



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

VARIACION ESPACIAL EN LOS  
PATRONES DEMOGRAFICOS DE  
UNA PALMA TROPICAL.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

ARACELI ENRIQUEZ ANDRADE

México, D. F.

SEPTIEMBRE, 1991.

a mis padres  
a mis hermanos  
a mis sobrinos

a Alberto

AGRADECIMIENTOS

QUISIERA AGRADECER ESPECIALMENTE A LA UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO POR MI FORMACION

AL DR. MIGUEL MARTINEZ-RAMOS

A ALBERTO POR SU AYUDA Y APOYO EN TODO MOMENTO

A MIGUEL MARTINEZ-RAMOS, ELENA ALVAREZ BUYLLA, DANIEL PIÑERO, JORGE SOBERON, RODOLFO DIRZO Y GEORGE DYER POR QUE AMABLEMENTE LEYERON MI TRABAJO

A PRAXEDES SINACA, MARIO, SAUL Y HECTOR POR SU AYUDA EN EL CAMPO

A TODOS MIS AMIGOS DEL LABORATORIO DE POBLACIONES Y COMUNIDADES TROPICALES

FINALMENTE, A LA DIRECCION GENERAL DE ASUNTOS DEL PERSONAL ACADEMICO POR LA BECA QUE ME OTORGARON

INDICE GENERAL

pág.

1.0. RESUMEN.....	1
2.0. INTRODUCCION.....	3
3.0. ANTECEDENTES.....	7
3.1. Hipótesis de equilibrio.....	7
3.2. Hipótesis de desequilibrio.....	8
3.3. Estructuración de las comunidades en equilibrio.....	10
a) Hipótesis basadas en la dinámica de claros.....	13
b) Papel de los enemigos naturales en la coexistencia de especies.....	17
c) Régimen de perturbación y coexistencia de especies.....	18
d) Variación temporal y coexistencia de especies ....	19
3.4. Estructuración de las comunidades basada en el desquilibrio.....	20
a) Comunidades en deriva.....	20
b) Fluctuaciones ambientales y coexistencia.....	21
c) Catástrofes y coexistencia.....	21
3.5. Evidencias de equilibrio y desequilibrio.....	22
3.6. Demografía y dinámica poblacional de <u>Astrocaryum</u> <u>mexicanum</u> .....	25
a) Patrones demográficos.....	25
b) Dinámica poblacional.....	26
4.0. ESPECIE DE ESTUDIO, LOCALIDAD DE ESTUDIO Y METODO....	28
4.1. Especie de estudio.....	28
4.2. Localidad de estudio.....	29
4.3. Método.....	32
a) Factores denso-independientes.....	34
i) Índice ponderado de la altura media del dosel.....	34
ii) Edad de perturbación.....	36
b) Factores denso-dependientes.....	36
i) El vecindario de una palma.....	36
ii) Densidad por area.....	36
4.4. Estandarización de los datos.....	37
4.5. Índice de Morisita.....	39
4.6. Análisis Estadístico.....	40

5.0. RESULTADOS.....	41
5.1. Patrones demográficos generales.....	41
a) Estructura de edades.....	41
b) Patrón de distribución.....	43
c) Patrón de mortalidad.....	45
d) Patrón de fecundidad.....	49
e) Patrón de crecimiento.....	49
5.2. Efectos de la dinámica de claros sobre la población de <u>Astrocaryum mexicanum</u> .....	52
a) Estructura del dosel.....	52
i) Heterogeneidad del dosel.....	52
ii) Edad de regeneración.....	52
b) Efectos de la heterogeneidad del dosel sobre la población de <u>Astrocaryum mexicanum</u> .....	56
i) Reclutamiento.....	56
ii) Mortalidad.....	56
iii) Crecimiento .....	60
iv) Fecundidad.....	61
v) Densidad.....	63
5.3. Efecto de la densidad en los patrones demográficos de <u>Astrocaryum mexicanum</u> .....	67
i) Reclutamiento.....	67
ii) Mortalidad.....	69
iii) Crecimiento.....	69
iv) Fecundidad.....	69
v) Dinámica poblacional.....	70
5.4. Crecimiento poblacional.....	72
6.0 DISCUSION.....	77
6.1. Efectos de la formación de claros en la dinámica poblacional de de <u>Astrocaryum mexicanum</u> .....	77
a) Mortalidad.....	79
b) Crecimiento.....	83
c) Reclutamiento.....	85
d) Fecundidad.....	86
6.2. Efectos de la densidad en la dinámica poblacional de <u>Astrocaryum mexicanum</u> .....	87
6.3. Dinámica poblacional.....	89
6.4. Consideraciones finales.....	91
7.0 BIBLIOGRAFIA.....	95

