fase reproductiva. Esta importancia se basa en varios tipos de evidencias. Desde el punto de vista demográfico, la producción de flores y frutos garantiza la perpetuación de la especie, el incremento de la población, el mantenimiento y producción de variabilidad genética, la posibilidad de ocupar nuevos "espacios" a través del proceso de dispersión de semillas, etc. Metodológicamente, influye de manera central en la estimación de parámetros como la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, valores reproductivos, etc.

El estudio de la reproducción se ha analizado desde varias perspectivas que contemplan, 1) registros fenológicos a nivel comunitario (Daubenmire, 1972; Medway, 1972; Frankie *et al.*, 1974) o individual (Opler *et al.*, 1975), 2) estudios de biología reproductiva (Bawa & Opler, 1975), 3) biología floral e interacciones polinizador-planta (Heithaus *et al.*, 1974; Stiles, 1975; Augspurger, 1980), 4) interacciones con depredadores (Janzen, 1970, 1978).

Estudios reflejan que existen varios fenómenos asociados a la reproducción y que son necesarios cuantificar para integrarlos a los estudios demográficos. La edad a la primera reproducción, la frecuencia de la reproducción, la eficiencia en la producción de frutos a partir de flores, el tamaño de las cosechas, la variación individual en la reproducción, su relación con la edad o tamaño de los organismos, su relación con parámetros ambientales son algunos de los problemas planteados para esta

fase.

A pesar de que recientemente se ha incrementado el estudio demográfico de las especies tropicales todavía son pocos los patrones generales que emergen de estos para explicar el comportamiento reproductivo.

En este capítulo se presentan las observaciones realizadas sobre el comportamiento reproductivo de Chamaedorea tepejilote por 5 años en 3 sitios de observación permanente. Se presentan los datos fenológicos generales tanto de la floración como de la fructificación, la producción de inflorescencias y frutos así como registros de la frecuencia en la reproducción. Con base en las observaciones de los 5 años se presentan los eventos secuenciales de reproducción y finalmente la variabilidad individual en este evento. Este conjunto de datos se discuten en términos de la diferenciación sexual y se comparan con otros trabajos de especies tropicales en la búsqueda de establecer ideas generales sobre el comportamiento reproductivo en las comunidades tropicales.

MATERIALES Y METODOS.

Los registros del comportamiento reproductivo se realizaron en los sitios de observación permanente que se describieron en el Capítulo 3. En estos periódicamente se realizaron censos para conocer que individuos se reprodujeron y de estos el número de inflorescencias, el número de flores y posteriormente la producción de frutos. Para estimar el número de flores por inflorescencia se colectaron inflorescencias y se realizó un conteo del número de flores en el laboratorio. Con estos datos se hizo una prueba de correlación entre la longitud de la inflorescencia y el número de flores para tener un estimador de esta sin tener que contar cada inflorescencia.

El conteo del número de inflorescencias y de frutos se realizaron directamente sobre cada individuo. Estos registros se realizaron periódicamente durante 4 años.

Con base en esta información obtuvimos los valores de la probabilidad reproductiva, la variabilidad individual y la secuenciación en los eventos reproductivos para 4 años para los machos y de 5 años para las hembras.

RESULTADOS.

Número de inflorescencias.

La comparación del número de inflorescencias para individuos de diferentes categorías de tamaño y de sexos, considerando el total de individuos de 2 sitios de estudio, se presenta en el Cuadro 7.1. En esta encontramos que se presentan diferencias significativas tanto para el tamaño ($F= 14.54$, $P< 0.001$) como entre los sexos ($F= 70.18$, $P< 0.001$) utilizando una prueba de análisis de varianza (ANDEVA) de 2 vías para diferente número de réplicas.

Para detectar entre que tamaños se presentaban las diferencias se realizó un ANDEVA y una prueba de comparación múltiple para cada sexo por separado. Para el caso de los machos se presentan diferencias significativas en los individuos de categorías más pequeñas ($F= 9.38$, $P< 0.001$). Para el caso de las hembras también existen diferencias entre los tamaños ($F= 8.87$, $P< 0.001$). Los individuos de 2.50 a 3.00 m de altura presentan el mayor número de inflorescencias y los más pequeños (0.51 a 1.00 m) presentan los valores más bajos.

Al hacer las comparaciones entre sitios, en particular entre los sitios 1 y 2, encontramos que no existen diferencias significativas ni entre los machos ($F= 1.53$, N.S.) ni entre las hembras ($F= 0.37$, N.S.). Sin embargo, para cada sitio se presenta un patrón particular donde categorías específicas de tamaño presentan diferente número de inflorescencias (ver Figura 7.1) lo cual puede estar expresando que factores ambientales o condiciones particulares de cada individuo pueden estar

influyendo en este comportamiento. Por ejemplo, los machos de 2.51 a 3.00 m del sitio presentan un número de inflorescencias muy bajo mientras que individuos de esta misma categoría de tamaño en el sitio 2 se encuentran entre los individuos más productivos. Entre las hembras, los individuos de 1.00 a 1.50 m presentan los valores más altos en el sitio 1, mientras que en el sitio 2 son quienes presentan el menor número de inflorescencias.

El sitio 3, las diferentes categorías de tamaño no se encuentran bien representadas por lo que es más difícil su comparación con otros sitios. Sin embargo, es notorio que globalmente los machos producen en promedio mayor número de inflorescencias que los sitios 1 y 2, siendo significativas las diferencias (con el sitio 1 $t = 2.58$, $P < 0.01$; con el sitio 2 $t = 2.45$, $P < 0.01$). Para el caso de las hembras no hay diferencias.

Otra forma de analizar la relación entre la fecundidad (con el número de inflorescencias) y el tamaño se presenta en la Figura 7.2. En esta se presenta el ajuste lineal (para fines comparativos) entre el número de inflorescencias en relación al tamaño de los individuos. Para ambos sexos se encontró una relación lineal (machos $y = 1.50x + 0.50$, $r^2 = 0.86$, $P < 0.001$; hembras $y = 0.79x + 0.31$, $r^2 = 0.63$, $P < 0.05$).

Al comparar estos ajustes entre los sexos se encontró que si presentan diferencias significativas ($t = 2.03$; $P < 0.05$).

Al hacer la comparación de las inflorescencias producidas entre años (de 1981 a 1985) encontramos dos patrones diferentes asociados con los sexos (ver Cuadro 7.2). En el caso de los machos no existen diferencias significativas entre años ($F = 1.80$, N.S.) mientras que en las hembras son notorias las diferencias ($F =$

3.31, $P < 0.05$). En este último caso, la producción es más alta para los años 1981 y 1985, y menor en 1982 y 1984.

Número de flores y frutos.

Para determinar el número de flores en el campo, se realizaron previamente mediciones entre la longitud del raquis y el número de flores para conocer si estas medidas se encontraban correlacionadas. En caso de que si lo estuvieran nos permitía estimar el número de flores midiendo únicamente la longitud del raquis de las inflorescencias. Se encontró que en ambos sexos estos parámetros se encontraban correlacionadas positivamente (Machos: $y = 26.58x + 9.79$, $r^2 = 0.63$, $P < 0.001$; Hembras: $y = 25.67x + 5.24$, $r^2 = 0.35$, $P < 0.001$) (ver Figura 7.3).

En la Cuadro 7.3 se presentan los valores promedio del número de flores por inflorescencia producidos por los individuos machos y hembras de Chamaedorea tepajilote de diferentes categorías de tamaño. Para el caso de los machos se presenta una similitud en la producción de flores con la excepción de los individuos cuyas alturas van de 2.0 a 2.5 metros, quienes presentan el mayor número de flores ($F = 2.77$; $P < 0.05$). Esto coincide con el hecho de que los individuos de esta categoría también producen un mayor número de inflorescencias en promedio (ver Cuadro 7.1). Para el caso de las hembras los individuos más altos (de más de 3.0 metros) producen un mayor número de flores ($F = 2.62$; $P < 0.05$).

Sin embargo, en la producción de frutos no existen diferencias ($F = 0.87$, $P > 0.50$, N.S.).

Los individuos reproductivos más pequeños, entre 0.51 a 1.00 metros, son los que menor número de flores produjeron y sólo 2

individuos produjeron frutos en 1985.

La variación en la producción floral no influye en la producción de frutos ya que en todos los individuos, independientemente del tamaño producen la misma cantidad de frutos en promedio. Aproximadamente, el 12% de las flores hembras se desarrollan en frutos.

Probabilidad reproductiva.

Los valores de la probabilidad reproductiva promedio para 4 años muestran que los individuos machos presentan una similitud en sus probabilidades ($G = 9.76$; $P > 0.05$) a excepción de los individuos más pequeños (0.51 a 1.00m). Esto es muy similar a lo que sucede con toda la población. Por su parte, las hembras con alturas entre 2.50 y 3.50 metros presentan los valores más altos, y los individuos más pequeños los más bajos, siendo significativas estas diferencias ($G = 50.53$; $P < 0.001$). El resto de las categorías no presentan diferencias significativas.

En términos generales, los valores de las probabilidades reproductivas son más altas en los machos que en las hembras para todas las categorías de tamaño, aunque ambos comportamientos son muy similares ajustándose a un modelo polinomial cuadrático (Figura 74). Al considerar la población en su totalidad los valores son más bajos para las categorías de individuos más pequeños ya que para cada categoría existe un cierto número de individuos que no se han reproducido en 5 años de observación (1981-1986); igualmente se ajusta a un modelo polinomial cuadrático.

Al comparar la probabilidad reproductiva entre años (de 1981

a 1985) de una manera global encontramos que no existen diferencias significativas entre años en los machos ($G= 1.54$; N.S.) pero si en las hembras ($G= 10.24$; $P < 0.05$) en donde los valores van de 0.45 (en 1984) hasta 0.71 (en 1981) (ver Cuadro 7.5).

VARIACION INDIVIDUAL EN EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO.

Secuencias reproductivas.

En el Cuadro 7.6 se presenta la frecuencia de individuos de ambos sexos con diferentes secuencias reproductivas para 4 y 5 años. La mayor frecuencia se presenta en la secuencia de manera consecutiva para los 4 años, correspondiendo al 44% en el caso de los machos y al 38% para las hembras.

Las secuencias en donde los eventos reproductivos son nulos (00-00) o con solo un evento reproductivo son los que presentan los valores más bajos para ambos sexos.

Para el caso de 3 años reproductivos (de 4 posibles) únicamente los machos son los que presentan una frecuencia alta, en relación a los otros patrones y al de las hembras.

Los individuos que se reprodujeron en 2 de los 4 años presentan valores bajos, aunque existe una ligera tendencia a reproducirse en los primeros años en las hembras, y en los últimos años para los machos.

Sin embargo, en términos generales no se puede apreciar un patrón general de comportamiento reproductiva (en términos de producción de inflorescencias) en 4 años de datos. Un problema muy importante asociado a estos datos es la carencia de

información para el año de 1983, lo cual podría tener como consecuencia un sesgo en el tipo de conclusiones que se pudieran derivar de este análisis. Para el caso de las hembras, si se cuenta con la información global para 5 años y se presenta en el Cuadro 7.6^a_b).

Esta información nos amplía el número potencial de posibilidades en la secuencia reproductiva, aunque la conclusión general no se modifica en lo esencial de la derivada del Cuadro 7.6^a_b para 4 años. Esto es, el patrón en la secuenciación reproductiva está lejos de ser uniforme para el caso de C. tepejilote. Otro elemento que hay que considerar, es que en este análisis observamos que se presentan varias secuencias con frecuencia "0" que podría estar indicando que el tamaño de la muestra no es lo suficientemente grande (incluso para el resto de las secuencias, en algunos casos, son muy bajas las frecuencias) considerando el número potencial de secuencias (32).

Variación en la frecuencia reproductiva.

En la Figura 7.5 se presentan las frecuencias del número de veces que se han reproducido los individuos machos y hembras de C. tepejilote en 4 años, considerando 4 categorías de tamaño. Para todas las categorías de tamaño analizadas, se encontraron diferencias significativas (Cuadro). Estas diferencias se deben a que las hembras presentan una mayor frecuencia en los eventos menos frecuentes y los machos en los más frecuentes (en todos los casos 3 y 4 veces de 4 eventos).

Después de que los individuos alcanzan un tamaño mayor de 1.50 metros, la mayoría de los individuos se han reproducido por

lo menos una vez en 4 años.

En los individuos de más de 3.50 metros tanto machos como hembras presentan una frecuencia muy baja en el evento de 4 reproducciones consecutivas, lo cual puede estar sugiriendo que alcanzado este tamaño los eventos reproductivos se ven afectados.

Cuadro 7.1. Comparación del número de inflorescencias por individuo reproductivo entre individuos machos y hembras de *Chamaedorea tepajilote* para 7 diferentes categorías de tamaño. Se presenta el promedio de 4 años y su desviación estandar. El número entre paréntesis representa el tamaño de la muestra. Las líneas continuas comprenden a los valores que no difieren significativamente.

Tamaño(m)	Machos	Hembras
0.51-1.00	1.13+2.73 (49)	0.22+0.58 (50)
1.01-1.50	2.61+2.76 (44)	1.60+2.10 (40)
1.51-2.00	4.12+3.41 (68)	2.03+2.23 (64)
2.01-2.50	5.45+4.48 (85)	2.00+2.15 (50)
2.51-3.00	4.42+3.49 (59)	3.21+2.76 (39)
3.01-3.50	5.07+3.85 (43)	2.56+2.29 (57)
3.51-+	5.28+4.42 (36)	2.10+2.15 (31)
Total	4.13+3.94 (383)	1.94+2.26 (331)

SITIO 1

Tamaño(m)	Machos	Hembras
0.51-1.00	0.56+0.95 (32)	0.19+0.48 (31)
1.01-1.50	2.94+2.98 (16)	3.50+2.20 (12)
1.51-2.00	4.14+3.49 (36)	2.31+2.13 (32)
2.01-2.50	5.87+4.69 (52)	2.05+1.61 (20)
2.51-3.00	2.91+2.64 (22)	2.59+2.58 (29)
3.01-3.50	5.17+4.06 (24)	2.80+1.79 (20)
3.51-+	4.14+4.26 (7)	2.00+1.85 (8)
Total	3.89+3.98 (189)	2.04+2.12 (152)

SITIO 2

Tamaño(m)	Machos	Hembras
0.51-1.00	1.80+4.02 (20)	0.21+0.71 (19)
1.01-1.50	2.89+2.57 (28)	1.29+2.23 (28)
1.51-2.00	4.28+3.38 (32)	1.72+2.35 (32)
2.01-2.50	5.09+4.20 (33)	2.60+2.97 (30)
2.51-3.00	5.05+3.53 (37)	3.60+2.22 (10)
3.01-3.50	4.68+4.01 (19)	2.46+2.48 (37)
3.51-+	5.28+4.55 (29)	2.26+2.56 (23)
Total	4.29+3.87 (198)	1.97+2.49 (179)

SITIO 3

Tamaño(m)	Machos	Hembras
0.51-1.00	-----	-----
1.01-1.50	4.53+2.43 (12)	-----
1.51-2.00	5.57+2.76 (7)	2.40+1.14 (5)
2.01-2.50	5.00+2.29 (9)	1.86+1.07 (7)
2.51-3.00	7.00+3.08 (5)	-----
3.01-3.50	-----	-----
3.51-+	-----	-----
Total	5.27+2.58 (33)	2.08+1.08 (12)

Cuadro 7.2. Número de inflorescencias para diferentes categorías de tamaño para individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote para 4 años (1981-1985). Se presentan los promedios y la desviación estándar correspondiente. El número entre paréntesis representa el tamaño de la muestra. Las líneas continuas engloban valores que no difieren significativamente.

a. Machos.				
Tamaño	1981	1982	1984	1985
0.51-1.00	0.25+0.62 (12)	0.75+1.76 (12)	1.17+1.40 (12)	2.33+4.87 (12)
1.01-1.50	2.09+2.70 (11)	2.91+4.09 (11)	2.18+1.60 (11)	3.27+2.28 (11)
1.51-2.00	4.12+3.00 (17)	4.29+4.33 (17)	4.18+2.98 (17)	3.88+3.48 (17)
2.01-2.50	5.83+3.88 (23)	5.74+4.62 (23)	4.20+4.70 (20)	5.95+4.85 (19)
2.51-3.00	5.35+2.83 (17)	4.71+4.87 (17)	3.23+2.71 (13)	4.00+2.63 (12)
3.01-3.50	5.36+3.46 (14)	5.71+2.89 (14)	4.00+5.63 (8)	4.43+4.43 (7)
3.51- +	2.78+3.27 (9)	7.67+4.58 (9)	4.67+4.27 (9)	6.00+4.61 (9)
Total	4.09+3.54 (103)	4.61+4.40 (103)	3.43+3.64 (90)	4.32+4.08 (87)
b. Hembras.				
Tamaño	1981	1982	1984	1985
0.51-1.00	0.23+0.44 (13)	0.08+0.28 (13)	0.33+0.87 (13)	0.27+0.65 (11)
1.01-1.50	1.30+2.21 (10)	2.00+2.00 (10)	1.10+1.29 (10)	2.00+2.79 (10)
1.51-2.00	2.50+2.07 (16)	1.38+1.75 (16)	1.44+2.00 (16)	2.81+2.81 (16)
2.01-2.50	2.00+1.41 (14)	1.64+2.24 (14)	1.36+1.66 (11)	3.09+2.84 (11)
2.51-3.00	3.54+3.02 (13)	2.83+2.76 (12)	3.14+3.02 (7)	3.00+2.83 (7)
3.01-3.50	3.71+2.39 (17)	2.12+1.83 (17)	1.25+1.71 (12)	2.91+2.63 (11)
3.51- +	2.67+1.80 (9)	2.44+2.30 (9)	1.14+2.27 (7)	1.83+2.40 (6)
Total	2.36+2.31 (92)	1.74+2.08 (91)	1.30+1.90 (76)	2.31+2.61 (73)

Cuadro 7.3 . Número de flores por inflorescencia y número de frutos por infrutescencia para individuos de diferentes categorías de tamaño de Chamaedorea tepalote para el año de 1985. Se presentan los promedios y la desviación estándar. El número entre paréntesis corresponde al tamaño de la muestra. La línea vertical une los valores que no difieren significativamente.

Tamaño(m)	Número de flores por inflorescencia	
	Machos	Hembras
1.01-1.50	431.50+238.68 (6)	188.89+43.18 (9)
1.51-2.00	599.75+241.27 (4)	200.50+62.98 (20)
2.01-2.50	969.38+365.65 (8)	188.65+58.06 (17)
2.51-3.00	634.00+215.69 (3)	174.86+29.09 (7)
3.01- +	734.67+357.38 (6)	248.38+88.60 (16)
Total	705.67+350.81 (27)	204.57+67.60 (69)

Tamaño(m)	Número de frutos por infrutescencia
0.51-1.00	15.50 (2)
1.01-1.50	22.36+10.41 (11)
1.51-2.00	22.31+17.32 (35)
2.01-2.50	21.81+13.91 (21)
2.51-3.00	21.55+10.21 (22)
3.01-3.50	29.88+24.12 (24)
3.51- +	25.55+14.85 (11)
Total	23.85+16.66 (124)

Cuadro 7.4. Probabilidad reproductiva para individuos machos y hembras y el total de la población de *Chamaedorea tepexilote* de diferentes categorías de tamaño. Se presentan los promedios para 4 años con un intervalo de confianza. El número entre paréntesis representa el número de individuos muestreados, y las líneas verticales señalan la semejanza con una $P < 0.05$.

Tamaño (m)	Probabilidad reproductiva		
	Total	Machos	Hembras
0.51-1.00	0.11+0.04 (253)	0.35+0.13 (48)	0.18+0.11 (50)
1.01-1.50	0.40+0.08 (124)	0.68+0.14 (44)	0.48+0.15 (40)
1.51-2.00	0.59+0.08 (172)	0.86+0.08 (69)	0.67+0.12 (64)
2.01-2.50	0.61+0.08 (168)	0.84+0.08 (85)	0.64+0.13 (50)
2.51-3.00	0.73+0.08 (107)	0.80+0.10 (59)	0.79+0.13 (39)
3.01-3.50	0.74+0.08 (103)	0.84+0.11 (43)	0.70+0.12 (57)
3.51- +	0.61+0.11 (71)	0.68+0.15 (37)	0.58+0.17 (31)
Total	0.54	0.72	0.57

Cuadro 7.5. Probabilidad reproductiva total de individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote para diferentes años. Se presenta la proporción de individuos que se reprodujeron para cada año mas su intervalo de confianza. El número entre paréntesis corresponde al tamaño de la muestra. Las líneas unen valores semejantes a una $P < 0.05$.

Año	Machos	Hembras
1981	0.77+0.08 (105)	0.70+0.09 (92)
1982	0.78+0.08 (103)	0.55+0.09 (91)
1984	0.76+0.09 (90)	0.45+0.11 (76)
1985	0.76+0.09 (87)	0.61+0.11 (72)

Cuadro 7.6. Frecuencia de 16 (a) y 32 (b) secuencias reproductivas posibles para individuos machos y hembras de Chamedorea tepejilote para 4 (a) y 5 (b) años (1981-1985). El "0" indica no reproducción y el "1" éxito en la reproducción.

a. 5 años.

Secuencia	Machos	Hembras	Secuencia	Machos	Hembras
00-00	3	6	11-10	4	1
			11-01	9	4
10-00	3	5	10-11	5	2
01-00	0	0	01-11	7	2
00-10	4	0			
00-01	1	2	11-11	38	20
11-00	2	4			
10-10	2	1			
10-01	1	3			
01-10	0	0			
01-01	2	0			
00-11	5	3			

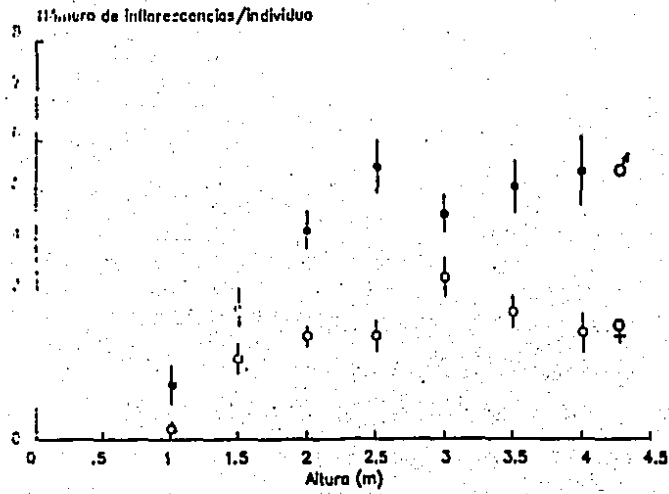
b. 4 años.