## 1.0. RESUMEN

El presente trabajo es la continuación de una serie de estudios sobre la ecología de poblaciones de Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae), una especie abundante en el sotobosque de la selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Estos estudios se han venido realizando a partir de 1975 (Piñero et al., 1977; Piñero y Sarukhán 1982; Sarukhán, 1978, 1980; Sarukhán et al. 1985; Martínez-Ramos et al. 1988a, 1988b y 1989) y han documentado la dinámica poblacional de la especie en sitios que representan variaciones ambientales de la selva a una escala de 600 m<sup>2</sup>.

Este trabajo tuvo la finalidad de: i) cuantificar la tasa de crecimiento de la población de A. mexicanum para un período de 8 años a una escala de 2 ha y ii) evaluar el efecto de factores denso-dependientes y denso-independientes en la dinámica poblacional de esta especie. Estos son puntos relevantes para ponderar la importancia de las hipótesis de equilibrio y desequilibrio que constituyen el marco conceptual usado como base para explicar el mantenimiento de la diversidad de las selvas húmedas.

Los datos usados para cubrir los objetivos anteriores se obtuvieron a partir de dos censos de la población de palmas juveniles (0.5 a 1.30 m de longitud del tallo) y adultas (> de 1.3 m de longitud del tallo) encontradas en una parcela permanente de observación de 2 ha. El primero censo se realizó en el período 1982-1985 (R. Dirzo, G. Ibarra, M. Martínez-Ramos y J. Núñez-Farfán datos no publicados) y el segundo en 1990. Se obtuvo el crecimiento de la población en 8 años. Las variables demográficas analizadas fueron la tasa per capita de crecimiento, mortalidad y fecundidad. Se exploró el efecto de la heterogeneidad ambiental generada por la dinámica de claros y la densidad poblacional sobre dichas variables.

Los resultados sugieren que en la población de A. mexicanum está operando un mecanismo regulación denso-dependiente, principalmente sobre la población de palmas juveniles. La tasa de crecimiento de estas palmas por unidad de superficie de 25 m<sup>2</sup> decrece de manera significativa con la densidad inicial. También se encontró evidencia de que la dinámica de formación de claros juega un papel importante en determinar la abundancia de esta especie en nuestro sitio de estudio. La dinámica del dosel incrementa el reclutamiento de las palmas juveniles a la población adulta, la mortalidad, el crecimiento y la reproducción de los individuos.

Actualmente la población de A. mexicanum se encuentra en una fase de crecimiento dentro de la parcela de 2 ha. El incremento anual de la población de palmas juveniles fué de 1.3% y aquel de los adultos fué de 0.84%. Estas tasas representaron un incremento neto en el período de estudio del 11% y 7% para juveniles y adultos respectivamente.

Si bien, la población A. mexicanum está sujeta a la acción de fenómenos de naturaleza denso-dependiente con el

potencial de regular su crecimiento poblacional, tal regulación parece no ser lo suficientemente fuerte para llevar a la población a un punto de equilibrio a corto plazo. Se propone que disturbios a gran escala que ocurren esporádicamente pueden estar alejando a las poblaciones de sus densidades de equilibrio.

## 2.0. INTRODUCCION

Uno de los puntos centrales en el desarrollo de la teoría ecológica ha sido el tratar de explicar el mantenimiento de la diversidad en las comunidades. Aunque la búsqueda de factores que puedan explicar la estructura y dinámica de las poblaciones ha sido intensa en las últimas décadas (Denslow 1987) aun existe mucha discusión sobre el o los mecanismos que determinan los tamaños poblacionales y por lo tanto la diversidad en una comunidad.