Secuencia	Hembras	Secuencia	Hembras
00000	6	11100	2
		11010	1
10000	5	11001	4
01000	0	10110	0
00100	5	10101	2
00010	0	10011	2
00001	2	01110	0
		01101	0
11000	4	01011	2
10100	0	00111	0
10010	1		
10001	3	11110	0
01100	0	11101	3
01010	0	11011	7
01001	0	10111	0
00110	1	01111	2
00101	1		
00011	3	11111	13

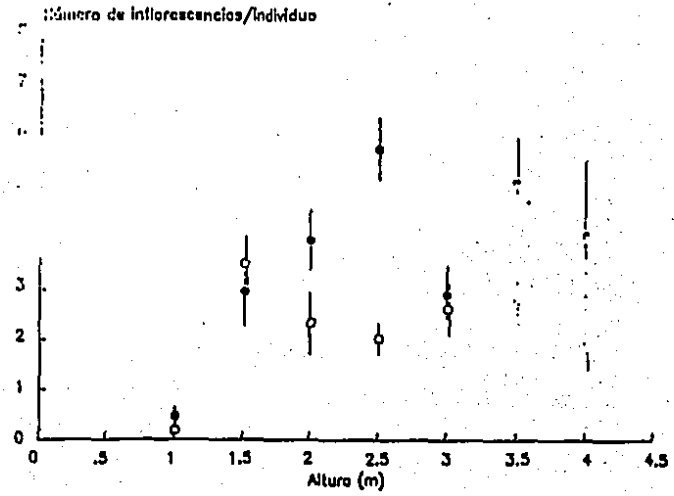
Cuadro 7.7. Comparacion del rendimiento reproductivo para 5 especies de la Estacion de Biologia Tropical Los Tuxtlas.

Espezie	Rendimiento reproductivo	Referencia
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	0.60	Sarukhan, 1980
<i>Nectandra ambigens</i>	0.25 - 0.35	Cordova, 1985
<i>Bernouillia flammea</i>	0.00001- 0.00023	Garcia-Outierrez, 1976
<i>Ochroma lagopus</i>	0.75 - 0.92	Ibid.
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	0.12	Oyama, este trabajo

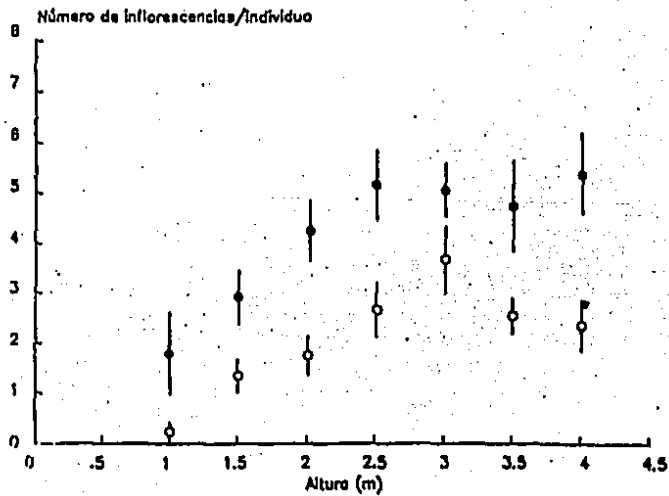
TOTAL



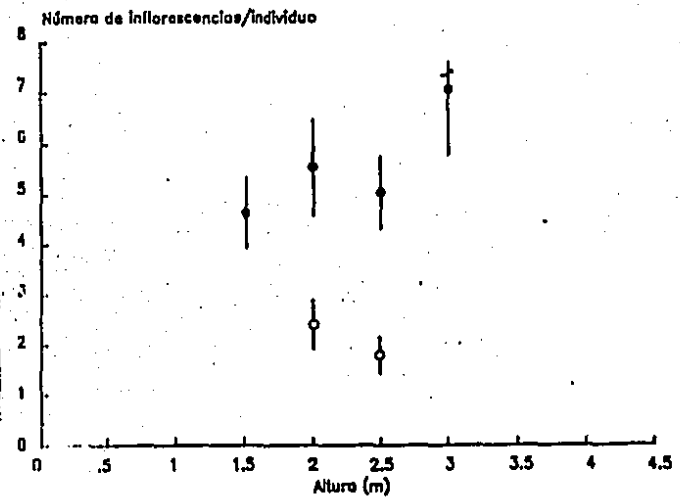
SITIO 1

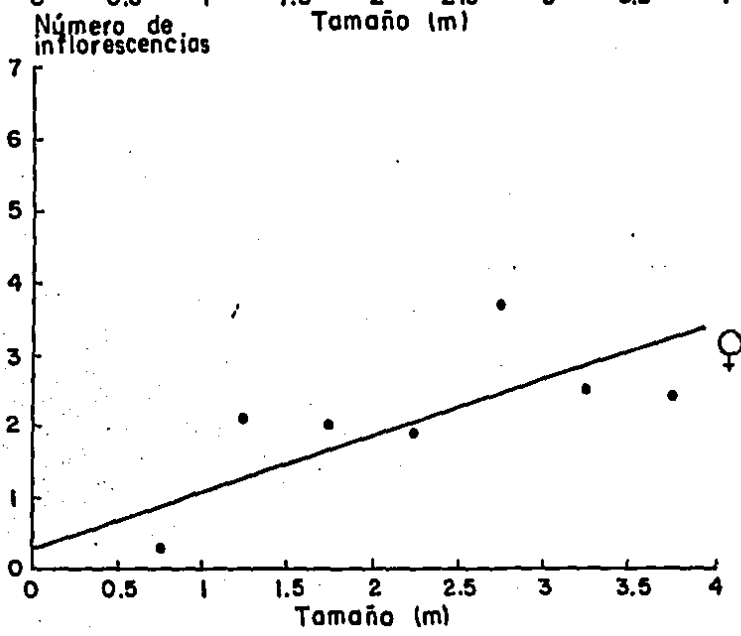
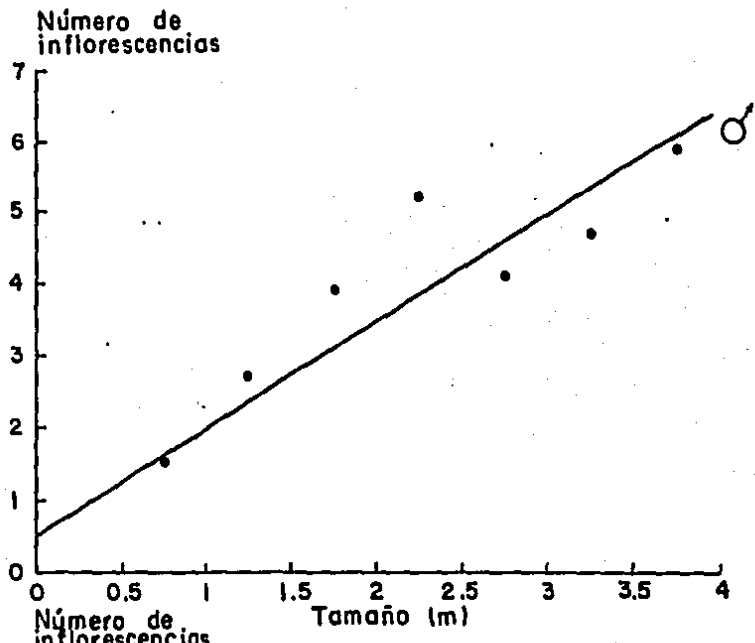


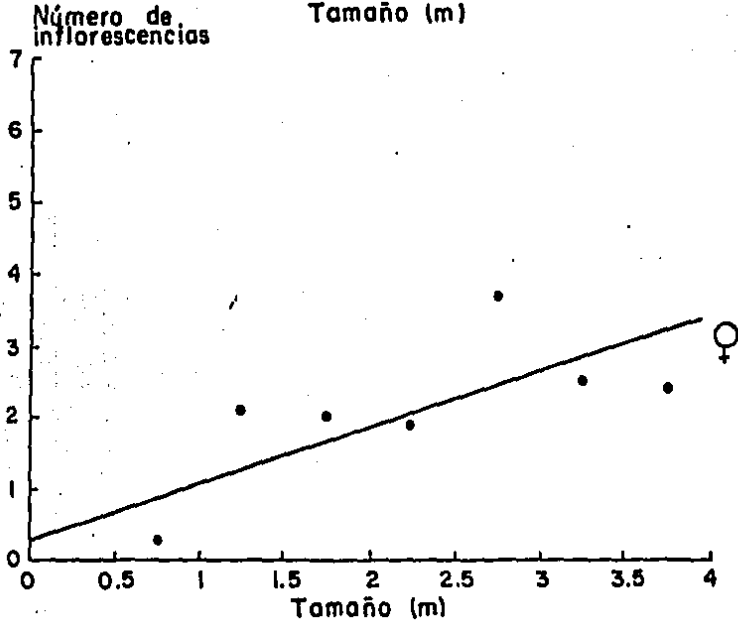
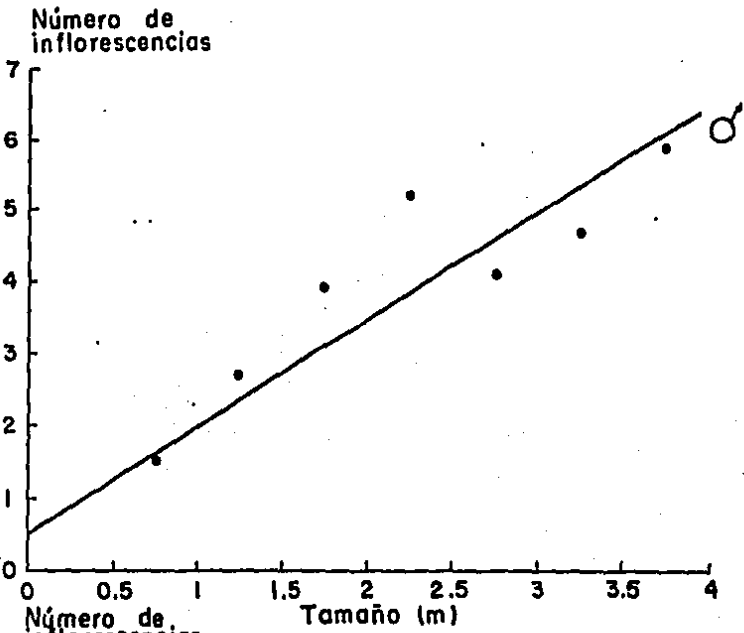
SITIO 2



SITIO 3







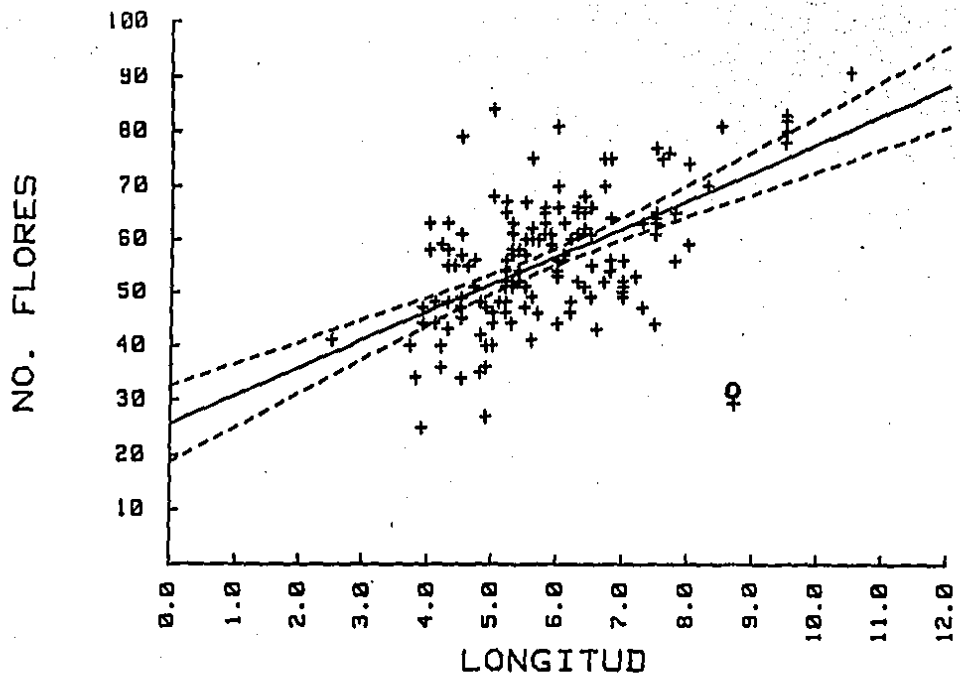
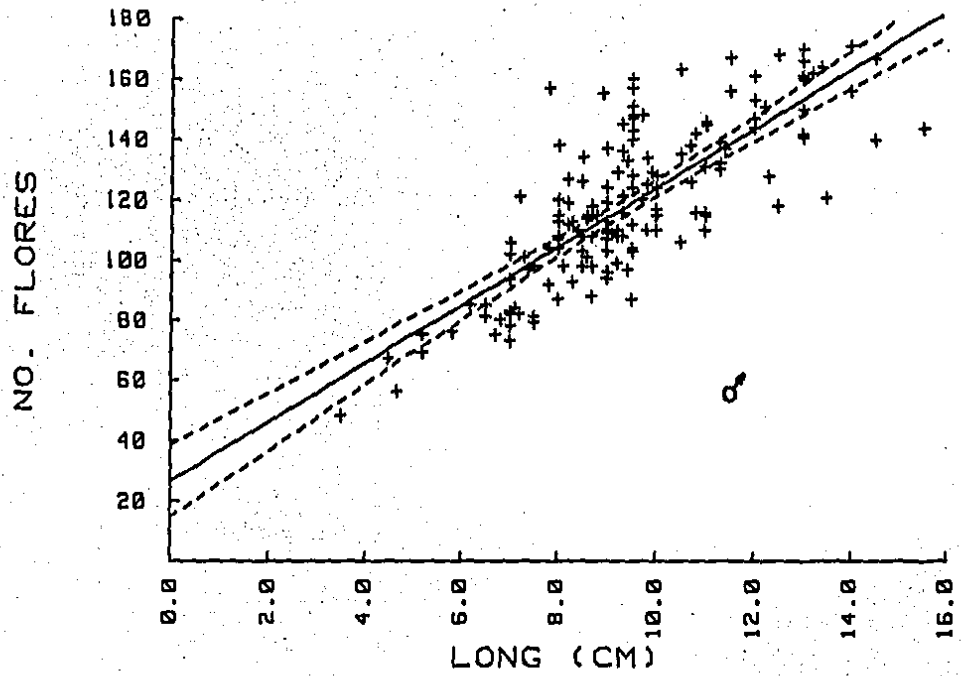


Figura 7.3. Relación entre la longitud de las raquillas de las inflorescencias con el número de flores producidas para individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote.

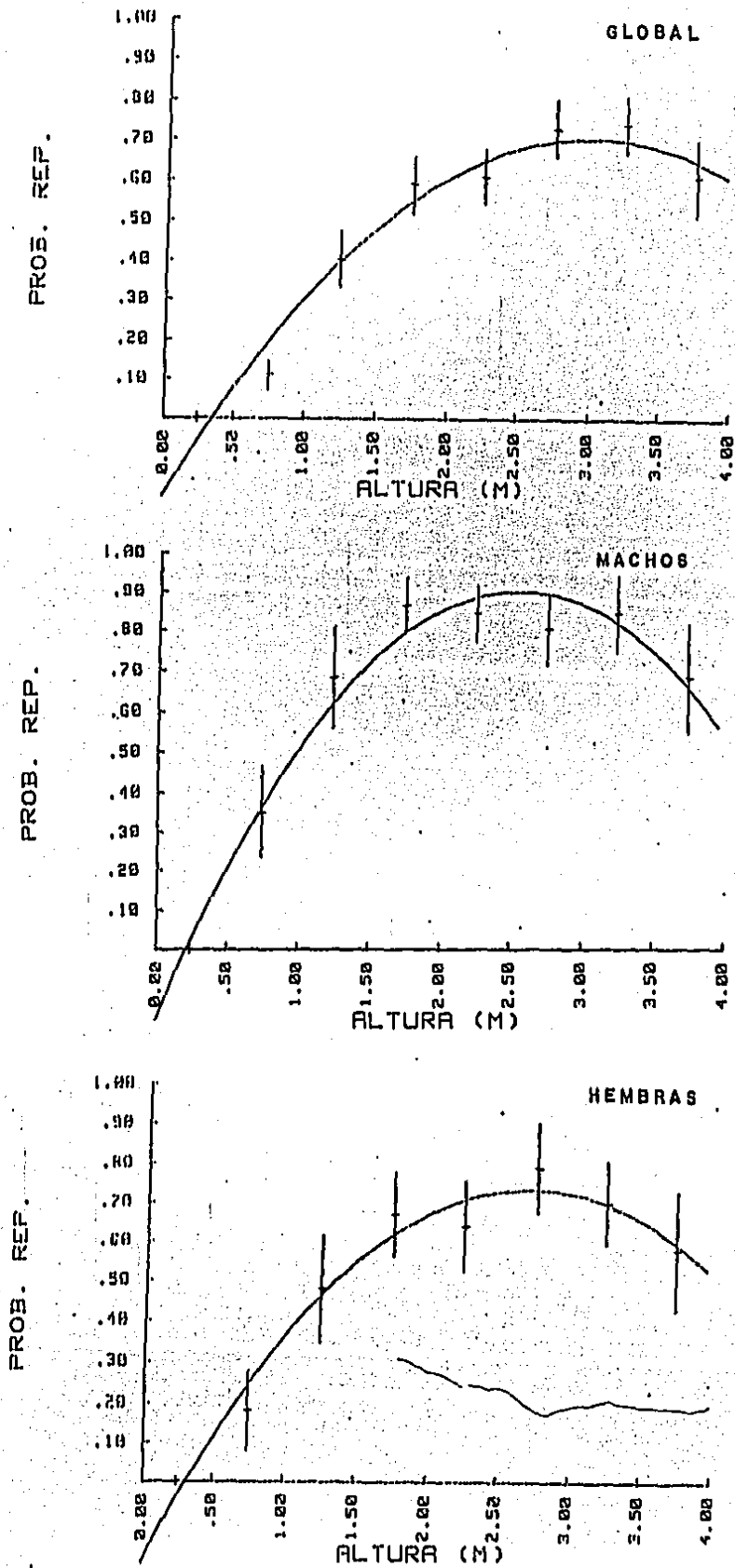
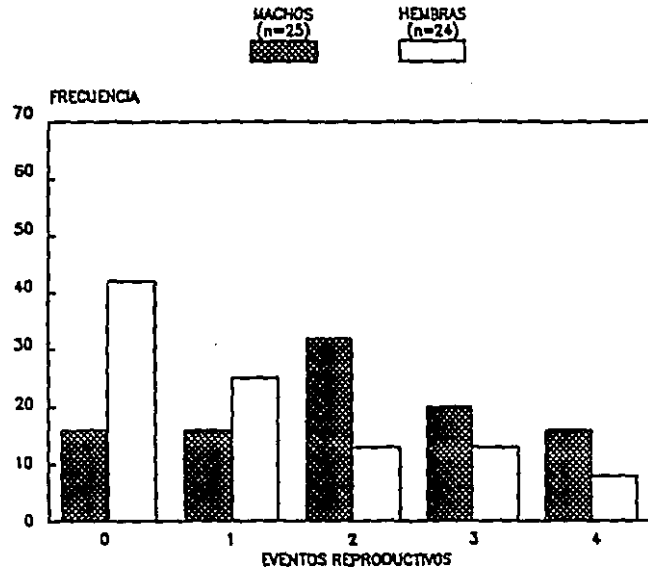


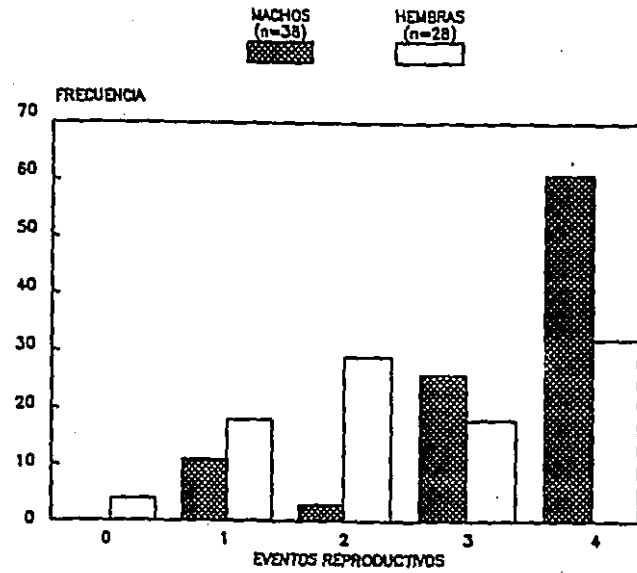
Figura 7.4. Probabilidad reproductiva para individuos machos, hembras y la población total de Chamaedorea tepejilote

Figura 7.5. Frecuencia de eventos reproductivos para 4 categorías de tamaño de Chamaedorea tepejilote. Se comparan machos y hembras para datos de 4 años.