Gran parte de los trabajos que con éste fin se han desarrollado se han concentrado en esclarecer la controversia que existe entre las hipótesis que proponen que las comunidades se encuentran en un estado de equilibrio y las que proponen que se encuentran libres de fuerzas reguladoras. El estado de equilibrio en una comunidad implica que el crecimiento poblacional de cada especie debe estar limitado por factores denso-dependientes o frecuente-dependiente que impidan la exclusión competitiva entre las especies (Hubbell y Foster 1986b). Así, la tasa de sobrevivencia disminuye al aumentar la densidad poblacional (denso-dependencia) o bien las especies más comunes muestran un menor éxito reproductivo per capita que las especies raras (frecuencia-dependencia). En contraste, una comunidad en desequilibrio carece de mecanismos regulatorios de manera que los cambios en la composición de especies son el resultado de eventos aleatorios, históricos y

biogeográficos. Según Hubbell y Foster (1986b) una comunidad en equilibrio tiene una estabilidad colectiva, esto es, si hay un evento de perturbación la comunidad tiende a regresar a su estado inicial. Por lo tanto la abundancia de especies permanecerá relativamente constante en el tiempo. Contrariamente, una comunidad en desequilibrio carece de esta estabilidad, y la abundancia de especies nunca es constante.

Evaluar la intensidad de las fuerzas de equilibrio no es un problema trivial ya que la mayoría de las comunidades están sujetas a perturbaciones continuas (fuerzas denso-independientes) que las alejan de un estado de equilibrio aun cuando estén actuando fuertes mecanismos reguladores (Hubbell y Foster 1990). Sin embargo, es importante evaluar la intensidad con la que los factores denso-dependientes estabilizan las poblaciones y por tanto las comunidades (Hubbell y Foster 1987, 1990).

Dentro de este contexto ha habido particular interés en explicar el mantenimiento de la alta diversidad de especies arbóreas en los bosques tropicales (Leigh 1990). Sin embargo, la gran longevidad de la mayoría de los árboles tropicales presentan un problema práctico en esta materia. Esto ha resultado en extrapolaciones de datos obtenidos a corto plazo, y en pocos casos, a estudios a largo plazo (Hubbell y Foster 1983, 1986b, 1990; Clark y Clark 1987; Alvarez-Buylla 1986).

En las selvas, uno de los factores denso-independientes que podrían ejercer un control importante sobre las poblaciones es la caída de ramas y árboles que forman claros en el dosel, aumentando la disponibilidad de algunos recursos pero actuando también como agentes de mortalidad (Martínez-Ramos 1985).

Los factores denso-dependientes quedarían implícitos si el aumento de la densidad de las poblaciones produjera una reducción en las tasas de sobrevivencia y/o fecundidad en esas mismas poblaciones.

Estudios demográficos se pueden utilizar para probar las hipótesis de equilibrio a través de la búsqueda de mecanismos de regulación denso-dependiente en las poblaciones. A nivel comunitario esta tarea resutaría extremadamente compleja, sin embargo, se pueden elegir especies abundantes y de amplia distribución como primeras aproximaciones de estos trabajos.

Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae) es un excelente sujeto de estudio para buscar evidencias de fenómenos denso-dependientes, ya que, presenta una amplia distribución y una elevada densidad poblacional en el sotobosque de la selva de Los Tuxtlas. Se han reportado tamaños poblacionales (incluyendo plántulas y palmas adultas) que van desde los 950 a 4350 individuos por ha (Sarukhán 1978).

El presente trabajo pretende continuar con una serie de estudios sobre la demografía de A. mexicanum que se han venido realizando desde 1975 en sitios que representan

variaciones ambientales a una escala de 600 m<sup>2</sup> (Piñero et al. 1977, 1984; Piñero y Sarukhán 1982; Sarukhán 1978, 1980; Sarukhán et al. 1985; Martínez-Ramos et al. 1988a, 1988b, 1989) y tiene como objetivos principales: i) Cuantificar la tasa de crecimiento de la población de A. mexicanum en 2 ha de estudio. A esta escala se incluye un mayor rango de variación ambiental así como un tamaño de muestra mayor que los considerados en los estudios realizados con anterioridad. ii) Evaluar la intensidad de las fuerza de regulación que actuan sobre la población adulta de A. mexicanum en relación a las fuerzas denso-independientes producto de la dinámica de claros. Es mediante la comprensión de los procesos que determinan la abundancia relativa de las especies que se podrá distinguir entre las hipótesis alternativas de equilibrio y desequilibrio.

### 3.0. ANTECEDENTES

La Teoría Ecológica se ha centrado en los últimos años en tratar de explicar algunas propiedades intrínsecas de las comunidades como la riqueza, diversidad y los patrones de variación espacial y temporal de las especies. (Crawley 1986).

La mayor parte del trabajo realizado se encuentra influenciado por dos grandes corrientes de pensamiento. La primera supone que la estructura de las comunidades se encuentra en o cerca de un estado de equilibrio mientras que la segunda ha mantenido que la estructura de las comunidades se encuentra en un estado de desequilibrio.

#### 3.1. HIPOTESIS DE EQUILIBRIO

Según Chesson y Case (1986) la Teoría Clásica de Competencia es la principal teoría que propone que la estructura de las comunidades se encuentra en equilibrio.

Esta teoría considera como única y principal fuerza estabilizadora de las comunidades a la competencia (Hutchinson 1959 en Chesson y Case 1986). La coexistencia se da si i) existe un número de recursos limitantes igual al número de especies del sistema y ii) cada especie es lo suficientemente distinta en el rango de recursos que utiliza. Para que esto ocurra cada especie debe limitar el crecimiento de su población por competencia intra-específica

más de lo que limita el crecimiento de las otras, disminuyendo el riesgo de exclusión competitiva (Chesson y Case 1986). Así, bajo este esquema, se espera que las especies con nichos restringidos y no sobrelapados sean favorecidos en el curso de la evolución.

Las ideas anteriores sugieren que las especies que componen a una comunidad se encuentran en puntos de equilibrio poblacional estable. Por lo tanto la composición de especies permanece constante a lo largo del tiempo (Connell 1978) y el sistema adquiere alta resiliencia a las perturbaciones. Esto significa que la historia, los factores azarosos y las perturbaciones ambientales juegan un papel mínimo en determinar la estructura de la comunidad siendo esta estructura altamente predecible (Chesson y Case 1986).

Por el contrario si no existen mecanismos reguladores de la población y las fluctuaciones o cambios poblacionales juegan un parte importante en la dinámica poblacional, se habla de una teoría de desequilibrio.

### 3.2. HIPOTESIS DE DESEQUILIBRIO

Las hipótesis de desequilibrio comprenden una serie de ideas que consideran a los factores denso-independientes y azarosos (eventos de perturbación natural) como los principales factores que determinan la estructura de las comunidades.

Una de estas ideas propuestas por Hubbell y Foster (1986b, 1987) sugiere que:

i) No hay factores estabilizadores intrínsecos en la comunidad que tiendan a mantener la integridad del conjunto taxonómico a través del tiempo. Es decir, la composición de especies no muestra una tendencia a recuperarse después de un evento de perturbación.

ii) La composición de especies está determinada en gran medida por el azar y por la inmigración y extinción local de especies. Así, la diversidad de la comunidad depende de la magnitud de la tasa con la que especies ecológicamente similares se eliminan competitivamente comparada con la magnitud de la tasa de inmigración de nuevas especies.

iii) Muchas especies tropicales son ecológicamente idénticas, haciendo impredecibles las interacciones competitivas y retardando la exclusión. Bajo estas suposiciones son las especies generalistas las que se ven favorecidas en el curso de la evolución.

Ambos enfoques de equilibrio o de desequilibrio presuponen que la competencia es un proceso determinante en una comunidad. Sin embargo, las teorías de desequilibrio no suponen una competencia entre pares de especies únicamente, sino una competencia difusa entre especies ecológicamente similares.

### 3.3. ESTRUCTURACION DE LAS COMUNIDADES BASADA EN EL EQUILIBRIO

Los modelos que predicen un estructura de la comunidad en equilibrio, suponen que para mantener la estabilidad del

sistema cada especie en la comunidad debe limitar su crecimiento más que el de sus competidores (Hubbell y Foster 1986b).

Desde los trabajos de Verhulst en la primera mitad del siglo XIX (Bellows 1981) se ha observado que las poblaciones biológicas están reguladas por factores denso-dependientes, es decir, hay incrementos en la mortalidad y/o disminución en el crecimiento y fecundidad a medida que la densidad de esa misma población aumenta. Esto implica que las poblaciones están sujetas a mecanismos de retroalimentación negativa (si ocurre lo contrario, es decir, si hay un mayor crecimiento y fecundidad entre mayor sea la densidad poblacional, habrá un mecanismo de retroalimentación positiva o un fenómeno de denso-dependencia positiva) que limitan su crecimiento poblacional (Bellows 1981, Silvertown 1982).