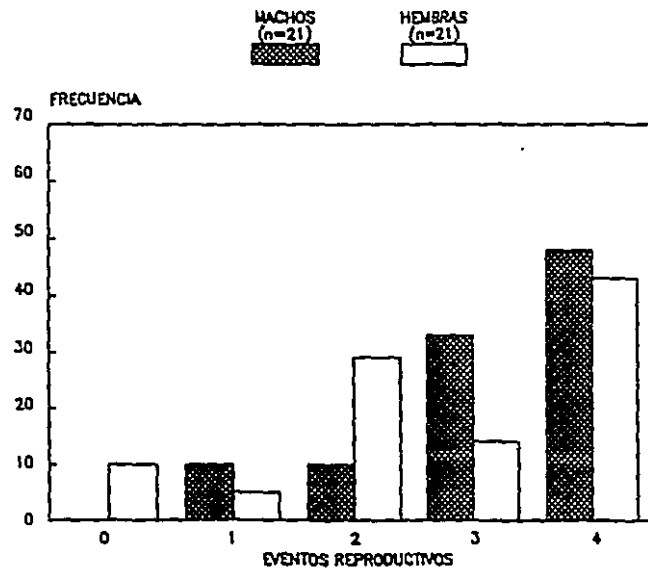
Individuos de 0.51 - 1.50 (m)



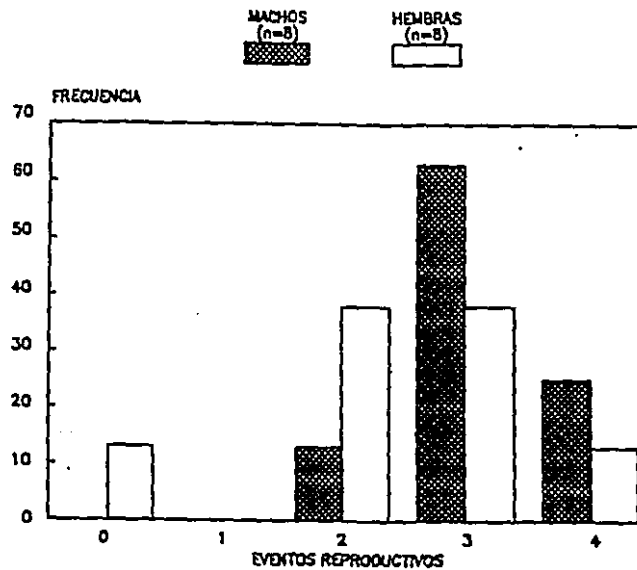
Individuos de 1.51 - 2.50 (m)



Individuos de 2.51 - 3.50 (m)



Individuos de 3.51 - +



DISCUSION.

Las observaciones realizadas sobre los periodos de floración y fructificación muestran que el comportamiento reproductivo de Chamaedorea tepejilote es claramente estacional y se reproduce anualmente.

Estudios fenológicos a nivel comunitario han mostrado una marcada estacionalidad en diferentes bosques tropicales (en Africa, Bernhard-Reversal, et al., 1971; en Asia, McClure, 1966; Murphy, 1972; en América Central y del Sur, Croat, 1969; Daubenmire, 1972; Frankie, et al., 1974; en México, Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985; Ibarra-Manriquez & Oyama, Ms) donde la sincronización del periodo reproductivo coincide con la poca de "secas" principalmente en bosques deciduos.

En Los Tuxtlas existe también una estacionalidad reproductiva en términos generales aunque existen patrones particulares relacionadas con el régimen de precipitación (Carabias-Lillo & Guevara-Sada, 1985). En esta localidad, se pueden diferenciar tres etapas, la época de secas (marzo a mayo), la época de lluvias (de junio a noviembre) y una época de "nortes" (de finales de noviembre a febrero) (ver Capítulo 2).

Diferentes especies tanto de palmas, arbustos y árboles florecen en cada época aunque C. tepejilote es de las pocas especies que florecen en la época de nortes. Contrariamente, otra especie de palma muy abundante en la región de Los Tuxtlas, Astrocaryum mexicanum, así como otras especies de Chamaedorea, C. ernesti-augusti y C. oblongata florecen en la época de secas.

La floración de C. tepejilote así como la de las otras

especies no puede ser explicada ni por su forma de crecimiento, sistema sexual o estrategia de ciclo de vida (Ibarra-Manríquez & Oyama, Ms.).

La fructificación, aunque presenta cierta estacionalidad, es más compleja ya que el período de desarrollo y maduración de frutos es más prolongado en muchas especies. Particularmente, C. tepejilote comienza a fructificar a finales de la época de lluvias (febrero-marzo), aunque la terminación del desarrollo de los frutos y su mantenimiento sobre el árbol progenitor, puede alcanzar hasta 6-8 meses.

De esta manera, la estacionalidad mostrada por C. tepejilote puede ser explicado por un aumento en la precipitación aunque para poder corroborar esto se requieren estudios más detallados como los realizados por Augspurger (1983) en .

Esta aparente sincronización de la floración que presentan la mayoría de las especies con la falta de precipitación ha sido explicada sugiriendo que las flores son una fuente importante de agua y néctar para los los polinizadores aumentando las probabilidades de cruzamiento entre los individuos de una especie (Janzen, 1967; Mosquin, 1971; Gentry, 1974). La mayoría de estos estudios se han realizado en comunidades muy estacionales (bosques deciduos) y aparentemente también es válido para selvas tropicales perennifolias.

La reproducción de C. tepejilote no concuerda con este patrón (su floración se inicia en la época de mayor precipitación) pero curiosamente se ha sugerido que esta especie es polinizada por viento (Bawa, et al., 1985; L. Eguiarte, com.pers.). La explicación de la fenología de C. tepejilote está

por investigarse, aunque la alta disponibilidad de agua puede ser favorable en la producción de flores y durante el desarrollo y maduración de los frutos disminuyendo las posibilidades de abortos de los frutos. Igualmente la presencia de los frutos sobre los individuos progenitores por periodos prolongados de tiempo hasta el inicio de la época de lluvias prácticamente puede estar relacionado con condiciones adecuadas para la germinación. Sin embargo, esta suposición puede estar limitada por la influencia de dispersores y depredadores de semillas (ver capítulo).

A nivel específico, C. tepajilote se reproduce anualmente. Esta periodicidad probablemente sea el patrón menos complicado y al parecer responde a un estímulo ambiental con requerimientos mínimos de asignación de recursos por parte de los individuos reproductivos (Janzen, 1978). Sin embargo, observaciones más detalladas muestran patrones más complejos para C. tepajilote, pudiéndose incluir varias secuencias reproductivas (ver Cuadro 7.6).

Por otra parte, C. tepajilote no cambia de sexo ni con la edad (o tamaño) ni por factores ambientales como ocurre con otras especies (Peters, 1986).

La diferencia que se presenta en el número de inflorescencias entre individuos machos y hembras puede ser explicado de la siguiente manera. En primera instancia esta diferencia no es más que una expresión del dimorfismo sexual presente en esta especie. Por un lado, es indudable que existe una división fisiológica entre los sexos en donde las hembras

soportan, entre otras cosas, el desarrollo de los frutos. Sin embargo, la biomasa y energía asignada a cada inflorescencia es muy diferente, siendo mayor la biomasa asignada a las hembras sobretodo en el desarrollo de los frutos. Esta asignación diferencial de recursos se discutirá en el siguiente capítulo, aunque odemos mencionar que esta asignación puede depender para cada sexo en función de la edad o estatus de cada individuo dentro de la comunidad.

La producción de inflorescencias además de que difiere entre los sexos, para cada uno se presenta un patrón particular (analizado globalmente). Para el caso de los machos, con la excepción de los indiuviduos de 0.51 a 1.00 metros, todos producen un número más o menos constante independientemente del tamaño de los individuos. En cambio para las hembras, los individuos de 2.50 a 3.00 metros presentan los valores más altos. Esta diferencia en el patrón de producción puede ser explicado considerando un problema de optimización entre el crecimiento y la reproducción. Esto es, probablemente los individuos entre 2 y 3 metros estén representando el tamaño óptimo para producir y mantener el mayor número de frutos, mientras que para categorías más pequeñas o más grandes sea mejor crecer.

Esto se corrobora analizando cada sitio en particular. En el sitio 1 y 2 las hembras presentan este comportamiento. Sin embargo, al analizar cada sitio por separado encontramos que los patrones generales discutidos sufren modificaciones sustanciales. Por ejemplo, las hembras de 1.0 a 1.5 metros en el sitio 1 son los más productivos, y en los machos hay más fluctuaciones en

función del tamaño. Una explicación inmediata a esto es que factores ambientales pueden estar determinando esta producción reproductiva. Reportes casuales señalan que los individuos que se encuentran en sitios abiertos con mayor exposición a la luz pueden crecer y/o reproducirse más vigorosamente (Janzen, 1978). Otra expresión de esta posible influencia ambiental es lo que sucede en el sitio 3. En este, los machos producen un mayor número de inflorescencias que los machos en los otros dos sitios. Probablemente, las condiciones menos favorables que presenta este sitio por la topografía pueda estar determinando una reasignación a cuestiones reproductivas.

La variación en la producción de inflorescencias es más variable para las hembras que los machos. Esta constancia en los machos se puede deber a que las restricciones en la reproducción (por ejemplo en la asignación de recursos) sean menores que en las hembras.

Pocos estudios han analizado la variación entre años de los eventos reproductivos. En Brosimum alicastrum en un estudio de dos años, hay variación de un año a otro, no solo en la producción de frutos, sino también en el número de flores y en el número de frutos abortados (Peters, 1986). En Astrocaryum mexicanum hay una variación entre años en la producción de infrutescencias, pero en el número de frutos por individuo, ni en el número de frutos por infrutescencia (Piffero & Sarukhán, 1982). En el primer caso, se piensa que la disponibilidad de humedad por la precipitación determina en gran medida la producción de inflorescencias y el desarrollo normal de los frutos. En el

segundo caso, se sugiere que la heterogeneidad ambiental (luz,

Los resultados obtenidos de la estimación del número de flores y de frutos indican que estos se producen independientemente del tamaño, sobretodo los frutos. El rendimiento de semillas ("fruit set") en todos los casos es de aproximadamente de un 12% lo cual puede estar indicando que este rendimiento está limitado por polinizadores más que por recursos (.....).

Haciendo una comparación de este valor con otros reportados en la misma localidad (ver Cuadro) podemos observar que C. tepejilote presenta un valor cinco veces menor que A. mexicanum o dos o tres veces que Nectandra ambigens. Esto podría explicarse por el tipo de sistema reproductivo y por el tipo de polinización que se ha sugerido que es por viento.

Otra posibilidad que hay que considerar es que factores intrínsecos de la planta (fisiológicos) establezcan limitaciones en el desarrollo o en la morfología de la inflorescencia que no permita una mayor producción de frutos por unidad reproductiva.

Sin embargo, no hay que olvidar que la variabilidad individual en la producción de flores y frutos puede ser muy importante en términos de determinar la estructura genética y ecológica de la población, incluyendo sus relaciones biológicas (depredadores, patógenos, competencia, etc.) como sus parámetros ambientales (ver más adelante).

Chamaedorea tepejilote se reproduce una sola vez en el año a diferencia de otras especies que presentan dos o más episodios

reproductivos en un año, como ocurre con Compsoeura sprucei (Bullock, 1982) y otras especies también dioicas como C. tepjilote. El punto interesante de estas observaciones es que aparentemente el número de eventos reproductivos por un año puede determinar el comportamiento reproductivo de las especies. Una de las posibles consecuencias recae en la impredecibilidad del rendimiento reproductivo en relación por ejemplo con la edad o tamaño de los individuos. Esto ocurre en las hembras de C. sprucei (Bullock, op. cit.). En cambio, C. tepjilote, en términos generales, aumenta el número de inflorescencias producidas en función del tamaño de los individuos de ambos sexos.

Otra consecuencia importante de la reproducción episódica es que pocos individuos de la población son muy prolíficos determinando la estructura de la población. Si este patrón se mantiene a lo largo del tiempo es indudable que la estructura ecológica de la población contiene una fuerte contribución genética por parte de estos individuos. Los estudios mencionados anteriormente son de uno o dos años lo cual hace difícil conocer esto, sin embargo en A. mexicanum, los mismos 58 individuos reproductivos son los que han contribuido con el 43% de la producción de frutos durante 7 años de estudio (Sarukhán et al., 1984). En C. tepjilote 17 individuos machos (35% de la población) contribuyen con más del 70% de las inflorescencias producidas en el sitio 1 durante 4 años, y de estos 10 individuos (20%, los mismos) contribuyen con casi el 50% de esta producción de inflorescencias. En las hembras un promedio de 12 individuos producen también más del 70% de inflorescencias en el mismo

sitio, y de estos también 5 individuos (14%) contribuyen con el 36% de la producción. En el sitio 2 no es tan marcada esta contribución ya que aproximadamente 20 individuos machos contribuyen con el 40% y de estos, 8 individuos contribuyen con el 31%. En las hembras, 14 individuos (31%) contribuyen con más del 80% de las inflorescencias y 4 individuos contribuyen con el 27%.

Al analizar la producción de frutos nuevamente resultó que 15 individuos produjeron más del 82% de frutos del sitio 1. Al cotejar estos individuos con los más reproductivos basándonos en las inflorescencias, no coinciden los mismos individuos. Sin embargo, los más reproductivos de las inflorescencias produjeron con más del 70% de frutos.

De esta manera, en C. tepejilote existe un número de individuos de ambos sexos que están contribuyendo con su acervo genético en la estructuración de las poblaciones en las localidades estudiadas en las región de Los Tuxtlas. Indiscutiblemente hacen falta estudios sobre la genética de poblaciones para conocer los atributos genéticos de C. tepejilote.

Las secuencias reproductivas que se muestran en el Cuadro 7.6a indican que la mayoría de los individuos (más del 40%) se reproducen anualmente y más del 20% se reprodujeron 3 veces en 4 años. Esto podría estar representando que la mayoría de los individuos de las poblaciones estudiadas presentan una reproducción anual. La pregunta que se abre es ¿qué está ocurriendo con el 40% restante de la población?. Esto es, la

reproducción "supra-anual" se debe a una presión de selección que está determinando esta secuenciación, o a una respuesta fisiológica de la planta debido a un factor (o factores) medioambiental. Desafortunadamente existen pocos estudios que puedan demostrar esto. En uno de estos, se ha encontrado que para Astrocaryum mexicanum aparentemente la irregularidad en la reproducción puede favorecerse en condiciones en las que la heterogeneidad ambiental, tanto espacial como temporal, es muy marcada (Piffero & Sarukhán, 1982).

C. tepejilote coexiste en esta misma localidad con A. mexicanum y seguramente están sujetos a condiciones muy similares. Sin embargo, existen algunas diferencias que pueden ser muy relevantes. Por ejemplo, el 40% de los individuos estudiados en A. mexicanum no se reprodujeron mientras que en C. tepejilote solo el 6%. Indudablemente la limitación de recursos así como el umbral fisiológico que se requiere para una asignación de recursos para la reproducción es más alto en A. mexicanum que en C. tepejilote.

Por otra parte, la condición sexual dimórfica de C. tepejilote nos muestra otras particularidades. Los machos son los que presentan una mayor frecuencia en las secuencias más reproductivas. Podríamos pensar que esto se debe a que la asignación de recursos en flores en los machos no es tan costosa como mantener y desarrollar frutos en las hembras, por lo que esta secuenciación no es más que una expresión de un proceso energético (ver Capítulo 8).

Indudablemente, se podría argumentar que la falta del registro del año de 1983 es muy relevante para obtener

conclusiones más definitivas en términos de la secuenciación. Sin embargo, para el caso de las hembras si tenemos el registro para 5 años consecutivos (ver Cuadro 7.1b). Estos resultados muestran una "uniformidad" reproductiva, esto es, independientemente de la secuencia particular, la frecuencia para uno, dos, tres, cuatro o cinco eventos reproductivos en 5 años es muy similar, con excepción de los que no se han reproducido quienes presentan la frecuencia más baja.

Esto de alguna manera esta reflejando que más factores, además de la cuestión energética y la heterogeneidad ambiental mencionados anteriormente, deben de estar influyendo en estos patrones reproductivos. Un facto muy estudiado, aunque no necesariamente en relación con la reproducción, es la depredación de semillas (Janzen, 1970, 1978) (ver Capítulo 4).

Una explicación inicial del comportamiento reproductivo de C. tepejilote podría ser la siguiente. La condición original de reproducción en C. tepejilote, incluso fijado genéticamente, sería la producción de estructuras reproductivas anualmente. Esto podría tener ventajas en el sentido de que se incrementarían las probabilidades de apareamiento dada la condición de bisexualidad (sexos separados) incluyendo de manera determinante en la evolución del dioicismo en esta especie, y colateralmente de la variabilidad genética de la misma. Este mismo incremento de la variación genética puede estar determinando diversos eventos reproductivos como la edad de la primera reproducción, la máxima tasa reproductiva, etc. Pero igualmente esta variación proporciona las condiciones para que C. tepejilote presenta una

gama de respuestas en función de factores extrínsecos. De esta manera, la heterogeneidad espacial, fenómeno muy común en las comunidades neotropicales (Danslow, 1982a,b; Brokaw, 1982a,b; Martínez-Ramos, 1985) determina un mosaico de condiciones microclimáticas en donde nutrientes y luz parecen ser muy importantes en la construcción biológica de estas comunidades. Se ha observado que una mayor cantidad y calidad de luz influyen en los eventos reproductivos de las especies tropicales.

Igualmente, C. tepejilote puede presentar una respuesta a estas condiciones. Sin embargo, esta mayor producción reproductiva puede estar aparejada a por lo menos otros 2 fenómenos. Por un lado, una especie de "compensación fisiológica" que origina que un individuo muy reproductivo en un año acarree un desbalance energético y que la producción o probabilidad reproductiva disminuya al período siguiente. Esto a su vez origina una "recuperación" que hace que vuelva a su "condición original" de reproducción anual al año siguiente (o siguientes en función de las condiciones ambientales y del individuo). Esto podría explicar patrones "irregulares" en la secuenciación reproductiva. Por otro lado, esta mayor producción, así como la predecibilidad de la presencia de frutos de la condición original, hace de C. tepejilote presentar un elemento muy atractivo para dispersores y sobretodo de depredadores de semillas. Los frutos de C. tepejilote presentan un mesocarpo carnoso aunque con cristales irritantes que influyen de manera determinante en la selección de dispersores y depredadores. Particularmente, C. tepejilote interactúa con un insecto depredador de las semillas aparentemente específico

constituyendose en una presión selectiva que determina la sobrevivencia de semillas (los niveles de depredación puede alcanzar hasta un 60%, ver Capítulo 4).

Bajo esta condición de depredación pueden desencadenarse diversos procesos a través de los cuales C. tepejilote tiende a evitar la depredación. Se han postulado diversos mecanismos que explican la interacción plantas-depredadores de semillas (Janzen, 1970) llegandose a establecer explicaciones coevolutivas (Smith, 1970, 1975; Janzen, 1983). Para el caso de C. tepejilote merece especial atención el mecanismo llamado "saciación de depredadores" y que se puede alcanzar cuando la producción de frutos es tan alto que los depredadores saturan sus requerimientos específicos. Considerando que el depredador de C. tepejilote es un curculiónido que parasita en la fase de pre-dispersión de la planta, algunos individuos de C. tepejilote podrán escapar espacial o temporalmente, pero aquellos individuos que no logren hacerlo podrán escapar por saciación si incrementan su producción de frutos.

Este "juego ecológico" indudablemente es expresión de un proceso evolutivo que desafortunadamente no hemos logrado entender cabalmente, pero es indudable que esta explicación puede ser razonable para el patrón observado en la secuenciación reproductiva en 5 años de estudio en C. tepejilote.

BIBLIOGRAFIA.

- Augspurger, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (Hybanthus prunifolius): influence on pollinator attraction and movement. Evolution 34:475-488.
- Bawa, K.S. & P.A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest trees. Evolution 29:167-179.
- Bawa, K.S., S.H. Bullock, D.R. Perry, R.E. Coville & M.H. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical rain forest trees. II. Pollination systems. Amer. J. Bot. 72:346-356.
- Bernhard-Reversat, F., C. Huttel & G. Lemeé. 1971. Some aspects of the seasonal ecologic periodicity and plant activity in an evergreen rain forest of the Ivory Coast. Trop. Ecol. : (citado en Peters, 1986).
- Brokaw, N.V.L. 1982a. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. Biotropica 14:153-160.
- -----. 1982b. Treefalls: frequency, timing and consequences. In E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). The Ecology of a Tropical Forest. pp. . Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bullock, S.H. 1982. Population structure and reproduction in the Neotropical dioecious tree Compsonera sprucei. Oecologia (Berlin)55:238-242.
- Carabias-Lillo, J. & S. Guevara-Sada. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En A.Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México. II. Ed. Alhambra Mexicana, México.

- Croat, T.B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. Ann. Missouri Bot. Garden 56:295-307.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of a tropical semi-deciduous forest in northeastern Costa Rica. J. Ecol. 60:147-170.
- Denslow, J.S. 1980a. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. Oecologia (Berlin) 46:18-21.
- -----, 1982b. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica 12:47-55.
- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J.Ecol. 62:881-919.
- Gentry, A. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bigniniaceae. Biotropica 6:64-68.
- Heithaus, E.R., P.A. Opler & H.G. Baker. 1974. Bat activity and pollination of Bauhinia pauletia: plant-pollinator co-evolution. Ecology 55:412-419.
- Ibarra-Manriquez, G. & K. Oyama. Relaciones ecológicas de las especies arbóreas de una comunidad tropical en México. (Manuscrito).
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21:620-637.
- -----, 1971. Seed predation by animals. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2:465-492.
- -----, 1978. Seeding patterns of tropical trees. In P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical Trees as Living

Systems. pp.83-128. Cambridge University Press, Cambridge.

- -----, 1983.

- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp.191-239. Ed. Alhambra Mexicana, México.

- McClure, F.A. 1966. Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. Malay. For. 29:183-203.

- Medway, L. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. Biol.J. Linn. Soc. 4:117-146.

- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos 22:398-402.

- Murphy, 1972.

- Opler, P.A., H.G. Baker & G.W. Frankie. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican Cordia species (Boraginaceae). Biotropica 7:234-247.

- Peters, C.M. 1986. Reproduction, growth and the population dynamics of Brosimum alicastrum S.W. in a moist tropical forest of Central Veracruz, Mexico. Ph. D. Dissertation. Yale University, USA.

- Piñero, D. & J. Sarukhán. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:461-472.

- Smith, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (Tamiasciurus) and conifers. Ecol. Monog. 40:349-371.

- -----, 1975. The coevolution of plants and seed predators, In

L.E. Gilbert & P.H. Raven (Eds.). Coevolution of Animals and Plants. pp. . University of Texas Press, Austin.

- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican Heliconia species. Ecology 56:285-301.

**CAPITULO 8. ASIGNACION DE RECURSOS,
ESFUERZO REPRODUCTIVO Y
COSTOS REPRODUCTIVOS.**

INTRODUCCION.

El comportamiento de los sexos de una especie dioica puedan ser muy diferentes para diferentes atributos. En particular, por ejemplo, se ha demostrado que existen diferencias en las tasas de mortalidad y de fecundidad en Asparagus officinalis (Vernet, 1971; Bouwkamp & McCully, 1972); diferencias en tamaños en Rumex acetosa y R. acetosella (Putwain & Harper, 1972), en Silene alba (Gross & Soule, 1981) y Simmondsia chinensis (Wallace & Rundel, 1979); diferencias en tasas de crecimiento y habilidad competitiva en Rumex spp. (Putwain & Harper, 1972) y Spinacea oleraceae (Onyekwelu & Harper, 1979); y en varias características de historia de vida en Chamaelirium luteum (Meagher & Antonovics, 1982).

En todos los casos estas diferencias entre los sexos pueden relacionarse con la historia de vida de las especies o vistas en el contexto de tasas individuales de asimilación de recursos o de productividad. De otra manera, cualquier patrón observado en la diferenciación sexual es interpretado como un costo en la reproducción en las hembras (Putwain & Harper, 1972; Lloyd, 1973; Lysova & Khizhnyak, 1975; Freeman et al., 1976; Lloyd & Webb, 1977; Melampy & Howe, 1977).

En la teorización de los estudios sobre historias de vida se han utilizado varios conceptos como básicos para tratar de evaluar las relaciones que existen entre diferentes parámetros demográficos y evaluar sus repercusiones en las diferentes fases del ciclo biológico de una especie. Entre estos conceptos tenemos el de "costo reproductivo" (Bell, 1980; Reznick, 1985) y el de

"esfuerzo reproductivo" (Schaffer, 1974; Charlesworth & Leon, 1976).

El concepto de "esfuerzo reproductivo" es definido como la proporción de recursos disponibles (de tiempo o energía) que es asignada a la reproducción más que al mantenimiento o al crecimiento.

Una de las objeciones de utilizar este concepto es que es una medida con dificultades técnicas para su estimación y que no necesariamente está evaluada directamente en términos de la adecuación de los organismos (Bell, 1980). Sin embargo, no hay que olvidar que es un elemento gráfico que nos puede ayudar a interpretar de una manera inmediata la relación entre diferentes "funciones" de una planta.

Por otra parte, la estimación del esfuerzo reproductivo a través del ciclo de vida está determinado en gran medida con los riesgos de mortalidad de edad-específica. Por ejemplo, un valor de esfuerzo reproductivo bajo puede mejorar la sobrevivencia juvenil, o incrementar la longevidad de los adultos y la probabilidad de reproducciones futuras (Willson, 1983).

Los modelos que se han planteado relacionan altos valores de esfuerzo reproductivo con la semelparidad y bajos valores de esfuerzo reproductivo con la iteroparidad.

El concepto de costo reproductivo se encuentra muy relacionado con el de esfuerzo reproductivo. Cuando una planta inicia la reproducción, se inicia una inversión considerable de materiales y de energía metabólica. Entre los costos de materiales se pueden incluir carbono, varios minerales, frecuentemente proteínas y en algunas ocasiones compuestos

tóxicos que rechazan depredadores o patógenos (Willson, 1983).

Esta asignación de recursos a la reproducción puede afectar al crecimiento y a los eventos de reproducción futuros (Law, 1979; Willson, 1983). Los eventos reproductivos pueden incrementar directamente la susceptibilidad de la planta a agentes físicos o bióticos de mortalidad.

En el caso de Chamaedorea tepejilote, hasta este momento se han analizado por separado varias características en las que algunas presentan diferencias entre los sexos (por ejemplo en la fecundidad). En este capítulo se analizarán los elementos de historia de vida mencionados anteriormente (costos reproductivo y esfuerzo reproductivo) para integrar la información demográfica obtenida hasta el momento con algunas estimaciones energéticas de biomasa.

MATERIALES Y METODOS.

Asignación de recursos.

Para estimar el patrón de asignación de recursos en biomasa se colectaron 15 individuos completos de Chamaedorea tepejilote en tres categorías de tamaño diferentes que comprendieran individuos juveniles y adultos reproductivos; se escogieron 3 juveniles y 6 adultos de cada sexo. Cada individuo fue separado en raíces, tallo, hojas (pecíolo, lámina, raquis), inflorescencias y frutos en el caso de las hembras). Se secaron en un horno a 80°C hasta que alcanzaron un peso constante que representara su peso seco.

Asimismo, se realizaron varias mediciones para conocer sus posibles relaciones alométricas. Se midieron la longitud de las inflorescencias de ambos sexos, la longitud del tallo, la longitud entre nodo y nodo, la longitud de la hoja y el área foliar de cada hoja. Estas mediciones a su vez se correlacionaron con los valores obtenidos del peso seco de las diferentes estructuras.

La estimación de la productividad anual de las diferentes estructuras se realizaron con base en las correlaciones mencionadas anteriormente entre valores de biomasa y de longitudes (naturalmente cuando eran significativas) y los valores reportados en los capítulos anteriores sobre el número de inflorescencias, del número de frutos, el número de hojas producidas y del incremento en altura. En todos los casos se utilizaron los valores estimados por individuo por año.

El valor del esfuerzo reproductivo se realizó utilizando

tanto la producción de biomasa en pie como a partir de la estimación de la productividad neta anual.

Las relaciones para determinar los posibles costos reproductivos se hicieron con base en los datos reportados en los capítulos anteriores; los valores de sobrevivencia del capítulo 3, los de fecundidad del capítulo 7 y los de incremento neto del capítulo 6. Los cálculos del valor reproductivo residual, del valor reproductivo presente y de la tasa de reemplazamiento se realizaron con base en Schaffer (1974) y Pianka (1978).

Otra forma de evaluar los costos reproductivos se hizo a través de relacionar las tasas de crecimiento con la reproducción. Para esto, se clasificaron los individuos de C. tepajilote en función del incremento neto en altura alcanzado en 4 años. Con base en este criterio, se establecieron 3 categorías de individuos de ambos sexos (incrementos de 0-20cm, de 21-40 cm y de 40-60cm).

Estas categorías se relacionaron con la fecundidad individual y se ajustaron a modelos lineales y cuadráticos con base en pruebas de regresión. Este análisis nos indicaría si existe algún tipo de relación entre el crecimiento y la reproducción relacionado con el costo reproductivo.

RESULTADOS.

Asignación de recursos.

Los resultados de la cosecha en pie de 15 individuos de C. tepejilote para conocer el patrón de asignación de recursos se presenta en la Figura 8.1. En esta se muestra una aportación diferencial entre sexos de recursos tanto a las estructuras vegetativas como reproductivas. En general, el patrón de acumulación de materia seca total se va incrementando conforme aumenta la edad (tamaño) de los individuos de ambos sexos (Figura 8.2).

La aportación a tallos se incrementa conforme aumenta el tamaño de los individuos en ambos sexos. Contrariamente, la biomasa de las estructuras foliares y de las raíces decrece ligeramente al incrementarse el tamaño de los individuos.

Al comparar los sexos se presenta una mayor asignación a las estructuras reproductivas y a la producción foliar en las hembras que en los machos. Contrariamente, en estos últimos, la mayor cantidad de recursos se encuentra asociada a tallos y a raíces.

Por otra parte, se encontraron varias relaciones alométricas que nos permitieron estimar la productividad en biomasa por año como un método alternativo a un método destructivo (Cuadro 8.1). Con base en estas relaciones y conociendo la cantidad de hojas producidas por año, el crecimiento neto por año y el número de inflorescencias y frutos, se estimó la productividad en biomasa por año para cada estructura de la planta (tanto estructuras vegetativas como reproductivas) (Cuadro 8.2).

En este Cuadro podemos observar que la productividad en

inflorescencias y hojas es donde se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras, siendo estas últimas las más productivas. Para el resto de las estructuras el presupuesto anual no difiere entre los sexos.

Esfuerzo reproductivo.

Con base en los datos obtenidos en la sección anterior se estimaron los cocientes del esfuerzo reproductivo (E.R.) tanto para la cosecha en pie como con las estimaciones del presupuesto anual. Para el primer caso, el índice de E.R. para los machos es igual al 3% y para las hembras del 6%. Considerando el presupuesto anual, para los machos es igual al 4% y del 2% para las hembras de tamaños hasta de 2.50 metros y del 3% para las hembras más grandes (mayor a 2.51 metros).

Los valores obtenidos son sumamente bajos (ver discusión) y resalta ver que las partes "más costosas" son las hojas que presentan más de 100 veces de biomasa que la que presenta una inflorescencia hembra y más de 25 veces que una de un macho.

El E.R. en relación con el tamaño de los individuos se presenta en la Figura 8.3. Para el caso de las hembras esta estimación se realizó considerando los frutos y las inflorescencias (Figura 8.3a) y se encontró que el índice de E.R. se incrementa ligeramente en los individuos mayores a 2.50 metros. Para comparar el E.R. entre machos y hembras se realizó una estimación basada únicamente el peso seco de las inflorescencias (Figura 8.3b). Se aprecia nuevamente un ligero incremento en los individuos más grandes habiendo una correspondencia con la relación entre la fecundidad y el tamaño (ver Cuadro 7.1 Cap. 7). Al comparar entre los sexos, los

machos presentan valores, en promedio, 1.5 veces más grandes que las hembras.

Para la población en general, estos resultados se asemejan a los obtenidos en otros trabajos (citas.....) aunque para la comparación entre machos y hembras no existen datos en la literatura con los cuales compararlos.

Costo reproductivo.

Una forma de apreciar los llamados "costos" asociados a la reproducción se presenta en la Figura 8.4, en donde la probabilidad de sobrevivencia se encuentra inversamente relacionada con la fecundidad (Hembras: $r = -0.95$; Machos $r = -0.84$).

Para el caso de los machos, sin embargo, las probabilidades de sobrevivencia disminuyen más marcadamente cuando el valor de la fecundidad es mayor a 4 inflorescencias por planta por año. En las hembras contrariamente, valores de fecundidad similares (2 inflorescencias/planta/año) pueden tener diferentes probabilidades de sobrevivencia, lo cual puede estar reflejando que existen otros factores que están influyendo en la mortalidad de este sexo (Figura 8.4b) y no solo el evento de la reproducción.

Para conocer el riesgo asociado en un acto reproductivo se ha postulado el término de valor reproductivo residual (Vx^*) que hace referencia al valor reproductivo en la vida futura de un individuo (Fisher, 1958; Williams, 1966; Pianka & Parker, 1975). La relación entre el valor reproductivo residual y la fecundidad se presenta en la Figura 8.5. Teóricamente Pianka & Parker (1975)

predijeron que debe existir una relación negativa, sin embargo, en el caso de C. tepejilote, aunque hay un decrecimiento del valor reproductivo residual conforme aumenta la fecundidad, las hembras presentan una fecundidad muy similar (ca. 20 frutos/planta/año) para valores reproductivos muy diferentes (entre 20 y 80). Esto puede estar reflejando nuevamente, ciertas restricciones en la reproducción de las hembras.

En las Figuras 8.6 y 8.7 se presentan las relaciones entre el esfuerzo reproductivo (E.R.) y la fecundidad real, el valor reproductivo presente (o real) y la tasa de reemplazamiento. Estas relaciones fueron propuestas por Schaffer (1974) para conocer los valores óptimos a los cuales el E.R. se maximiza. En particular, su modelo sugiere una maximización del E.R. a edades intermedias si la iteroparidad se seleccionara sobre la semelparidad. En C. tepejilote es difícil evaluar esta predicción, aunque se podría sugerir que el valor máximo de E.R. es aproximadamente del 2% en las hembras (Figura 8.6).

Considerando únicamente las inflorescencias para la estimación del E.R. y para comparar machos y hembras, podemos notar que existe el valor máximo de E.R. es muy similar para ambos sexos, aunque no se ajustan a una curva convexa como sugiere Schaffer (1974); en todos los casos los ajustes polinomiales de segundo y tercer grado no fueron significativos (Figura 8.7).

La probabilidad de sobrevivir de una categoría de tamaño a la siguiente y su relación con el E.R. se presenta en la Figura 8.8. En ambos sexos, la máxima probabilidad de sobrevivir se

encuentra cuando los valores de E.R. son intermedios (Hembras:
 $y = 0.48 + 0.69x - 0.22x^2$, $r^2 = 0.96$, $F = 81.1$, $P < 0.001$;
Machos: $y = 0.48 + 0.43x - 0.09x^2$, $r^2 = 0.56$, $F = 4.5$ $P > 0.05$).

Sin embargo, para los machos (Figura 3.8b) hay mucha variabilidad del E.R. para valores similares de sobrevivencia.

Otra forma de apreciar el costo asociado en la reproducción es analizando la relación del crecimiento neto de los individuos con su fecundidad o alguna medida de la actividad reproductiva. En la Figura 3.9 y en el Cuadro 3.3 se presentan los resultados de las relaciones entre diferentes categorías de incremento absoluto y la fecundidad individual para cada una de ellas. Para los individuos que crecieron hasta 40 centímetros la relación con la fecundidad es lineal y no existen diferencias significativas entre machos y hembras en ninguno de los casos (Incremento 0 - 20cm, $t = 0.72$, $P > 0.10$; incremento de 20- 40 cm, $t = 1.36$, $P > 0.10$). Sin embargo, para los individuos que crecieron más de 40 cm el modelo ajustado es un polinomial de segundo grado. El punto más relevante es que los individuos de más de 2.50 m decrecen su fecundidad considerablemente al incrementar su tamaño. Este análisis se realizó para un período de 4 años.

Cuadro 8.1. Relaciones alométricas entre diferentes componentes de Chamaedorea tapejilote.

Variables		r ²	n	F	P
longitud de inflorescencias vs biomasa de inflorescencias	M	0.39	37	22.7	<0.001
longitud de tallo vs biomasa de tallo	H	0.65	33	57.6	<0.001
biomasa de hojas vs área foliar		0.81	14	57.2	<<0.001
biomasa peciolo y lámina vs área foliar		0.84	27	128.2	<<0.001
longitud del tallo vs biomasa de la raíz		0.65	27	46.2	<<0.001
		0.57	12	13.2	<0.01

M = machos; H = hembras.

Cuadro 8.2. Productividad neta anual de estructuras vegetativas y reproductivas de Chamaedorea tepejilote.

Estructura	Sexo	x + s	t	P
Hojas	Machos	246.25 + 13.61	13.10	<<0.001
	Hembras	372.77 + 19.35		
Tallos	Machos	15.58 + 4.39	0.81	>0.20
	Hembras	17.17 + 1.86		
Raíces	Machos	4.48 + 1.26	0.81	>0.20
	Hembras	4.94 + 0.54		
Inflorescencias	Machos	9.43+ 2.22	6.06	<<0.001
	Hembras	3.53+ 0.88		
Frutos	Hembras	6.22+ 0.85		

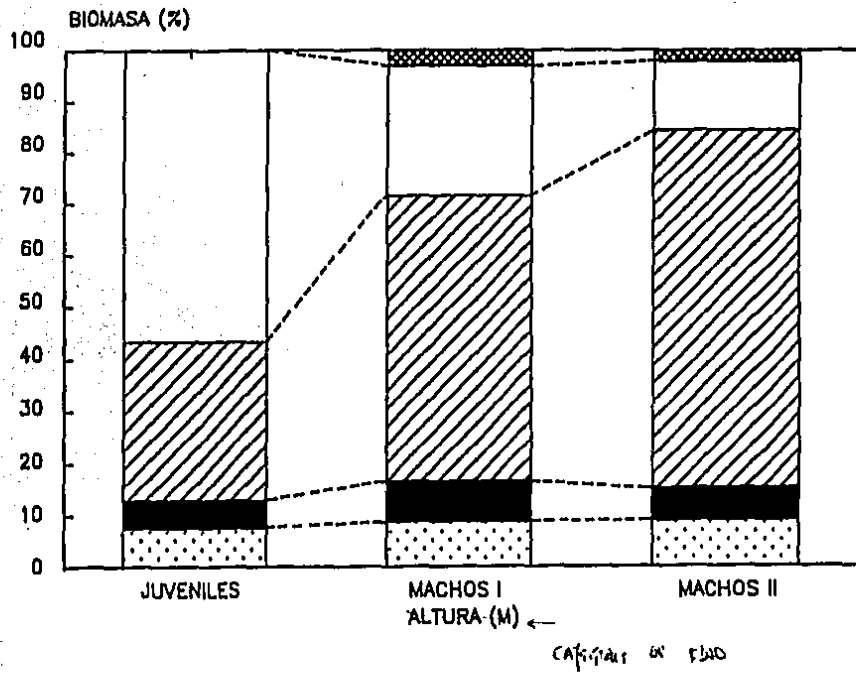
Cuadro 8.3. Modelos de regresión entre incrementos netos de altura y fecundidad para machos y hembras de Chamaedorea tepejilote.

Incremento neto de altura (cm)	Sexo	Modelo	r ²	F	P
0 -20	M	$y = 1.39x - 0.12$	0.189	6.31	<0.05
	H	$y = 0.97x - 0.89$	0.346	10.05	<0.01
21-40	M	$y = 1.70x + 0.24$	0.482	26.01	<0.001
	H	$y = 1.06x + 0.20$	0.222	6.57	<0.05
41-60	M	$y = 7.85x - 1.46x^2 - 3.19$	0.245	8.03	<0.01
	H	$y = 5.47x - 1.10x^2 - 3.25$	0.707	7.40	

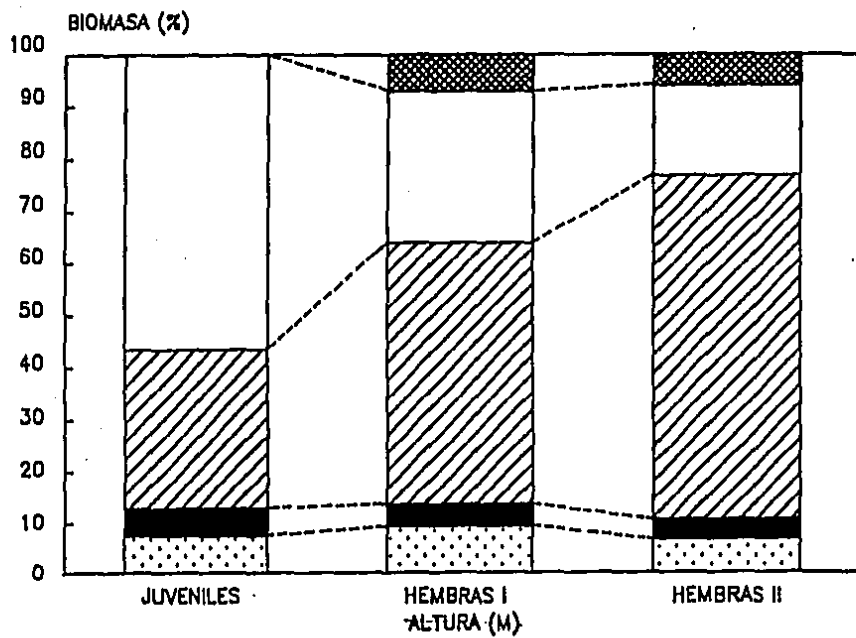
M = machos; H = hembras.

Figura 8.1. Patrón de asignación de biomasa (%) para individuos juveniles, machos y hembras de Chamaedorea tepejilote a partir de una cosecha de 15 individuos.

MACHOS



HEMBRAS



CAPITULO 6º P. 100.