Una de los métodos generalmente empleados para evidenciar fenómenos de denso-dependencia en poblaciones vegetales, es realizar comparaciones entre los parámetros demográficos de individuos en sitios con diferente densidad poblacional. Ejemplos de este tipo de trabajos son los de Symonides (1983a y b) con Erophila verna (citados en Silvertown 1982). Un segundo enfoque ha sido el utilizar los cambios de los patrones de distribución espacial a lo largo del tiempo como evidencias de efectos de denso-dependencia (Pielou 1961, 1962; Kitamoto 1972; Hutchings 1978 en Antonovics y Levin 1980). Sin embargo, uno de los efectos

más importantes del aumento de la densidad poblacional, es el incremento en intensidad de la competencia entre individuos de la misma especie. En organismos sésiles, como las plantas, esto ocurre principalmente entre individuos cercanos (Hubbell et al. 1990) y por lo tanto la densidad que experimenta un individuo está representada por el número, tamaño y proximidad de los vecinos (Antonovics y Levin 1980, Hubbell et al. 1990). Recientemente, algunos estudios de denso-dependencia en sistemas naturales han seguido esta línea. Por ejemplo, Pacala y Silander (1985) desarrollaron un modelo de poblaciones de plantas en el que el desempeño de un individuo está en función del número e identidad de los vecinos, definidos como los individuos dentro un círculo de radio fijo a partir de esa planta. Así, los parámetros demográficos de fecundidad, sobrevivencia, germinación y mortalidad de una planta de una especie particular en un sitio son funciones del número de individuos cercanos de esa especie. Dichas funciones se calculan por regresiones de datos experimentales por lo que es posible proyectar el desempeño de cada individuo de la población a lo largo del tiempo dependiendo de su vecindario (Pacala 1989).

Antonovics y Levin (1980) hicieron una revisión detallada de estudios descriptivos de denso-dependencia en sistemas naturales. En particular, numerosos ejemplos a nivel de plántulas y semillas pueden encontrarse en Howe y Smallwood (1982), Connell et al. (1984) y Clark y Clark (1984).

Desafortunadamente, la evidencia de efectos densodependientes obtenida de mapeos, espaciamiento y comparación de sitios puede confundirse con efectos microambientales. Por lo tanto para una cuantificación más formal de los efectos de densidad poblacional se requiere de la manipulación de la densidad en poblaciones naturales. Varios trabajos experimentales de incrementos y decrementos de densidades están citados en Harper (1977).

La mayor parte de los avances conceptuales en esta línea provienen de sistemas experimentales y agrícolas en monocultivo como los trabajos de Kira et al. (1953), Yoda et al. (1963), White y Harper (1970), White (1980) (citados en Silvertown 1982). En ellos se ha mostrado que la densodependencia puede afectar drásticamente la mortalidad, crecimiento y rendimiento reproductivo de los individuos y por lo tanto juega un papel importante en la dinámica de las poblaciones y pueden constituir una explicación parcial al mantenimiento de la diversidad en las comunidades vegetales.

Desde el punto de vista de la Teoría Clásica de Competencia los bosques tropicales son concebidos como sistemas estables en equilibrio taxonómico. Debido al clima benigno, las especies han coevolucionado a partir de interacciones competitivas que han resultado en una diferenciación de nicho, de tal forma que la coexistencia se da cuando las especies son suficientemente diferentes en el

rango de recursos que utilizan. Esto da lugar, a través de un largo período de tiempo, a una repartición muy fina de los recursos y por lo tanto a un alto grado de especialización lo que permite la coexistencia de gran número de especies (Ashton 1969 tomado de Hubbell y Foster 1986b y 1987).

Numerosas hipótesis de equilibrio se han propuesto para explicar el mantenimiento de la riqueza de especies arbóreas en bosques tropicales.

a) Hipótesis basadas en la dinámica de claros

La alta frecuencia de formación de claros en los bosques húmedos y el hecho de que gran número de especies requieran de claros para su regeneración (Hartshorn 1978) han producido una serie de hipótesis que reconocen a los mecanismos de perturbación natural (producto de la caída de árboles o partes de árboles que forman claros en el dosel) como un factor importante en determinar la estructura y dinámica en las selvas (Aubréville 1938, Richards 1952, Hartshorn 1978, 1980, Denslow 1980, 1987, Martínez-Ramos 1985, 1988b).