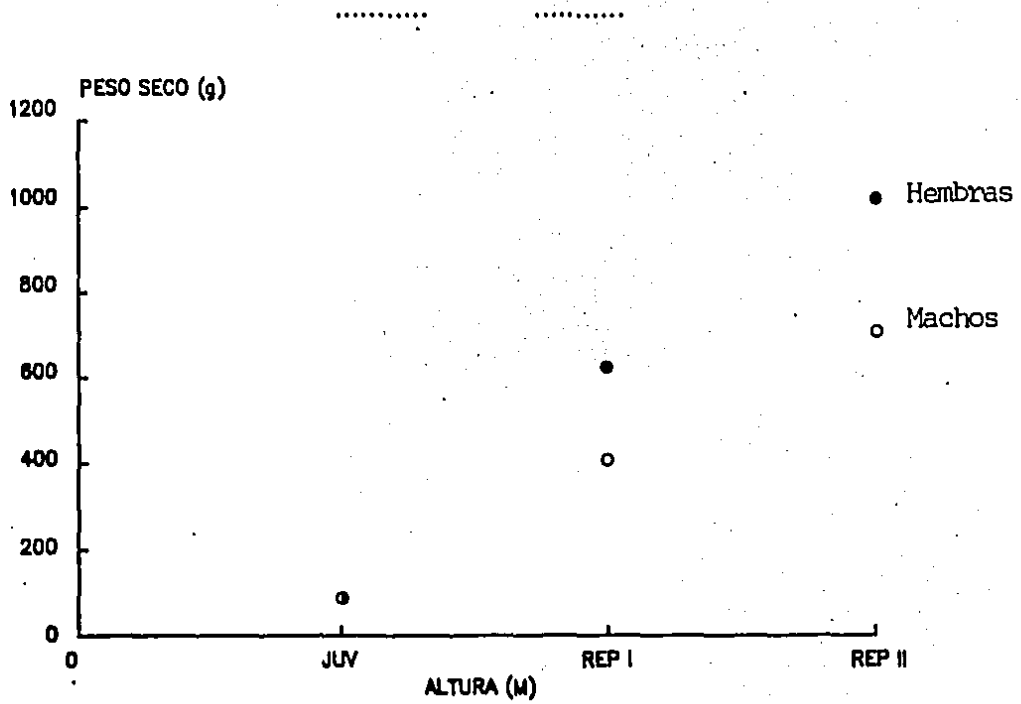
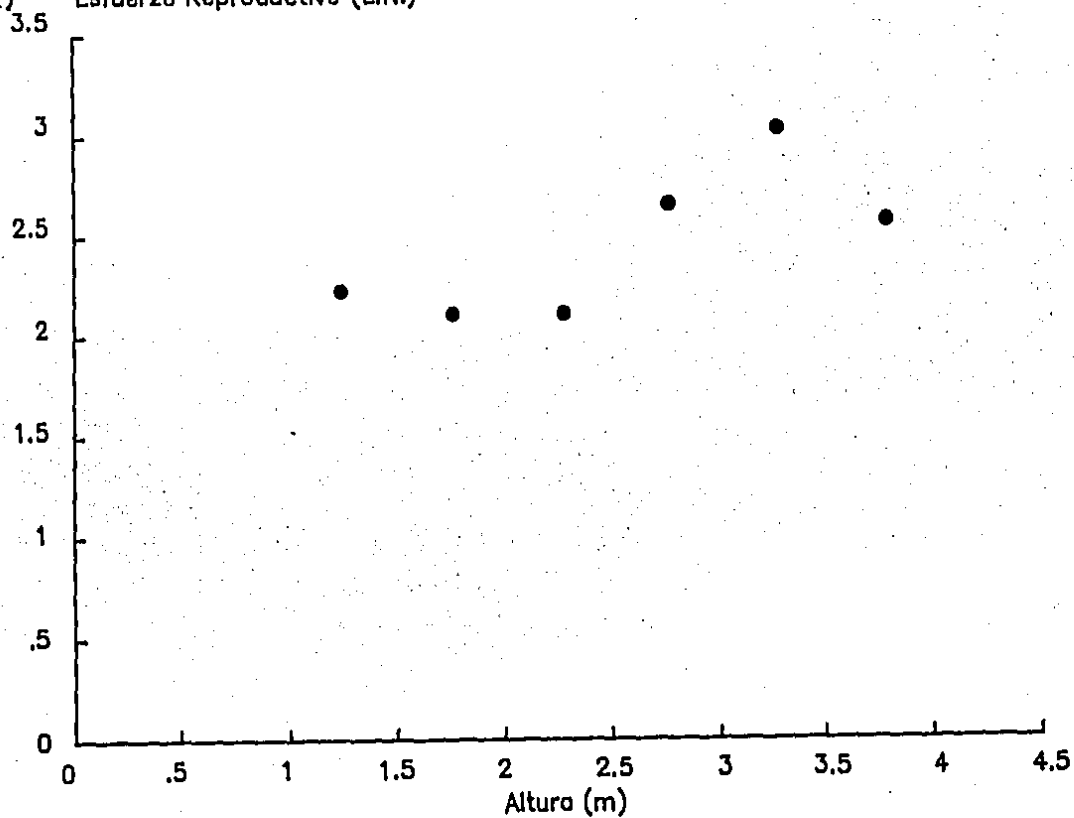


Figura 8.2. Acumulación de biomasa en peso seco para individuos juveniles, machos y hembras de Chamaedorea tepejilote.

Figura 8.3. Esfuerzo reproductivo de individuos hembras (a) con base en frutos e inflorescencias y de machos y hembras (b) con base en inflorescencias de Chamaedorea tepejilote.

(a) Esfuerzo Reproductivo (E.R.)



(b) Esfuerzo Reproductivo (E.R.)(%)

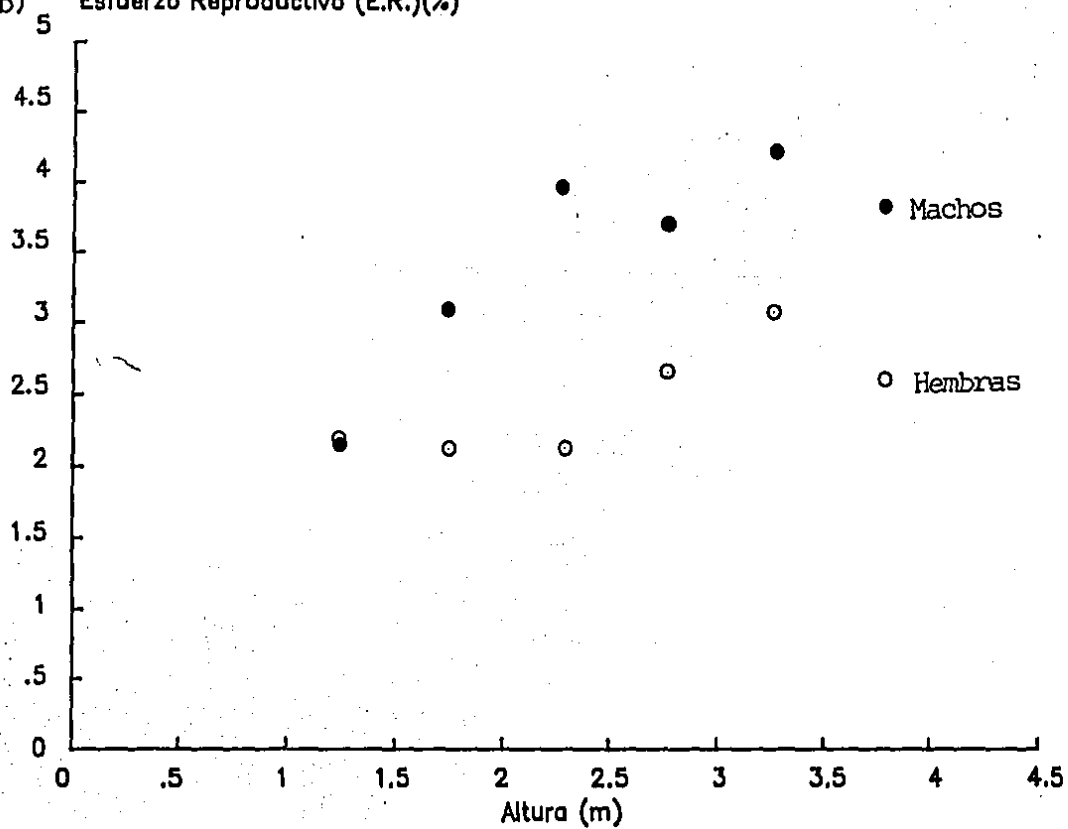


Figura 8.4. Relación entre la tasa de supervivencia y la fecundidad como un indicador del "costo de la supervivencia" para individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote.
a) Fecundidad con frutos. b) Fecundidad con inflorescencias.

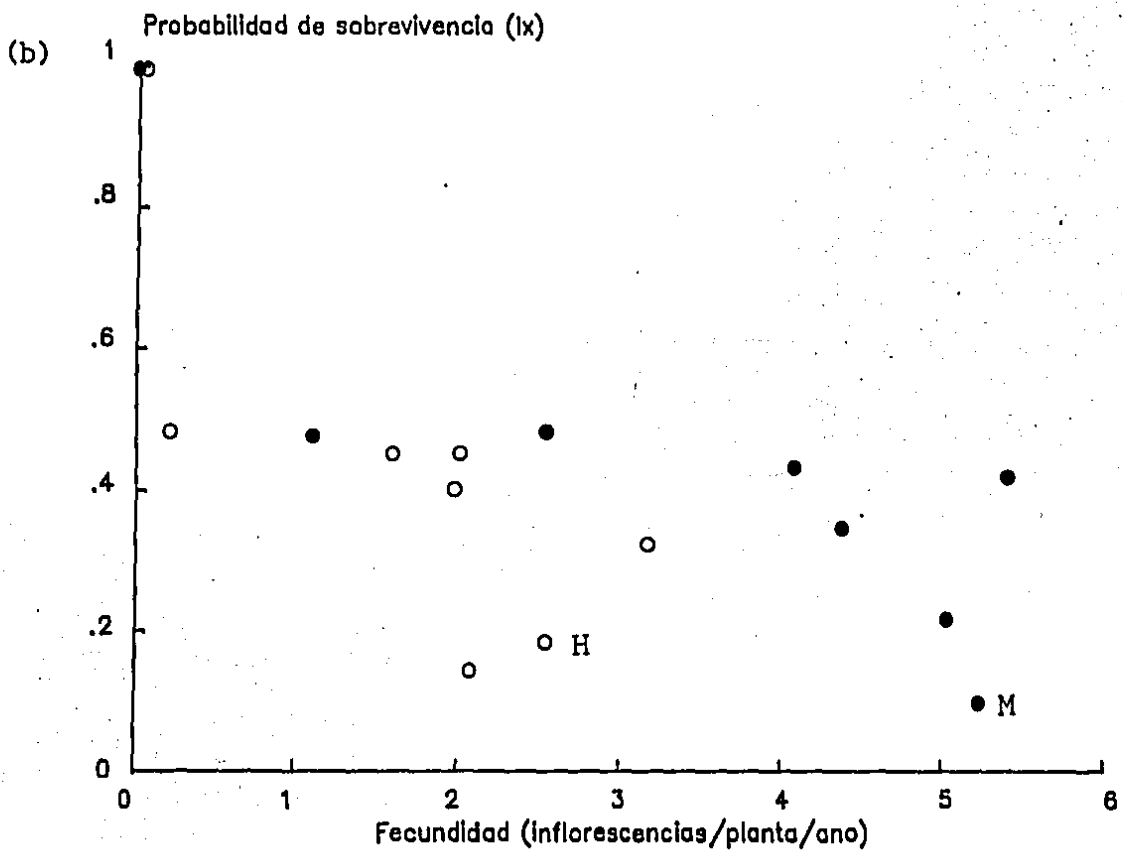
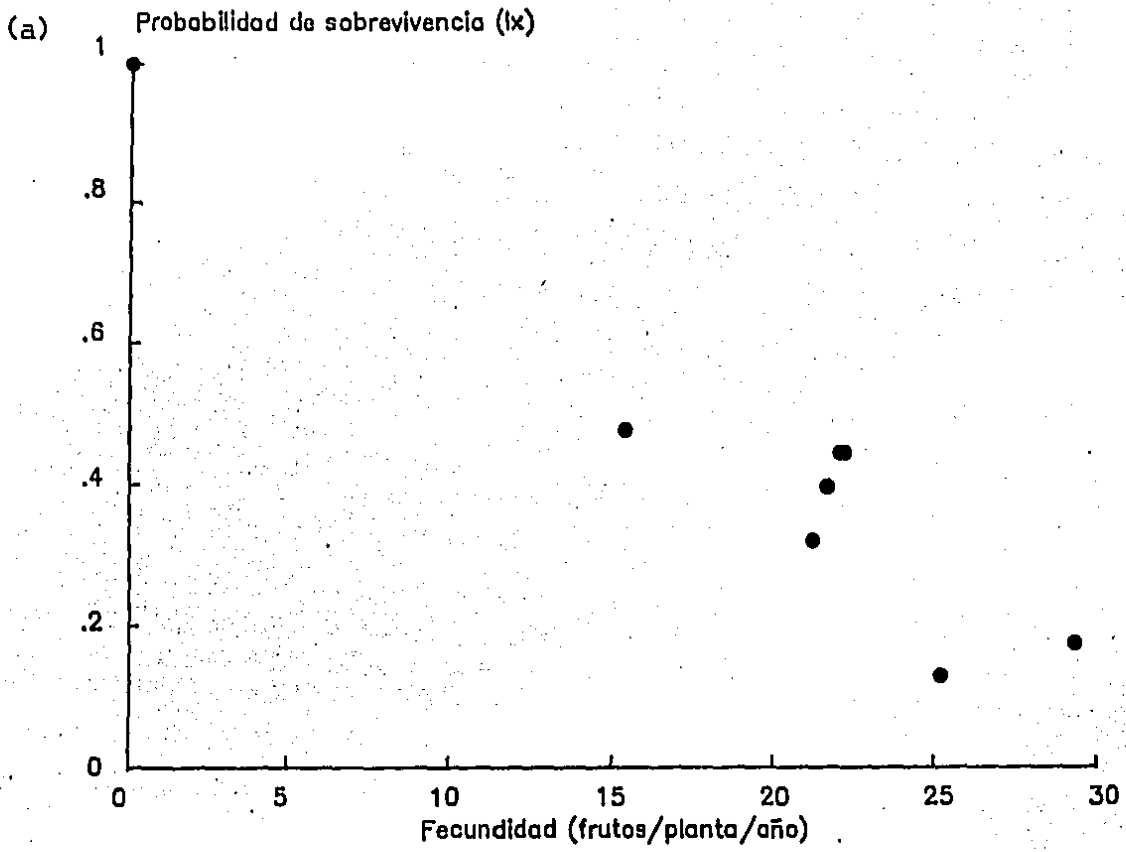
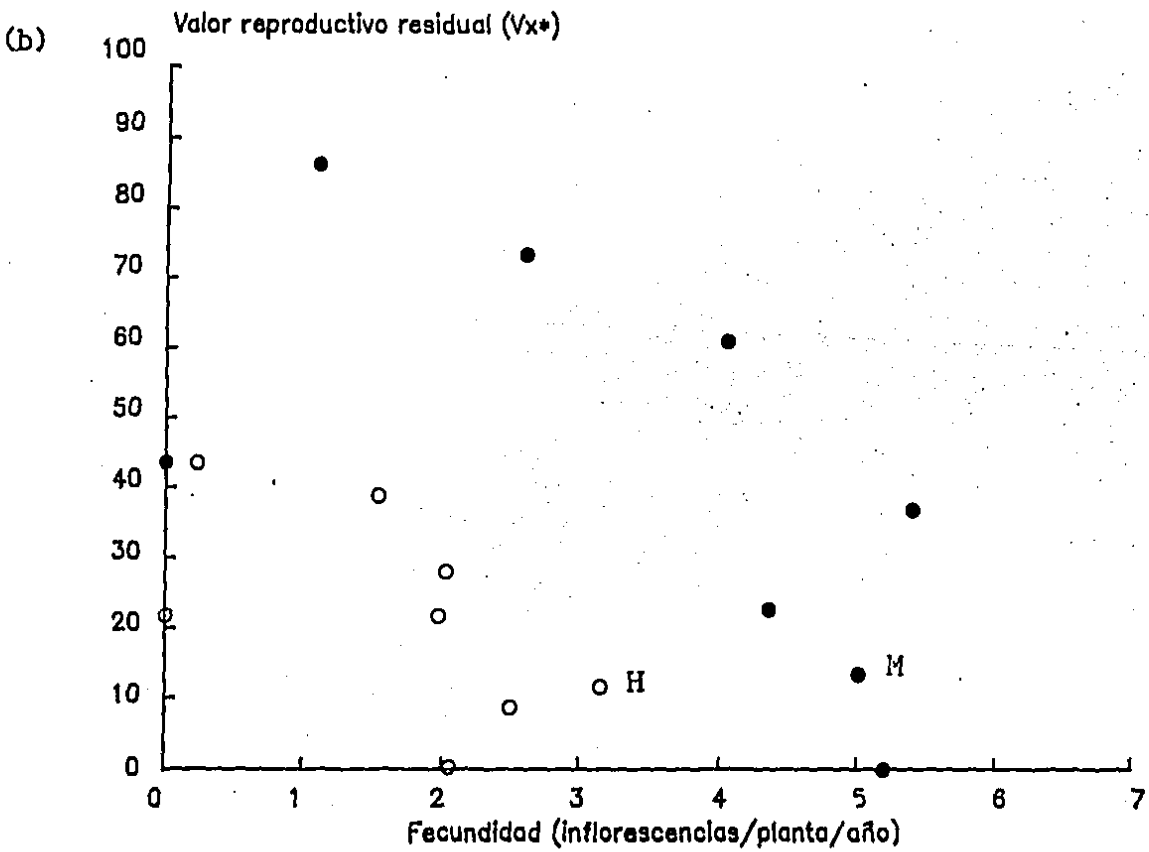
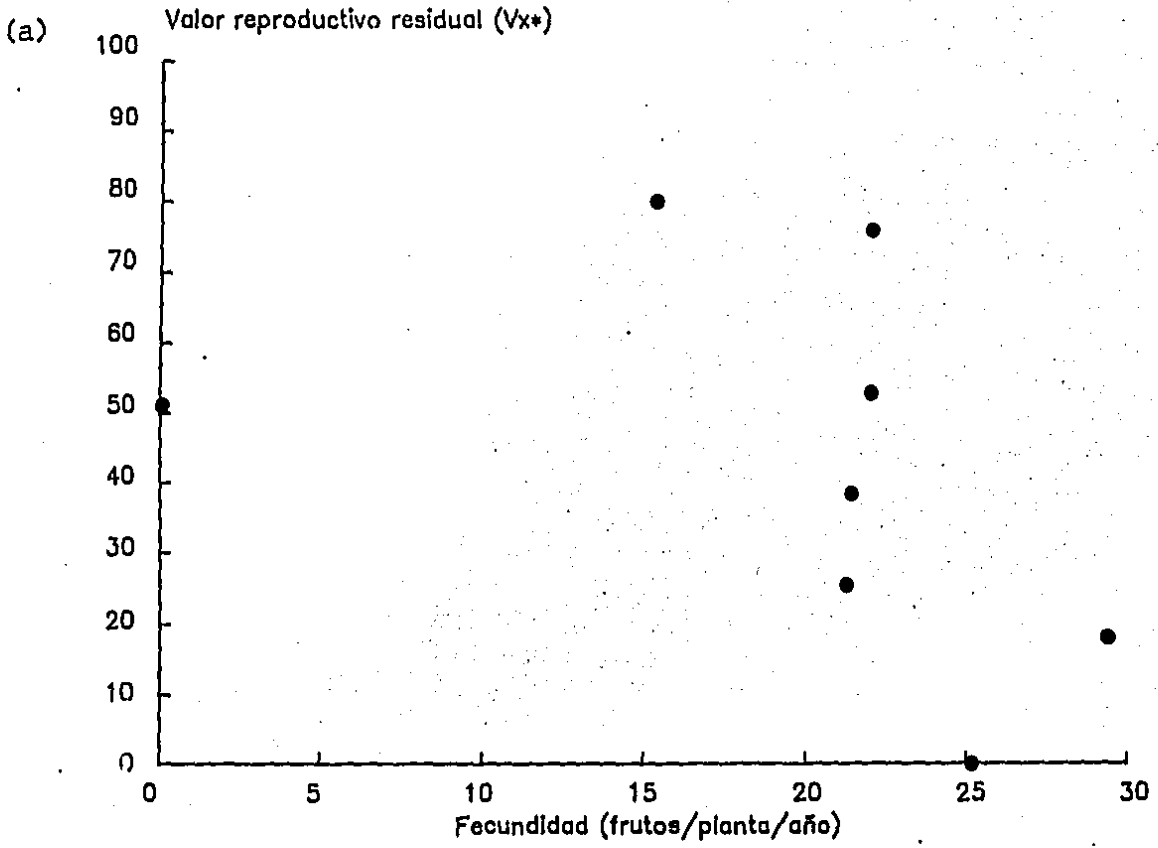
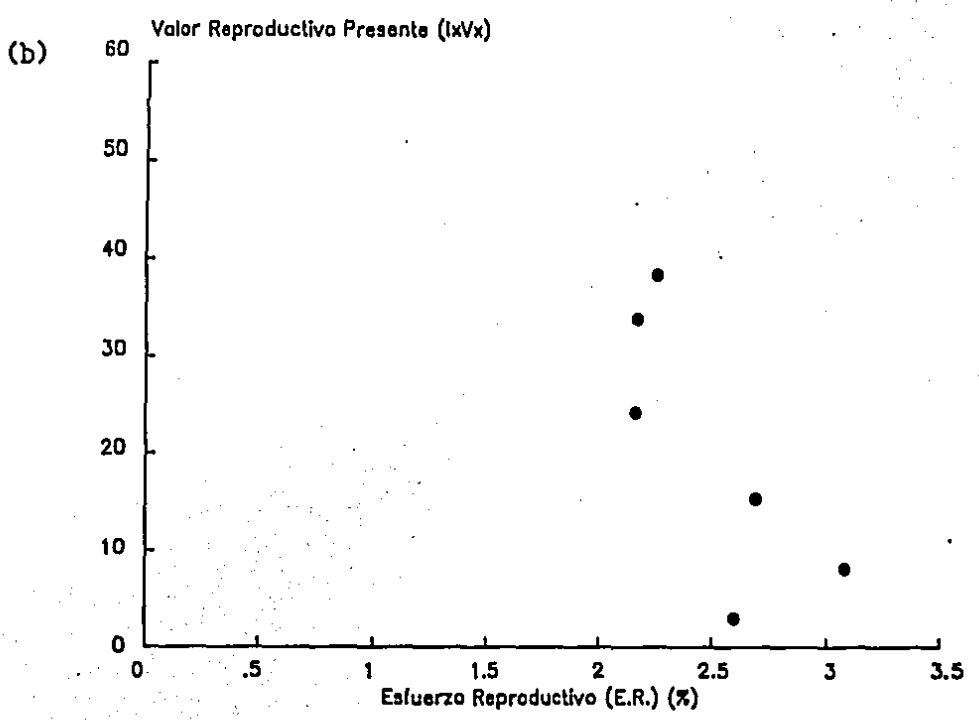
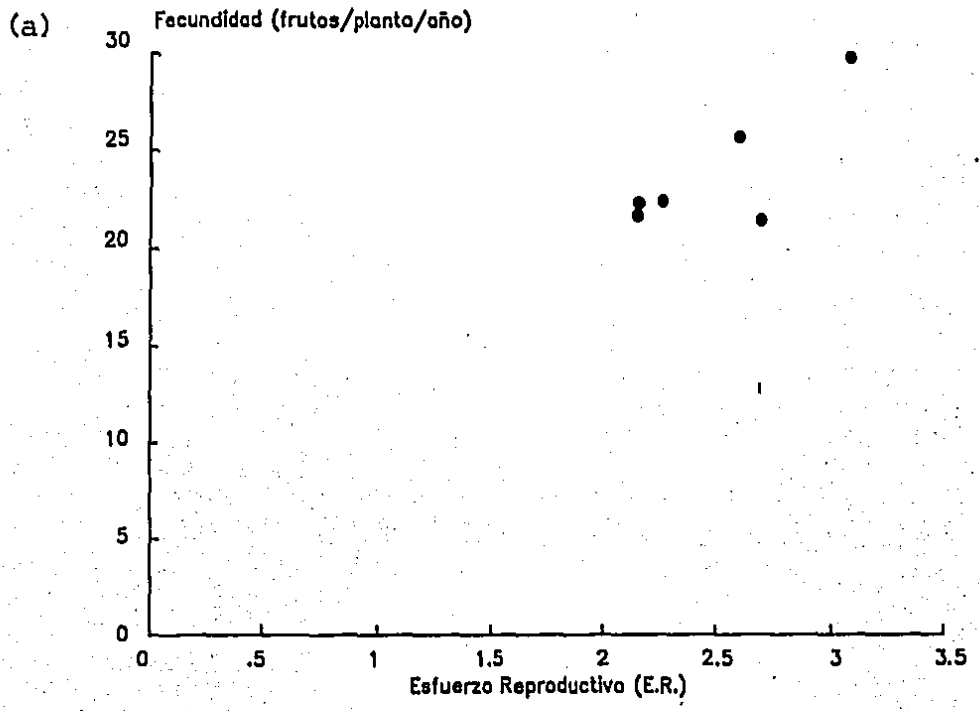


Figura 8.5. Relación entre el valor reproductivo residual y la fecundidad para individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote. a) Fecundidad con frutos.
b) Fecundidad con inflorescencias.





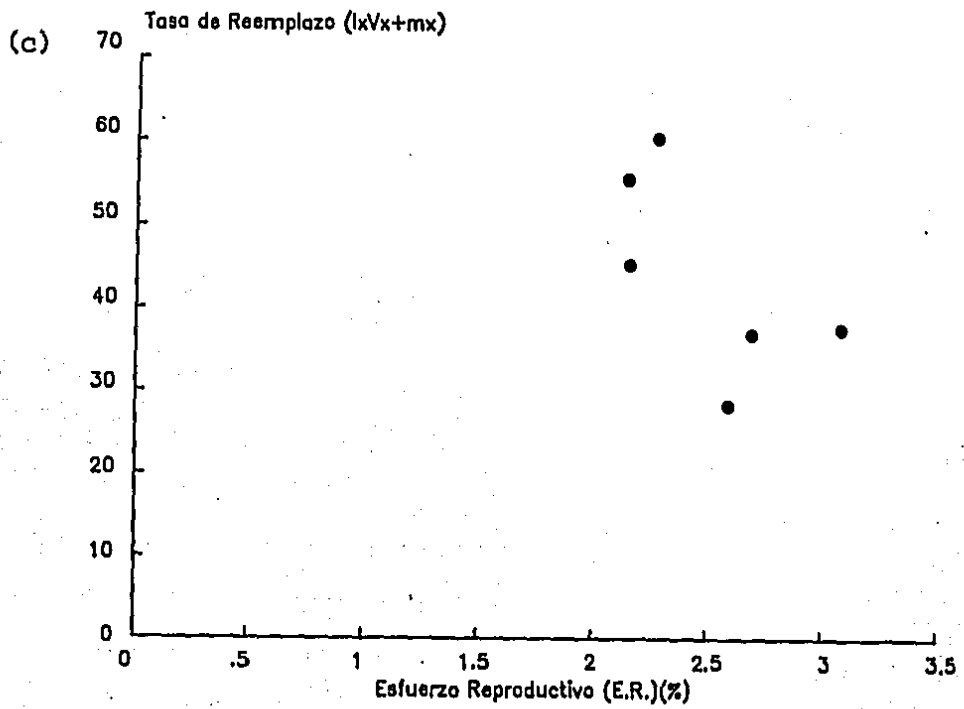


Figura 8.6. Relación entre el esfuerzo reproductivo con a) la fecundidad, b) el valor reproductivo presente y c) la tasa de reemplazo para individuos hembras de Chamaedorea tepejilote. Los valores se estimaron con base en frutos e inflorescencias.

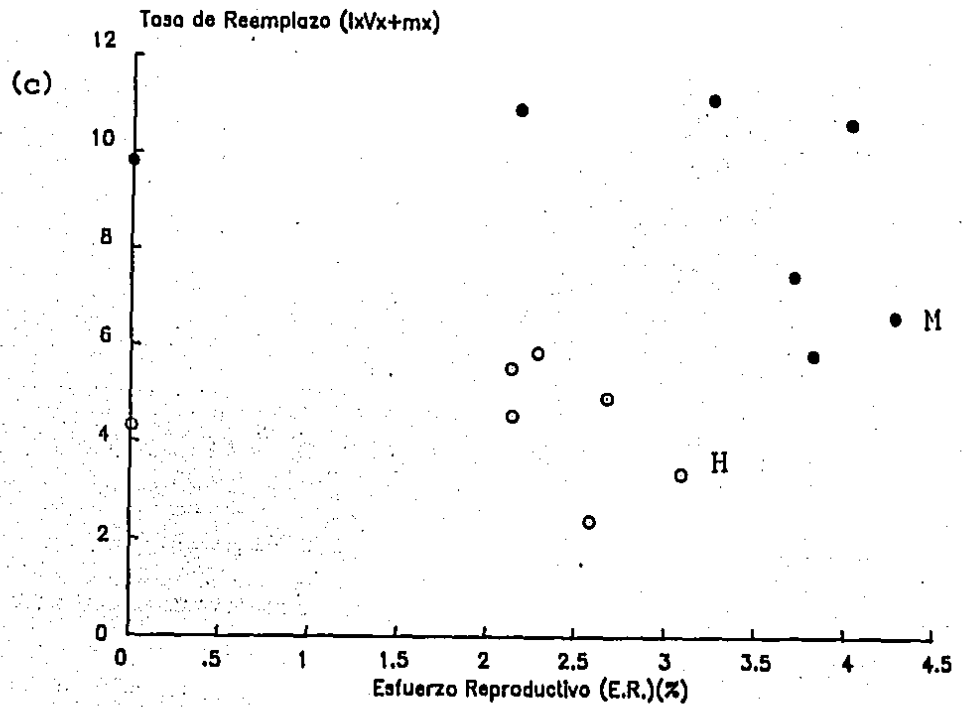
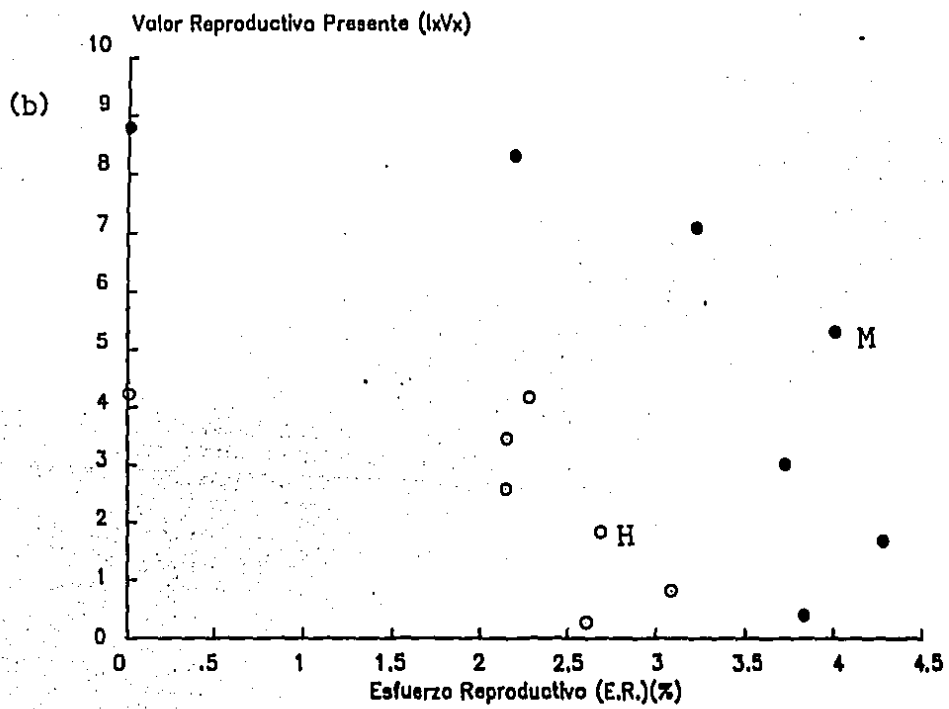
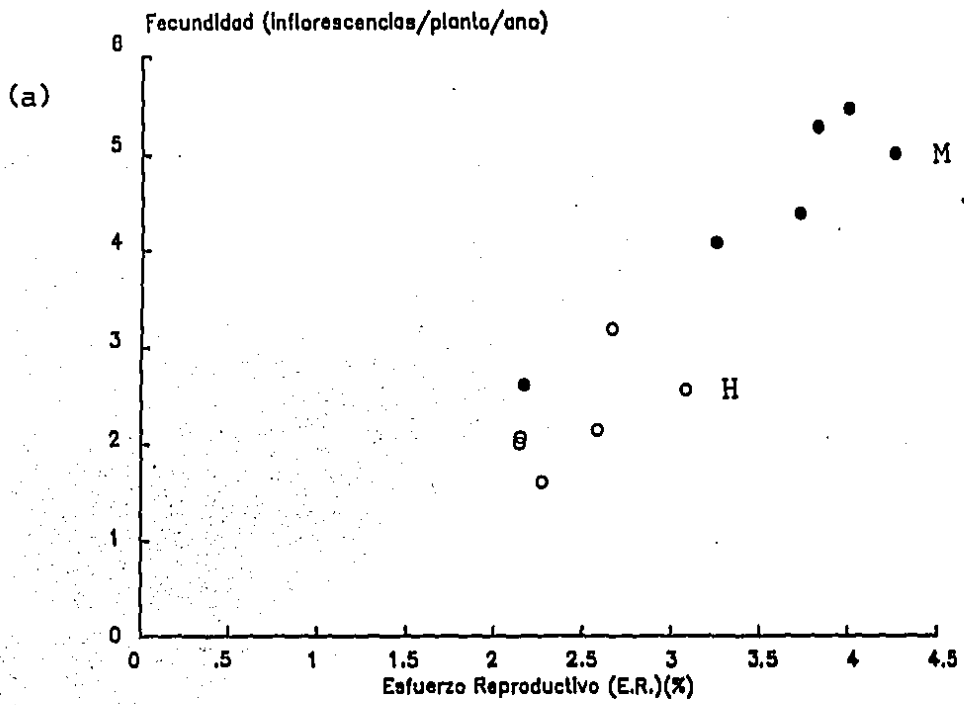


Figura 8.7. Relación entre el esfuerzo reproductivo con la a) fecundidad, b) el valor reproductivo presente y c) la tasa de reemplazo para individuos machos y hembras de Chamaedorea tepejilote. Los valores se estimaron con base en las inflorescencias.



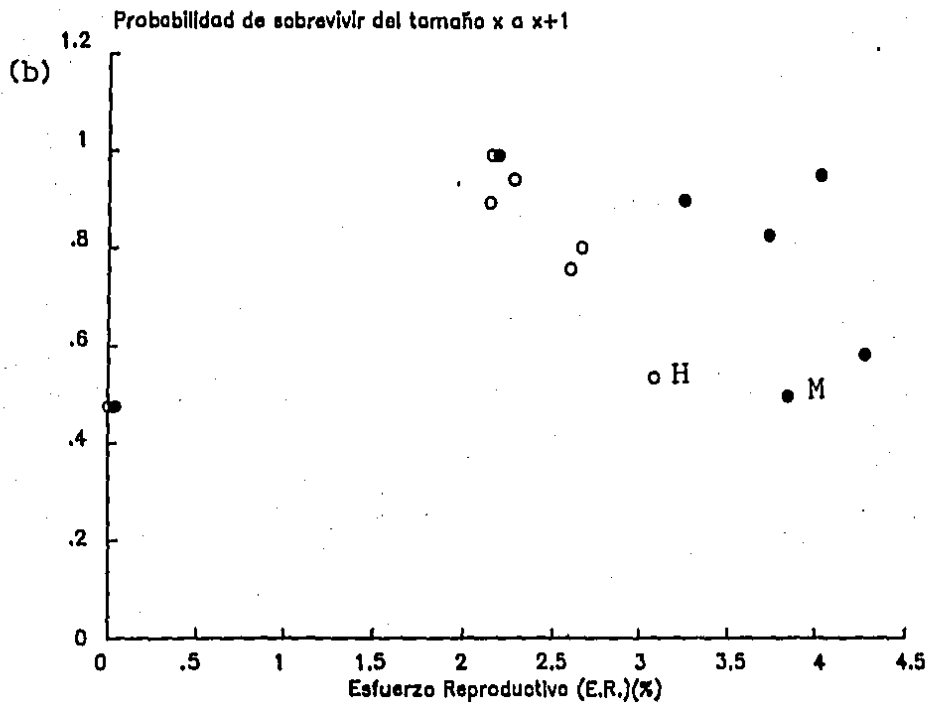
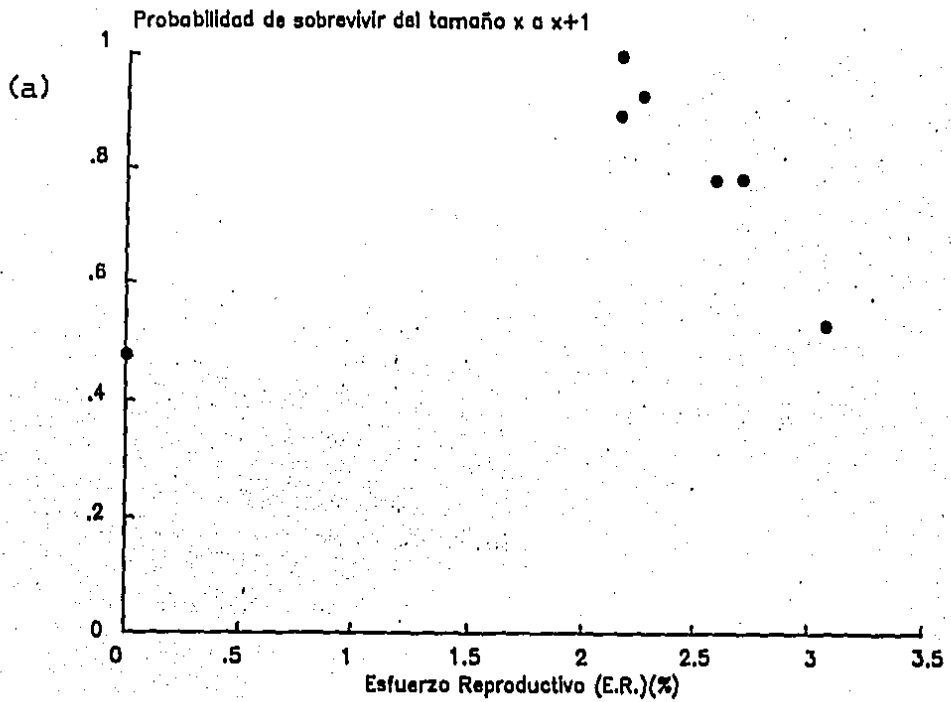


Figura 8.8. Relación entre el esfuerzo reproductivo y la probabilidad de sobrevivir de una categoría a otra. a) Para hembras, b) comparación entre machos y hembras con base en las inflorescencias.

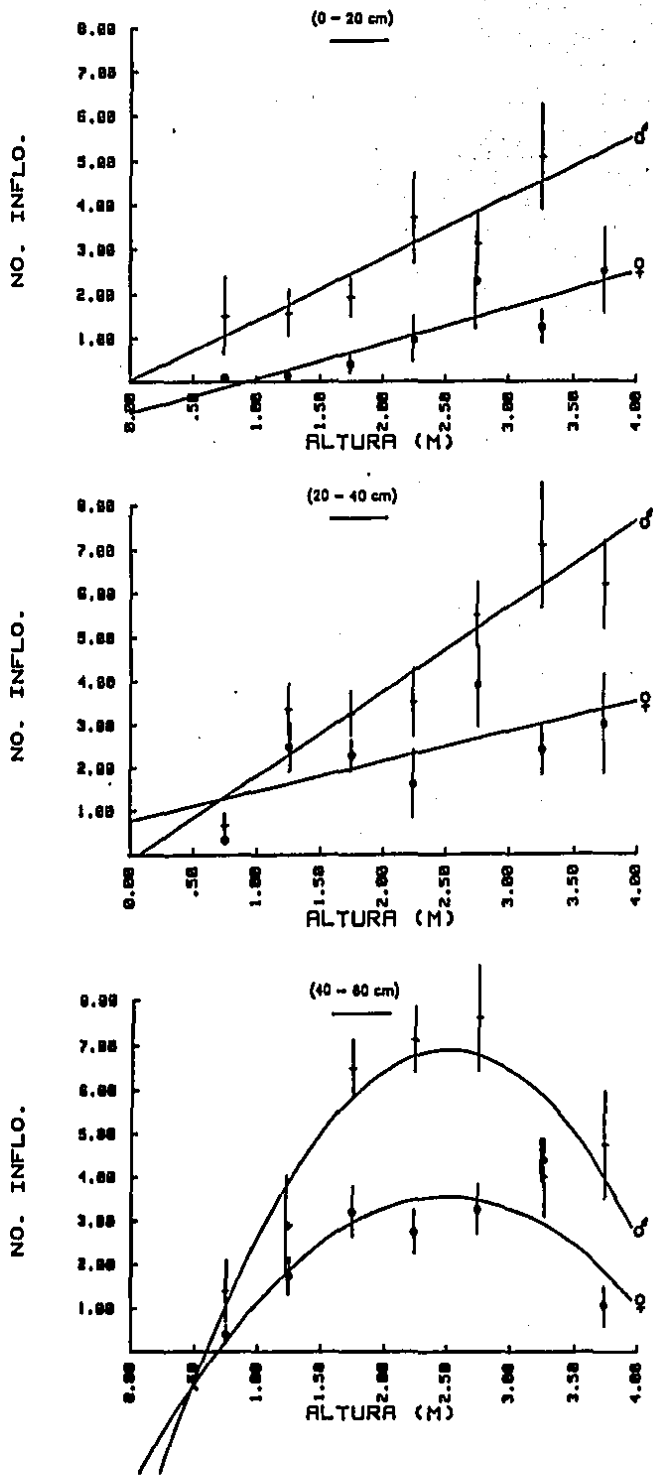


Figura 8.9. Relación entre la fecundidad (no. de inflorescencias) y 3 categorías de individuos con diferentes valores de incremento neto con la altura de los individuos.

DISCUSION.

Patrón de asignación de recursos.

Otra de las consecuencias de la separación de sexos en C. tepajilote se refleja en el patrón de asignación de recursos en donde los resultados tanto de la cosecha en pie como de la estimación de la productividad anual muestran diferencias entre machos y hembras. De nuestro estudio resalta que no existe una mayor asignación a las estructuras reproductivas en el caso de las hembras (al considerar las inflorescencias) y tampoco una mayor asignación a estructuras vegetativas a los machos (en la biomasa asignada a las hojas). Esto no concuerda estrictamente con lo que se ha reportado para otras especies y por lo predicho por la teoría en donde se ha asumido que las hembras gastan más energía en la reproducción que los machos, ya que las hembras asignan recursos a la producción de flores y al mantenimiento y desarrollo de los frutos, mientras que los machos únicamente asignan cierta energía a la producción de flores (Darwin, 1877; Putwain & Harper, 1972; Lloyd, 1973; Bawa & Opler, 1975; Freeman et al., 1976; Wallace & Rundel, 1979). En consecuencia con lo anterior las hembras tendrán menos recursos disponibles para otras funciones y los machos canalizarán más recursos a actividades de crecimiento y mantenimiento de estructuras vegetativas (Harper & Ogden, 1970; Gadgil & Solbrig, 1972).

En C. tepajilote al considerar los frutos indudablemente las hembras presentan un mayor esfuerzo reproductivo. Paralelamente a esto, al analizar la estructura de tamaños de los individuos de esta especie, las hembras son las que están mejor representadas

en las categorías de individuos más grandes (ver Capítulo 3). Esto también se ha reportado para otras especies dioicas como por ejemplo, Rumex acetosella (Putwain & Harper, 1972) y Simmondsia chinensis (Wallace & Rundel, 1979).

Entonces, ¿cómo se puede explicar este patrón "irregular" en la asignación de recursos?

Un elemento que se ha sugerido para entender este fenómeno es detectar con precisión el momento en que es evaluada la asignación de recursos. En varios casos, previo y durante la floración, los machos gastan más energía que las hembras, aunque posteriormente hay una mayor asignación en las hembras para los frutos. Esto al parecer ocurre en algunas especies de árboles tropicales (Bawa & Opler, 1975), en Cirsium arvense (Lloyd & Myall, 1976) y en Silene dioica (Gross & Soule, 1981). Sin embargo, conocer el momento por sí mismo no esclarece totalmente este patrón de asignación.

En Arisaema tryphyllum, una liliacea dioica, la asignación de recursos es muy similar para cualquier género (sexo) durante la floración, aunque en la fructificación el esfuerzo reproductivo de las hembras llega a alcanzar hasta un 48% (Lovett-Doust & Cavers, 1982). Lo interesante de este estudio es que los individuos estaminados de esta especie presentan una sola hoja, mientras que los individuos denominados carpelados (que funcionan como hembras) presentan dos hojas durante el período previo a la floración. Estos últimos conservan sus hojas durante un período aproximado de 10 semanas (hasta que los frutos maduran), mientras que los machos tiran sus hojas inmediatamente después de la

floración. Una situación similar sucede en Chamaelirium luteum donde las hembras presentan mayor número de hojas que los machos a lo largo de 5 años. De estos estudios, es lógico pensar que la reproducción en las hembras se lleva a cabo hasta que un umbral de recursos es alcanzado y que las hojas suministran la superficie fotosintética adecuada para proveer los recursos necesarios para los altos costos que requiere la maduración de los frutos. Este umbral de recursos puede suponerse que sea alcanzado a través de una mayor tasa de crecimiento previo al evento reproductivo, o por una simple acumulación de recursos en los tejidos de la planta, o una mayor producción foliar.