En 1975 Whitmore propuso un modelo de remplazamiento de árboles en selvas húmedas que llamó "ciclo de crecimiento del bosque" en el que reconoció tres fases: una fase de claro, en la que se produce el disturbio; una fase de construcción en la que los claros son colonizados a través de un proceso de sucesión sea por árboles jóvenes ya

presentes en el sitio o por individuos que germinan una vez abierto el claro y finalmente, una fase de madurez en la que la mayoría de los árboles demandantes de luz han muerto. Más tarde consideró una cuarta fase degenerativa en la que los árboles alcanzan la senectud (Whitmore 1989). Esta última fase es destruida fácilmente por factores externos y es remplazada generalmente por especies propias de la fase de madurez. Así, el bosque está constituido por un mosaico de parches que representan diferentes fases del ciclo de regeneración (Whitmore 1975, Martínez-Ramos 1985). Cada parche tiene una edad sucesional particular y consecuentemente diferentes condiciones lumínicas, de temperatura, disponibilidad de nutrientes y humedad (Denslow 1987) y por lo tanto tiene diferente composición de especies (Whitmore 1989).

El porcentaje de bosque que presenta cada una de las fases anteriores depende de la tasa de apertura de claros o perturbación específica del bosque mismo. (Whitmore 1975 Martínez-Ramos et al. 1989).

En el contexto de la dinámica de perturbación natural algunos autores (Ricklefs 1977, Hartshorn 1980, Denslow 1980, Orians 1982, Pickett 1983) han tratado de explicar la alta diversidad de especies arbóreas en los trópicos siguiendo las ideas de la Teoría Clásica y por lo tanto las hipótesis de equilibrio. Han concebido el mosaico de regeneración como un gradiente de recursos que varía en el espacio y el tiempo. Estos recursos se reparten por

interacciones entre las semillas, plántulas y juveniles de diferentes especies que se establecen en el sotobosque y los claros; cada especie tiene un nicho de regeneración (sensu Grubb 1977) restringido y específico.

Ricklefs (1977) propone que el gradiente creado, a nivel del suelo, por factores físicos tales como la intensidad solar, temperatura, disponibilidad de nutrientes y agua entre claros y sitios cerrados resulta en una mayor heterogeneidad ambiental para el establecimiento de plántulas en los trópicos que en zonas templadas.

La coexistencia se da como producto de la repartición de recursos al operar mecanismos competitivos entre las especies durante las primeras etapas de establecimiento. Esto es, esta hipótesis predice el aumento de la diversidad por procesos de desplazamiento competitivo o diferenciación de nicho de regeneración.

Hartshorn (1980) explica la coexistencia de especies basado en la naturaleza impredecible de los claros, según él los principales factores que determinan que especies colonizan un claro son: el momento de la ocurrencia del claro, proximidad y dispersión de semillas, tamaño del claro, condiciones del sustrato y factores denso-dependientes y relaciones planta-herbívoro. Esta es una hipótesis que no predice un situación de equilibrio, ni diferencia entre las especies para explicar su coexistencia.

Siguiendo la misma línea de Ricklefs, Denslow (1980), supone que el establecimiento y crecimiento de plántulas está asociado principalmente al tamaño de los claros, siendo la cantidad y duración de la radiación incidente el principal factor limitante (Denslow 1980, 1987). Las especies arbóreas, según ella, pueden ordenarse a lo largo de un continuo con base en el tamaño de claro que requieren para su establecimiento y desarrollo. Sugiere que algunas características morfológicas, fisiológicas y de historia de vida de los árboles se presentan como una respuesta adaptativa a esta diferente disponibilidad de luz. Así, en una comunidad, las especies que se establecen en claros del tamaño más frecuente serán las mejor representadas.