En C. tepejilote la explicación al patrón de asignación de recursos que presenta también puede ser explicado en términos muy similares. Las hembras presentan un mayor esfuerzo reproductivo y una mayor superficie foliar, aunque la producción foliar y la tasa de crecimiento no son diferentes entre los sexos. Sin embargo, esta mayor área foliar puede suponerse que puede suministrar a las hembras una mayor capacidad fisiológica para el mantenimiento y desarrollo de los frutos.

Indudablemente las respuestas de las plantas no se encuentran aisladas de otros factores tanto biológicos como ambientales que pueden estar influyendo de manera sinérgica sobre el comportamiento de las especies. En particular, en C. tepejilote se ha demostrado que existe una presión de herbivoría diferencial entre sexos sobre las hojas de Chamaedorea; las hojas de las hembras presentan un mayor daño que la de los machos (Oyama, 1984; Oyama & Dirzo, Ms.). Podemos sugerir que esta mayor defoliación que sufren las hembras también pueden tener una

respuesta fisiológica o morfológica que compense este daño.

Comparativamente, otra especie dioica del género Chamaedorea en Los Tuxtlas, C. ernesti-augusti, no presenta diferencias entre machos y hembras en la asignación de recursos a las estructuras vegetativas, aunque sí en las reproductivas (Bullock, 1984). Esto podría sugerir que esta especie, aunque relacionada taxonómicamente con C. tepejilote, presenta un patrón de asignación de recursos que refleja circunstancias particulares de su historia de vida.

En esta misma especie, C. ernesti-augusti, se ha estudiado la asignación de minerales y nutrientes, y se encontró que las hembras presentan una mayor cantidad de carbohidratos en los tallos subfoliares y los machos en los peciolos y láminas foliares, sugiriéndose diferentes sitios de almacenamiento de reservas para cada sexo. Sería interesante conocer los mecanismos de almacenamiento de reservas en los sexos de C. tepejilote y su relación con la producción foliar o alguna otra estructura de la planta para poder inferir sus posibles relaciones ecológicas.

Existen varias fuentes de posibles limitaciones o restricciones en el análisis de la asignación de recursos. Un primer tipo de limitación es que la asignación de recursos, sobretudo en biomasa y en minerales, es muy variable debido a la heterogeneidad ambiental potencial en donde se pueden desarrollar las plantas y la plasticidad de respuesta de las mismas. Por ejemplo, se ha mostrado que la asignación de recursos entre machos y hembras puede diferir en función de gradientes

ambientales. En Spinacia oleracea hay diferencias en la asignación de recursos a la reproducción en un gradiente de salinidad sugiriéndose que la biomasa reproductiva es un estimador razonable del éxito reproductivo y de diferencias en la ocupación de nichos fundamentales (Vitale & Freeman, 1986). En C. tepejilote, a pesar de que tanto machos como hembras se encuentran distribuidos espacialmente de forma agregada y formando parches dentro de la comunidad de Los Tuxtlas, es indudable que esta variación en la asignación puede verse modificada si analizáramos individuos que se encuentran en sitios con pendientes muy pronunciadas o cercanos a donde corren riachuelos, o algún otro sitio diferente de los sitios planos de donde fueron extraídos los individuos de este estudio.

Otra fuente de variación en la evaluación de la asignación de recursos es que la producción de frutos puede ser muy variable entre los individuos que componen una población. En el caso de C. tepejilote la asignación de recursos promedio se puede ver modificado si analizamos los individuos más reproductivos por un lado, y los menos por el otro. Los coeficientes de variación del número de inflorescencias en los machos es del 95% y en las hembras del 116%; para los frutos es del 70%.

De esta manera no sólo los valores de esfuerzo reproductivo se verían modificados sino también el de los costos reproductivos, los cuales pueden ser determinantes en la conformación de las características de historia de vida de C. tepejilote por un lado y por el otro en la determinación de la estructura genética de la población de esta especie. En un estudio extensivo sobre la historia de vida de Chamaelirium luteum, Meagher & Antonovics

(1982) concluyeron que las plantas machos y hembras están sujetas a restricciones genéticas en la asignación de recursos, y que las diferencias en estas asignaciones no son sino un reflejo de un complejo espectro de las características de historia de vida de esta especie. Indudablemente, se requiere un análisis experimental similar al elaborado por Meagher y Antonovics (op. cit.) para determinar los factores genéticos involucrados en las características de historia de vida de C. tepajilote. Indudablemente a lo largo de este trabajo se han enumerado varias propiedades que sugieren algunos planteamientos (ver Capítulo).

Otra fuente de limitaciones en los estudios de asignación de recursos es que la biomasa en pie no necesariamente refleja la asignación de recursos en nutrientes u otros componentes químicos que pueden ser importantes para el desarrollo de las plantas. De la misma manera puede existir un flujo de nutrientes de una estructura a otra constantemente por ejemplo de flores a frutos (Bullock, 1984) o un almacenamiento parcial de recursos antes de la reproducción (Watson, 1984) que pueden modificar la estimación de esta asignación. En este mismo sentido, se han propuesto mediciones técnicamente complejas que incluyan por ejemplo, la medición del intercambio gaseoso que determinen de alguna manera la autonomía relativa de la asignación del carbono a las diferentes partes de la planta (o módulos) y durante la ontogenia del desarrollo de la planta (Watson, 1984).

No hay que olvidar que existen otros factores que en primera instancia pueden estar influyendo en la determinación del

esfuerzo reproductivo. Uno de estos, y que para el caso de nuestro estudio es muy relevante, es la eficiencia de la polinización. C. tepejilote se ha sugerido que es polinizado por viento (Bawa et al., 1985; L. Eguiarte, com. pers.) y los valores de esfuerzo reproductivo tan bajos encontrados en esta especie indican una falta de eficiencia en la polinización. De esta manera, habría un factor previo que pueda estar influyendo en los niveles de optimización en los costos reproductivos (ver más adelante).

Costo reproductivo.

Dentro del esquema teórico del estudio de asignación de recursos se asume que existe un "compromiso" ("trade-off") de funciones de una planta principalmente entre el crecimiento y la reproducción. En circunstancias en las que realmente existe una limitación de recursos este compromiso se ve realizado de tal manera que se considera que influye en las historias de vida de la planta. De hecho se considera que el fundamento de la teoría moderna sobre las historias de vida es la hipótesis del costo reproductivo. La idea central de esta hipótesis es que cualquier incremento en la reproducción actual está asociado con un decremento en la esperanza de la reproducción futura, ya sea porque se reduzca tanto la sobrevivencia futura o la fecundidad futura; de esta manera la reproducción de edad-específica puede ser optimizado por selección natural. Si no existiera una asociación entre estas variables demográficas, la selección favorecería meramente la maximización tanto de la reproducción

como la sobrevivencia (Bell, 1984).

Esta suposición ha originado una serie de planteamientos teóricos sobre las condiciones bajo las cuales se seleccionarían ciertas formas de reproducción o la frecuencia en la reproducción (iteroparidad vs semelparidad) (Schaffer, 1974; Pianka & Parker, 1975; Bell, 1980, 1982). De estas ideas se han formulado estimaciones que ayudan a caracterizar las diferentes formas en que las especies han fijado sus historias de vida. La edad a la primera reproducción (Lewontin, 1965; Law, 1979), el esfuerzo reproductivo óptimo (), las relaciones entre la sobrevivencia y la fecundidad () o el esfuerzo reproductivo (), etc. han sido estimados teóricamente para circunstancias generales y recientemente se han elaborado una serie de estudios tratando de proveer una serie de evidencias empíricas para tratar de conocer el comportamiento de estos parámetros o relaciones demográficas con sistemas naturales específicos. Este conjunto de evidencias agrupados en forma general bajo el nombre de costo reproductivo ha sido sujeto también de revisión (Stearns, 19 ; Reznick, 1985; Bell, 198 ; Reznick et al., 1986) lo cual ha permitido definir realmente cuales son los experimentos o evidencias realmente significativas en el estudio de las historias de vida.

Para el caso de plantas tropicales existen muy pocos trabajos en donde se ha tratado de estimar las relaciones involucradas en los costos reproductivos (Pikero et al., 1982). Para el caso de C. tapejilote los costos reproductivos presentan características particulares y se dificulta su comparación por las escasas evidencias que existen con plantas de comunidades

tropicales.

La forma de medir el costo en la reproducción en términos de la sobrevivencia futura se ha denominado "costo de sobrevivencia" (Bell, 1980). En C. tepejilote la relación entre la sobrevivencia y la fecundidad es una correlación negativa, como era de esperarse teóricamente. Sin embargo, al parecer existe un valor "umbral" que es el que está definiendo claramente el valor del costo reproductivo. Esto es, una fecundidad mayor, por ejemplo de 20 frutos/planta/año, decrece de un 40% a un 20% la sobrevivencia de las hembras. Al considerar las inflorescencias ocurre algo similar con ambos sexos, aunque en el caso de las hembras valores similares de fecundidad presentan valores de sobrevivencia muy diferentes. Esto puede estar indicando que otros factores de mortalidad están influyendo o que la misma variabilidad genética de los individuos presentan diferentes capacidades de respuesta. La mejor estimación de estas relaciones se han encontrado con organismos que se reproducen asexualmente en donde los individuos que conforman diferentes poblaciones pueden ser comparados ya que cada una presenta una uniformidad genética entre sus individuos lo que permite obtener inferencias más claras en cuanto a su base genética (véase Snell & King, 1977). En organismos con reproducción sexual se ha sugerido que una forma de poder realizar comparaciones entre las relaciones de sobrevivencia y fecundidad es comparar diferentes especies (Bell, 1980). En nuestro estudio, es interesante poder realizar una comparación intraespecífica al comparar los sexos de C. tepejilote. Los machos presentan valores de sobrevivencia muy similares aunque

valores de fecundidad muy diferentes. Esto puede explicarse inicialmente con el argumento mencionado anteriormente de un posible "umbral" fisiológico, pero también pueden estar reflejando una limitación en la producción de las inflorescencias. Por otra parte, existen valores por encima de este posible umbral con valores de sobrevivencia diferentes lo cual puede estar indicando otros factores de mortalidad asociados probablemente a los costos en la reproducción pero también a otros factores.

Para poder discriminar entre los posibles factores, y en particular si existe una relación con los costos reproductivos, se puede analizar los valores de sobrevivencia de una categoría de tamaño a otra y su relación con el esfuerzo reproductivo (Ver Figura 8.8). En esta podemos notar que existe una relación polinomial de segundo orden que de alguna manera muestra que existe un esfuerzo reproductivo óptimo. Esto es, que si existe un compromiso entre la reproducción y la asignación de recursos a estructuras vegetativas. A pesar de que no es lo mismo analizar directamente la fecundidad que el esfuerzo reproductivo, por su relación directa con la adecuación individual (Bell, 1980), nos puede ser útil para sacar algunas conclusiones sobre las relaciones entre la reproducción y la asignación a estructuras vegetativas.

Para poder discriminar entre factores que influyen en la mortalidad de las que influyen en el crecimiento, se pueden analizar individuos con diferentes tasas de incremento netas en un periodo determinado y su relación con la fecundidad (Figura 8.9). En esta encontramos relaciones lineales entre los

individuos que crecen hasta 40 cm en 4 años. Sin embargo, para los individuos que crecen más de 40 cm los costos reproductivos son muy notorios presentándose un ajuste polinomial que indica que existe una fecundidad máxima asociada con un cierto tamaño de individuos.

De esta manera es claro que existe un compromiso o una relación muy estrecha entre las actividades reproductivas y la asignación de recursos al mantenimiento y al crecimiento. Cabe mencionar que estas relaciones no son tan simples, sobretodo cuando se estudian plantas con reproducción vegetativa (por ramets o clones) donde son las restricciones en el desarrollo de la planta las que están determinando el patrón de asignación de recursos y no exclusivamente un compromiso entre el crecimiento y la reproducción (Watson, 1984).

Teóricamente el costo de la reproducción en el que un incremento en la fecundidad o inversión parental puede causar una reducción en la longevidad, o disminuir la capacidad reproductiva futura (Reznick, 1985). En C. tepejilote, al parecer los machos son menos longevos (ver Capítulo 3) pero presentan una mayor producción de inflorescencias/planta/año y una mayor probabilidad reproductiva que las hembras (ver Capítulo 7). A su vez las hembras presentan un mayor "cuidado parental" (en la formación de los frutos) pero son más longevos.

Finalmente, toda la conceptualización de las historias de vida se basa en la existencia de un balance entre "costos" / "beneficios" de una serie de compromisos entre diferentes funciones en contra de fuentes medioambientales de mortalidad,

que eventualmente maximizan la tasa de crecimiento poblacional (Reznick, 1985). De esta manera, en el siguiente capítulo se estimará la tasa intrínseca de incremento poblacional y se discutirán sus implicaciones para el estudio de la biología poblacional de especies tropicales.

Por otra parte, se ha enfatizado que este balance (entre costos y beneficios) están sustentados por una base genética (Meagher & Antonovics, 1982; Reznick, 1985). En las historias de vida de las especies dioicas tenemos que asumir que existe esta base genética también. En un primer nivel, la separación de sexos es una característica determinada genéticamente y no hay muestras de que factores ambientales o fisiológicos modifiquen la expresión sexual como ocurre con otras especies, Arisaema tryphyllum (Bierzychudeck, 1982) o en Brosimum alicastrum (Peters, 1986). Indudablemente esta área de trabajo es necesaria estudiarla en el caso de C. tepejilote para poder sacar conclusiones más claras sobre la evolución de las historias de vida de especies dioicas.

BIBLIOGRAFIA.

- Bawa, K.S. & P.A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest trees. Evolution 29:167-179.
- -----, S.H. Bullock, D.R. Perry, R.E. Coville & M.H. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical rain forest trees. II. Pollination systems. Amer. J. Bot. 72:346-356.
- Bell, 1980.
- -----, 1982.
- -----, 1984.
- Bierzychudek, 1982.
- Bouwkamp & McCully, 1972.
- Bullock, S.H. 1984. Biomass and nutrient allocation in a neotropical dioecious palm. Oecologia 63:426-428.
- Charlesworth & Leon, 1976.
- Darwin, C. 1877.
- Fisher, R.A. 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. Dover Pub. Inc., New York.
- Freeman, D.C., L.G. Klikoff & K.T. Harper. 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plant. Science 193:597-599.
- Gadgil & Solbrig, 1972.
- Gross, K.L. & J.D. Soule. 1981. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structure of male and female plants of a dioecious perennial herb, Silene alba (Miller) Krause. Amer. J. Bot. 68:801-807.
- Harper, J.L. & Ogden, 1970.
- Law, 1979.

- Lewontin, 1965.
- Lovett-Doust & Cavers. 1982.
- Lysova & Khizhnyak, 1975.
- Lloyd, D.G. 1973. Sex ratios in sexually dimorphic Umbelliferae. Heredity 31:239-249.
- ----- & Myall, 1976.
- ----- & C.J. Webb. 1977. Secondary sex characteristics in seed plants. Bot. Rev. 43:177-216.
- Meagher, T.R. & J.J. Antonovics. 1982a. The population biology of Chamaelirium luteum, a dioecious member of the lily family: life history studies. Ecology 63:1690-1700.
- Melampy, M.N. & H.F. Howe. 1977. Sex ratio in the tropical tree Triplaris americana (Polygonaceae). Evolution 31:867-872.
- Onyekwelu, A.J. & J.L. Harper. 1979. Sex ratio and niche differentiation in spinach (Spinacia oleracea L.). Nature 282:609-611.
- Oyama, K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Chamaedorea tepajilote (Palmae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México.
- ----- & R. Dirzo. Studies on the interaction between a dioecious palm, Chamaedorea tepajilote and its specific herbivore, Calyptocephala marginipennis (Chrysomelidae). I. Differential herbivory between sexes. (Manuscript).
- Peters, C.M. 1986. Reproduction, growth and the population dynamics of Brosimum alicastrum SW. in a moist tropical forest of Central Veracruz, Mexico. Ph. D. Dissertation. Yale University, New Haven, Connecticut.
- Pianka, 1978.

- Pianka, E.R. & W.S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. Amer. Nat. 109:453-464.
- Piffero, D., J. Sarukhán & P. Alberdi. 1982. The costs of reproduction in tropical palm Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:473-472.
- Putwain, P.D. & J.L. Harper. 1972. Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sex ratio in Rumex acetosa and R. acetosella. J. Ecol. 60:113-129.
- Reznick, 1985.
- -----,1986.
- Schaffer, 1974.
- Snell & King. 1977.
- Stearns, 1976.
- Vernet, 1971.
- Vitale, J.J. & D.C. Freeman. 1986. Partial niche separation in Spinacia oleracea. L.: an examination of reproductive allocation. Evolution 40:426-430.
- Wallace, C.S. & P.W. Rundel. 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of Simmondsia chinensis. Oecologia 44:34-39.
- Watson, M.A. 1984. Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. Amer. Nat 123:411-426.
- Williams, 1966.
- Willson, 1983.

**CAPITULO 9. MODELO DE FLUJO NUMERICO
Y
ANALISIS DE SENSIBILIDAD.**

RESUMEN.

1. En este capítulo se presenta un modelo de flujo numérico con base en los datos de las probabilidades de transición y permanencia de los individuos de Chamaedorea tepajilote para 3 años.
2. Se estimaron las tasas finitas de incremento poblacional con base en la construcción de matrices de Lefkovitch. Los valores obtenidos para dos de los sitios de estudio indican que se encuentran en un aparente equilibrio demográfico.
3. Se realizó un análisis de sensibilidad con base en los valores obtenidos del análisis de las tasas finitas.
4. Se comparan 5 especies tropicales en términos de sus estrategias para su establecimiento, desarrollo y reproducción bajo la dinámica de regeneración natural de la comunidad de Los Tuxtlas.

INTRODUCCION.

El conocimiento de los eventos demográficos de las principales etapas o categorías de edad o tamaño específicos del ciclo biológico de una planta nos permite elaborar modelos de carácter descriptivos y predictivos potencialmente útiles.

En primera instancia la síntesis de estos eventos se pueden plasmar en un modelo denominado de flujo numérico que nos muestra los eventos de sobrevivencia, transición, permanencia y reproducción de los organismos involucrados. Estos modelos han sido elaborados para varias especies tropicales (Bannister, 1970; Hartshorn, 1972; Van Valen, 1975; Córdova, 1985; Enright & Ogden, 1979; Sarukhán, 1980; Peters, 1986; Alvarez-Buylla, 1986) y han servido para explicar los mecanismos que regulan sus poblaciones.

Otra forma de modelar los eventos demográficos ha sido a través del uso de herramientas matemáticas como las matrices que incluyen predicciones de eventos futuros y de la estabilidad de las poblaciones (Hartshorn, 1972, Enright & Ogden, 1979; Bullock, 1980; Píkeró et al., 1984) que pueden ser construidas a partir de los modelos de flujo numérico.

En la elaboración de estos modelos se han utilizado matrices como las propuestas originalmente por Leslie (1945) para edades específicas y las de Lefkovitch (1965) como una modificación de las matrices de Leslie para analizar categorías específicas de tamaño. La raíz positiva de cualquier matriz representa un estimador de la tasa finita de incremento poblacional, y los valores propios derecho e izquierdo corresponden a la estructura estable de edades y al valor reproductivo respectivamente, para

cada clase de edad o tamaño. Con base en esta información se puede evaluar que cambio tendremos en estos valores si modificamos algunos parámetros poblacionales. Estos análisis fueron propuestos por Caswell (1978) y son denominados análisis de sensibilidad y pueden ser aplicados a cualquier tipo de matriz. Otros análisis se han propuesto por ejemplo para la matriz de Leslie (ver Bayona-Celis & Guzmán-Gómez, 1986) o para conocer análisis particulares de los factores de mortalidad (k-factores de mortalidad, Varley & Gradwell, 1960).

En la región de Los Tuxtlas, Veracruz se han realizado varios trabajos sobre la demografía de árboles tropicales, como por ejemplo con Astrocaryum mexicanum (Sarukhán, 1978, 1980; Sarukhán et al., 1984 y todas las referencias contenidas en esta), Nectandra ambigens (Córdova, 1979, 1985), Cecropia obtusifolia (Alvarez-Buylla, 1986) y Chamaedorea ernesti-augusti (S.H. Bullock, coms. pers.). Asimismo, en una localidad del mismo estado se ha estudiado a la especie Brosimum alicastrum (Peters, 1986). Estos estudios, en la misma comunidad pueden ser comparados en términos de la caracterización de las estrategias de ciclo de vida ya que cada especie representa diferentes formas de establecimiento y dinámica poblacional en el contexto de la regeneración natural de la comunidad selvática de esta localidad (ver Martínez-Ramos, 1985). De esta manera, A. mexicanum ha sido caracterizada como una especie tolerante, N. ambigens y B. alicastrum como nómadas y C. obtusifolia como una especie típicamente pionera. Además, estas especies presentan sistemas reproductivos diferentes, A. mexicanum es una especie monoica, N.

ambigens es hermafrodita y C. obtusifolia y B. alicastrum son dioicas, aunque esta último cambia de sexo con el tamaño.

Por su parte, C. tepajilote es una especie tolerante y dioica lo cual resulta interesante compararla con las especies mencionadas.

De esta manera, en este capítulo se presenta un modelo de flujo numérico para los individuos machos y hembras de C. tepajilote y la estimación de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional basada en la proyección de las matrices de Lefkovich. Además, se discutirán las principales características del ciclo de vida de C. tepajilote en comparación con otras especies tropicales estudiadas en la misma región.

MATERIALES Y METODOS.

El modelo de flujo numérico se construyó con base en los datos reportados en los capítulos anteriores. En el margen derecho de la Figura 9.1 se encuentran unos números entre paréntesis que indican los parámetros utilizados en la elaboración del modelo. A continuación se describe cada parámetro así como la metodología utilizada para estimarla (los detalles de cada uno pueden revisarse en los Capítulos 3 al 8).

El número (1) indica la proporción de frutos por hembra con los que contribuye cada categoría de tamaño al total de frutos. Estos valores únicamente se estimaron con los datos del año de 1985.

El (2) indica el sexo de los individuos, M simboliza a los machos y H a las hembras. El (3) agrupa los valores de fecundidad individual en términos del número de flores por inflorescencia ajustado con base al número de inflorescencias por individuo multiplicado por la probabilidad reproductiva.

El (4) indica la categorización de tamaños que realizamos arbitrariamente. El (5) representa la proporción de sexos para cada categoría de tamaño. El (6) el número de individuos totales para cada categoría de tamaño incluyendo los individuos que no se les conoce su sexo. El (7) representa las probabilidades de transición para cada sexo. Finalmente el (8) representa la estimación de la edad con base en el número de cicatrices que presentan los tallos como producto de la caída de las hojas en cada individuo.

Los valores sobre las flechas indican las probabilidades de

transición de cada categoría a la siguiente. Estos valores al igual que los representados por el inciso (7) fueron estimados para un año a partir de las observaciones de 5 años con los que se estimaron originalmente.

RESULTADOS.

En la Figura 9.1 se presenta el modelo de flujo numérico para los individuos de Chamaedorea tepejilote de dos sitios de estudio. Los valores de transición para 4 años son más bajos para la fase de semillas a plántulas y de juveniles a la primera categoría de adultos. En todas las fases de adultos las proporciones globales son más o menos constantes (de 0.49 a 0.63). Al comparar los sexos se encuentra que en 4 de las 6 categorías (las categorías intermedias) las hembras tienen mayores probabilidades de transición que los machos. En cuanto a la proporción de sexos las 3 categorías de tamaños más pequeñas las proporciones son más o menos iguales. Sin embargo, en las siguientes dos categorías predominan los machos y en las últimas dos, las hembras.

La producción de flores por individuo es mucho mayor en los machos que en las hembras aunque no hay una producción proporcional con el tamaño para ninguno de los sexos. La aportación de frutos a la comunidad es mayor en las categorías intermedias y decrece en la categoría de individuos más grandes y en las más pequeñas.

La correlación edad - tamaño sugiere que la longevidad máxima en la fase de adultos es de 35 años. Sin embargo, con las estimaciones de la tasa de crecimiento (0.30cm por año en promedio) más una estimación para la fase de juveniles y plántulas consideramos que la longevidad de C. tepejilote es de aproximadamente de 60 años.

En el Cuadro 9.1 se hace una comparación entre varias especies de Los Tuxtlas más B. alicastrum estudiada en una localidad más al norte del estado de Veracruz, en donde se resaltan las principales causas de mortalidad para diferentes fases del ciclo de vida de los organismos.

En el Cuadro 9.2 se presentan las matrices de transición para dos de los sitios y el total donde se describen los valores de fecundidad, las probabilidades de transición y de permanencia estimados para un año para diferentes tamaños.

En el Cuadro 9.3 se presentan la comparación de los valores de la tasa finita de incremento poblacional entre varias especies tropicales.

Cuadro 9.1. Comparación de los eventos de mortalidad de 5 especies de plantas tropicales en el estado de Veracruz.

ESPECIE	SISTEMA REPRODUCTIVO	ESTRATEGIA DE VIDA(1)	FACTORES DE MORTALIDAD			FUENTE
			SEMILLAS	PLANTULAS	JUVENILES	
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	Monoica	Tolerante	Depredación (S) (xxx)	Traumas físicos (S) (n) Luz (S) (n)		(2)
<i>Nectandra ambigua</i>	Hernafrodita	Nomada	Depredación (S) (xx)	Luz (S) (xxx) Vigor de la planta (S) (xxx) Defensa (S) (xxx)		(3)
<i>Brosimum alicastrum</i>	Bloica	Nomada	NE	Luz (BD)(xx?)		(4)
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Bloica	Pionera	Depredación (S) (xxx)	Desconocido (S) (xxx)	Luz (BD)(xxx) Traumas físicos (BD)(n) Mov. sustrato (BD)(n)	Senectud (BD)(n) (5)
<i>Chamaedorea tepalilote</i>	Bloica	Tolerante	Depredación (BD)(xxx)	Luz (BD)(n?) Traumas físicos (S) (n)	Traumas físicos (S) (n)	Traumas físicos (S) (n) Senectud (S) (n) (6)

(1) Estrategias de vida basado en Martínez-Ramos (1985).

NE. No estudiado.

(S) Sugerido por observaciones de campo.

(BD) Bien documentado.

(n) Supervivencia mayor al 50%.

(xx) Supervivencia del 50% aproximadamente.

(xxx) Supervivencia menor al 50%.

(2) Sarukhan, 1978, 1980; Pinero & Sarukhan, 1982; Pinero et al., 1984.

(3) Cordova, 1985.

(4) Peters, 1986.

(5) Álvarez-Buylla, 1986.

(6) Amo, 1985; Oyama este trabajo.

Cuadro 9.2. Matrices de Lefkovitch para dos sitios de Chamaedoreia
tepejilote

SITIO 1									
	F	J	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7
F			4.43	62.00	74.25	34.60	68.40	66.00	0
J	0.03	0.60							
R1		0.06	0.18						
R2			0.82	0.18					
R3				0.82	0.71				
R4					0.29	0.18			
R5						0.82	0.74		
R6							0.06	0.64	
R7								0.16	0.55

SITIO 2									
	F	J	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7
F			0	0	23.38	61.17	66.00	45.30	56.20
J	0.03	0.51							
R1		0.02	0.88						
R2			0.07	0.81					
R3				0.19	0.69				
R4					0.29	0.69			
R5						0.24	0.18		
R6							0.82	0.86	
R7								0.05	0.73

GLOBAL									
	F	J	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7
F			2.58	24.60	48.81	54.00	67.71	51.21	35.13
J	0.03	0.56							
R1		0.05	0.69						
R2			0.25	0.74					
R3				0.26	0.70				
R4					0.29	0.61			
R5						0.32	0.69		
R6							0.19	0.80	
R7								0.14	0.64

Cuadro 9.3. Comparación de la tasa finita de incremento natural (λ) para especies tropicales (modificado de Córdova, 1985).

Especie	λ	Referencia
<u>Pentaclethra macroleha</u>	1.002	Hartshorn, 1975
<u>Araucaria hunsteinii</u>	0.9889-1.0884	Enright & Ogden, 1979
<u>A. cunninghamii</u>	1.0115-1.0202	Ibid.
<u>Podococcus bartieri</u>	1.0125	Bullock, 1980
<u>Astrocaryum mexicanum</u>	0.9932-1.0399	Piffero et al., 1984
<u>Chamaedorea tepejilote</u>	0.9699-1.1232	Oyama, este trabajo.

Figura 9.1. Modelo de flujo numérico para individuos de Chamaedorea tepejilote agrupando los datos de 2 sitios de observación permanente. (1) Representa la aportación de frutos (%) de cada categoría; (2) M- machos, H- hembras; (3) el número de flores por inflorescencia; (4) categorías de tamaño; (5) proporción de sexos; (6) número total de individuos en cada categoría; (7) probabilidades de transición y (8) estimación de la edad de adultos. (para mayores detalles ver texto).

DISCUSION.

Se han planteado varios problemas al realizar estudios demográficos con especies de árboles tropicales. Una de los más importantes es la dificultad para estimar la edad real de los individuos ya que, a diferencia de plantas de zonas templadas, no todas las especies presentan anillos de crecimiento que reflejen la regularidad o el patrón de crecimiento. En esta situación, pocas son las especies que resuelven este problema. El caso de las palmas es uno de los sistemas ideales para estudios demográficos ya que las cicatrices que dejan las hojas seniles permiten estimar con mucha precisión la relación edad-tamaño (Sarukhán, 1978) eliminando con esto el problema de identificar individuos de lento de crecimiento (individuos supresos) de aquellos que son simplemente más jóvenes en edad (Enright & Hartshorn, 1981). Esta información provee la posibilidad de estructurar adecuadamente una población y permite estudiar con cierta confiabilidad su dinámica.

En el caso de C. tepejilote existe una buena correlación entre el tamaño y la edad para individuos juveniles y adultos, lo que permite utilizar indistintamente ambos parámetros con un alto grado de confiabilidad. Este tipo de correlaciones se ha encontrado en otras especies de palmas (Hnatiuk, 1977; Piffero & Sarukhán, 1982).

Una de las primeras inferencias que se derivan de estas correlaciones es la estimación de la longevidad de las especies. C. tepejilote suponemos que su longevidad máxima no sobrepasa los 45-50 años (no conocemos con precisión la vida media de las

plántulas) por los análisis realizados con plantas adultas. Este valor es de los más bajos reportados en la literatura (ver Cuadro 9.).

Las predicciones en edad son muy importantes desde el punto de vista del manejo y explotación de una especie forestal, ya que se basan en la utilización de individuos que crezcan más rápido en el menor tiempo posible (Nicholson, 1965 en Enright & Hartshorn, 1981).

Por otra parte, en los casos en los que ha sido posible la estimación de la edad a través de anillos de crecimiento, comprobándose con varios métodos (incremento en diámetro, conteo de anillos y fechado por radioisótopos), como es el caso de una conífera de selvas, Araucaria hunsteinii (Enright, 1973) no se descarta la necesidad de estudios sistemáticos a largo plazo. Esto es debido a que para fines predictivos sobre el nivel de la dinámica de especies individuales (e incluso para la comunidad en su conjunto) las tasas de crecimiento, y datos sobre fecundidad y sobrevivencia son necesarios, sugiriéndose que se requieren por lo menos 5 años de censos anuales o periódicos (Enright & Hartshorn, 1981; Enright, 1985). Pocos son los estudios extensivos reportados en la literatura y con la excepción de la palma A. mexicanum que se ha estudiado por 10 años; en este estudio se ha trabajado C. tepejilote durante 5 años lo que constituye una de las virtudes de este trabajo.

La necesidad de entender la demografía de una variedad de especies que representen diferentes estrategias ecológicas y diferentes grupos taxonómicos ha sido enfatizado por Poore (1968) quien cita el estudio de una selva en Malasia en donde el 21% de

la composición florística de una comunidad supuestamente madura cambio en 12 años.

Es indudable que tanto para conocer las historias de vida de diferentes especies tropicales así como para cuestiones de manejo, conservación y estrategias de utilización es indudable la necesidad de contar con este tipo de estudios (Enright & Hartshorn, 1981).

Modelo de flujo numérico.

Los patrones de sobrevivencia de las especies de árboles tropicales estudiados presentan un comportamiento muy similar ajustándose a un modelo de tipo III de Deavey donde la mayor mortalidad se presenta en las primeras etapas del ciclo de vida de los organismos; C. tepejilote se ajusta también a este modelo.

Al comparar con más detalle los factores de mortalidad que actúan en cada etapa de las diferentes especies se pueden apreciar diferencias importantes. En el Cuadro se presentan la información resumida de los modelos de flujo numérico de las especies Astrocaryum mexicanum, Nectandra ambigens, Cecropia obtusifolia y Chamaedorea tepejilote; todas estudiadas en la región de Los Tuxtlas y la de Brosimum alicastrum estudiada en otra localidad del estado de Veracruz.

De esta comparación resalta que los eventos más críticos para una especie son los menos críticos para otras. Por ejemplo, en el estadio de semillas la depredación de semillas resulta ser un factor de mortalidad muy importante para todas las especies con excepción de N. ambigens. Sin embargo, para esta especie es sumamente crítica la etapa de plántula, situación que no ocurre

con A. mexicanum y C. tepejilote, las dos especies clasificadas como tolerantes a la sombra. En esta misma fase C. obtusifolia presenta probabilidades de mortalidad muy altas aunque no se conocen las causas de estos.

De esta manera, estas diferencias pueden ser explicadas si analizamos los eventos que determinan la dinámica de la comunidad en su conjunto, y los mecanismos de regeneración natural que siguen las especies analizadas.

En la etapa de las semillas, N. ambigens tiene altas probabilidades de sobrevivir en comparación con el resto de las especies. Al parecer, las semillas de esta especie germinan rápidamente (Córdova, 1985) mientras que las de A. mexicanum permanecen durante mucho tiempo en el suelo siendo alimento disponible para depredadores. Por su parte, C. tepejilote a pesar de que sus semillas germinan relativamente rápido, es atacado por un depredador en la fase pre-dispersión (ver Capítulo). C. obtusifolia una especie típica pionera, al parecer germina rápidamente, aunque los estudios de esta especie muestran que las semillas son rápidamente removidas del suelo, tanto por depredación como por dispersión (Alvarez-Buylla, 1986).

En la fase de plántulas A. mexicanum presenta altas probabilidades de pasar a etapas juveniles o prereproductivos, mientras que N. ambigens y C. obtusifolia presentan altos riesgos de mortalidad, a pesar de que ambos corresponden a estrategias de vida muy diferentes. Estas dos especies requieren de luz para crecer y establecerse pero generalmente N. ambigens presenta un gran número de individuos de manera agregada debajo del árbol parental. El mantenimiento de este tapete de plántulas, asociada

con la frecuencia de aparición de claros en el dosel que coincide en estos sitios hace que las probabilidades de sobrevivientes este representado por una fracción muy pequeña de individuos. Además, otros factores como el vigor de la plántulas (dependiente del tamaño de la semilla) y los mecanismos de defensa también están influyendo en las probabilidades de sobrevivencia de esta especie (Córdova, 1985). Esto al parecer es muy común en las especies denominadas como nómadas, en donde la representación de individuos con edades o tamaños intermedios es muy pobre (Bannister, 1970; Hartshorn, 1978; Córdova, 1979; Clark & Clark,).

C. obtusifolia por su parte presenta un patrón muy diferente. La estructura de esta especie refleja la estructura y dinámica de perturbación de la comunidad que puede simularse como un mosaico que describe las diferentes fases de regeneración natural de la selva basada en la apertura y cierre de claros en el dosel de la comunidad. Cuando se abre un claro cohortes completas de semillas de C. obtusifolia se activan y germinan produciéndose un proceso de reclutamiento en forma de ondas (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla, 1986). Después de esta etapa, un conjunto de factores físicas y biológicos determinan la mortalidad de esta especie.

En C. tepejilote se presenta una situación muy diferente. El patrón de distribución a nivel de la comunidad se ha demostrado que es de forma agregada (Bongers et al., Ms.). Esta agregación generalmente se presenta en sitios más o menos maduros y en muy pocas ocasiones se presentan en claros grandes. Al parecer no hay

eventos de mortalidad por factores como luz (del Amo, 1985) y pueden sobrevivir bajo diferentes condiciones lumínicas. La apertura de claros en el dosel puede contribuir al crecimiento y la reproducción de individuos pero el reclutamiento de nuevos individuos generalmente se hace cerca de los individuos parentales y los eventos de mortalidad en la fase de plántulas pueden ser ocasionados por la caída de ramas u otros objetos que pueden influir en la mortalidad. En las plántulas también hay individuos muertos por arrastre ya que la raíz principal no es muy grande y más bien requiere de raíces fulcrantes para una fijación y desarrollo adecuado. En los adultos las hojas sirven de alimento a varios herbívoros, siendo Calyptocephala marginipennis el herbívoro más importante, y esto origina que las hojas presentan una serie de hendiduras longitudinales que, conjuntamente con la caída de ramas u otros objetos del dosel, influyen en la mortalidad de los individuos. De esta manera, los individuos que logren escaparse de los depredadores a nivel de semillas, que eviten los traumas físicos en el nivel de las plántulas y adultos son los organismos que tendrán altas probabilidades de sobrevivir. Esta situación en cierto sentido se lleva a cabo independientemente de la tasa de renovación del dosel.

Al parecer es muy común que las especies que reciben mayor cantidad de luz son las que crecen o se reproducen más en relación con los individuos congéneres. En C. tepejilote la fecundidad no necesariamente sigue un patrón del estilo de que conforme aumente el tamaño de los individuos hay un incremento de la fecundidad. Más bien existen valores muy similares de

fecundidad para varios tamaños de individuos lo cual es más factible pensar en factores intrínsecos (fisiológicos o genéticos) más que factores ambientales para explicar el comportamiento reproductivo de los individuos.

En B. alicastrum las plántulas tienen altas probabilidades de crecer y sobrevivir en cualquier condición de la selva, aunque es factible que la mortalidad sea ligeramente mayor en condiciones de limitación de luz. Al ser una especie nómada es importante la apertura de claros en el dosel para estimular y disparar el crecimiento de esta especie.

Se han reportado varios patrones de fecundidad en relación con la edad o el tamaño en especies rabóreas. El primer caso corresponde cuando la fecundidad individual se incrementa linealmente con la edad como ocurre con Pentaclethra macroloba (Hartshorn, 1972), Podococcus bartieri (Bullock, 1930) y Cecropia obtusifolia (Alvarez-Buylla, 1986). El segundo caso se presenta cuando existe un pico a edades o tamaños intermedios y luego declina, Araucaria cunninghami en Australia presenta este patrón (Enright & Ogden, 1979). En este caso es donde podíamos ubicar a Chamaedorea tepejilote. El tercer caso es cuando hay un incremento súbito de la fecundidad y un mantenimiento más o menos constante a lo largo de las diferentes edades como sucede en Astrocaryum mexicanum (Piñero et al., 1984). Finalmente un cuarto caso es donde hay un comportamiento exponencial en la fecundidad individual como ha sido reportado para Brosimum alicastrum (Peters, 1986).

Las tasas finitas de incremento () reportadas para la

mayoría de las especies son muy similares y son valores muy cercanos a la unidad (ver Cuadro 9.). Esta tasa finita está directamente relacionada con la tasa intrínseca de incremento poblacional (r) por lo que se sugiere que la mayoría de las especies estudiadas se encuentran muy cerca de su equilibrio demográfico. Valores mayores o menores a uno indicarían incrementos o decrecimientos en los tamaños poblacionales.

Este valor de lambda puede ser muy importante ya que al variar para diferentes poblaciones pueden proporcionar una medida de la habilidad de las especies para competir con otros componentes de la comunidad en un medio ambiente heterogéneo o en gradientes ambientales (Enright & Hartshorn, 1981) incluso denominándose como un valor de adecuación absoluta para comparar poblaciones (Endler, 198).

A su vez este valor de la tasa finita ha sido utilizado para evaluar el efecto de pequeños cambios en los componentes demográficos como el crecimiento, reproducción y sobrevivencia sobre este parámetro. Este análisis se denomina de sensibilidad (Caswell, 1973) y realmente existen pocos datos en la literatura para especies arbóreas. Caswell (op. cit.) realizó este análisis para poblaciones de Pentaclethra macroloba con los datos de Hartshorn (1972) y Pítkero et al. (1984) hicieron lo mismo con datos de Podococcus bartieri (Bullock, 1980), de Araucaria cunninghamii (Enright & Ogden, 1979) y los suyos con Astrocaryum mexicanum.

NOTA: para C. tepejilote apenas estoy haciendo los análisis.

BIBLIOGRAFIA.

- Alvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la Selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México.
- Bannister, B.A. 1970. Ecological life cycle of Euterpe globosa Gaertn. In H.T. Odum & R.F. Pigeon (Eds.). A Tropical Rain Forest: a Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico. U.S. Atomic Energy Commission. pp.299-314. Oak Ridge, Tennessee.
- Bayona-Celis, R.M. & S. Guzmán-Gómez. 1986. Algunas propiedades de los modelos de dinámica de poblaciones estructuradas. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo & J. Carabias. Structure and composition of lowland forest at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. (Manuscript).
- Bullock, S.H. 1980. Demography of and undergrowth palm in littoral Cameroon. Biotropica 12:247-255.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. Theor. Popul. Biol. 14:215-230.
- Clark & Clark.
- Córdova, B. 1979. Efectos de la densidad, la distancia al árbol y la depredación, en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de Nectandra ambigens (Blake). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la

Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp.103-128.

Ed. Alhambra Mexicana, México.

- Del Amo, S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. II. pp.79-91. Ed. Alhambra Mexicana, México.

- Demetrius, L. 1969. The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycle components. Mathematical Bioscience 4:129-136.

- Endler, 193

- Enright, N. 1978.

- Enright, N. 1985.

- Enright, N. & J. Ogden. 1979. Application of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in Papua New Guinea and Nothofagus in New Zealand. Austr. J. Ecol. 4:3-23.

- ----- & G.S. Hartshorn. 1981. The demography of tree species in undisturbed tropical rainforest. In F.H. Bormann & G. Berlyn (Eds.). Age and Growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research. pp.107-119. New Have, Yale University, Connecticut.

- Hartshorn, G.S. 1972. The ecological life history and population dynamics of Pentaclethra macroloba, a tropical wet forest dominant and Stryphnodendron excelsum, an occasional associate. Ph. D. Dissertation, University of Washington.

- Hnatiuk, R.J. 1977. Population structure of Livistona eastonii Gardn., Mitchell Plateau, Western Australia. Aust. J. Ecol. 2:461-466.

- Law, R. 1979. Harvest optimization in populations with age

- distributions. Amer. Natur. 114:250-258.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics 21:1-18.
 - Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika 33:183-212.
 - Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, historias de vida de los árboles y la dinámica de la renovación natural de las selvas perennifolias. En: A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. pp.191-239. Ed. Alhambra Mexicana, México.
 - ----- & E. Alvarez-Buylla. 1986.
 - Peters, C.M. 1986. Reproduction, growth and the population dynamics of Brosimum alicastrum SW. in a moist tropical forest of Central Veracruz, Mexico. Ph. D. Dissertation. Yale University, New Haven, Connecticut.
 - Pianka, E.R. 1978. Evolutionary Ecology. Harper & Row Pub., New York.
 - Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. John Wiley & Sons Inc, New York.
 - ----- & J. Sarukhán. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:461-472.
 - -----, J. Sarukhán & P. Alberdi. 1984. Population dynamics of Astrocaryum mexicanum and a sensitivity analysis of its rate of increase. J. Ecol. 72:977-991.
 - Poore, M.E.O. 1968. Studies in Malaysian rainforest. J. Ecol. 56:143-189.

- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical Trees as Living Systems. pp.163-184. Cambridge University Press, Cambridge.
- -----, 1980. Demographic problems in tropical systems. In O. Solbrig (Ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. pp. 161-188. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- -----, M. Martínez-Ramos & D. Piñero. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. In R. Dirzo & J. Sarukhán (Eds.). Perspectives in Plant Population Biology. pp.83-106. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Varley, G.C. & G.R. Gradwell. 1960. Key factors in population studies. J. Animal Ecol.29:399-401.