Orians (1982) sugirió que la heterogeneidad ambiental existente dentro de los claros genera la riqueza florística de las selvas húmedas. Propuso que la zona de la raíz, tallo y copa de un árbol caído propicia diferentes condiciones para la incorporación de nutrientes, competencia por raíces e incidencia de luz. Las condiciones también varían dependiendo del tipo y tamaño de árbol que cree el claro. Algunas características fenotípicas de semillas y plántulas permiten mejores adaptaciones a las diferentes condiciones de cada zona y por lo tanto sobreviven y crecen mejor en una zona particular de un claro.

Pickett (1983) concibe la dinámica de los bosques tropicales como un proceso de creación y colonización de claros, en el que las especies responden principalmente al tamaño de los claros. La coexistencia de especies esta determinada por la frecuencia en espacio y tiempo de formación de claros de diferentes tamaños, acoplado al proceso de colonización que depende entre otras cosas de la variación temporal de floración, fructificación y dispersión de propágulos de las especies.

b) Papel de los enemigos naturales en la coexistencia de especies

Por otro lado Janzen (1970) y Connell (1971) propusieron que algunos depredadores (herbívoros y patógenos principalmente) actúan intensamente sobre la progenie cercana al árbol adulto pudiendo actuar como un factor importante en el mantenimiento de la alta diversidad de especies arbóreas en los trópicos. Connell predijo una mortalidad mayor de semillas y plántulas bajo la copa de los adultos debido a la acción de los herbívoros que se alimentan de los padres, es decir, formuló una hipótesis basada en la distancia. Janzen propuso que los depredadores actúan con mayor intensidad cerca de los adultos donde la densidad inicial es mayor, esto es, formuló un hipótesis basada en la densidad. Aún cuando algunos trabajos sobre semillas y plántulas apoyan esta hipótesis (Clark y Clark 1984, Augspurger 1984) las evidencias no son contundentes.

Connell et al (1984) hace una revisión de algunos trabajos que intentan probar estas ideas. De 26 casos estudiados en los que se trata de probar la hipótesis de distancia, la hipótesis de densidad o ambas 14 aceptaron las hipótesis y 12 las rechazaron. En su propio trabajo estas hipótesis se aceptan sólo para algunas especies siendo la hipótesis de densidad la que se apoya más fuertemente. Es claro que estos mecanismos son un factor importante en determinar la dinámica de las poblaciones vegetales, sin embargo, es evidente que no son los únicos.

c) Régimen de perturbación y coexistencia de especies

Otro mecanismo de mantenimiento de diversidad en comunidades vegetales fué propuesto por Connell en 1978 y supone que la caída de árboles genera la mayor diversidad cuando el régimen de perturbación es intermedio y por lo tanto todas las fases dinámicas del bosque están bien representadas. Aún cuando aplicó el término de no-equilibrio a este modelo ya que los disturbios actúan de tal forma que impiden la dominancia de especies altamente competitivas, si el régimen de perturbaciones es en algún grado predecible sería, como las anteriores, una hipótesis que predice un equilibrio estable y una diferenciación de nicho. (Hubbell y Foster 1986b). Sin embargo, este mecanismo no explica las diferentes densidades que las comunidades templadas presentan con respecto a las comunidades tropicales, donde

pueden existir regímenes de apertura de claros similares a los que ocurren en las selvas (Runkle 1982).

#### d) Variación temporal y coexistencia de especies

Otras ideas están basadas en una repartición temporal de nicho. Chesson y Warner (1981) crearon un modelo aleatorio para dos especies que compiten por un recurso limitante. En su modelo la exclusión puede prevenirse si i) las condiciones ambientales varían y promueven fluctuaciones en las tasas de reclutamiento y ii) si los adultos son capaces de sobrevivir a los períodos de bajo reclutamiento, de tal forma que las poblaciones no declinen grandemente durante estos períodos. Este modelo está basado en el modelo de lotería de Salé (1977). Una vez abierto un espacio para la colonización la ocupación de dicho espacio es azarosa. Así, las especies compiten por un espacio a través de la producción de fases de dispersión y la probabilidad de que un individuo de una especie ocupe un sitio está determinada por la proporción de fases de dispersión que sobrevivan al estadio de establecimiento. En sistemas multiespecíficos la condición para la coexistencia es que cada especie tenga un período en el que su reclutamiento sea mayor que el promedio de la comunidad (Warner y Chesson 1985).

### 3.4. ESTRUCTURACION DE LAS COMUNIDADES BASADA EN EL DESEQUILIBRIO

Igualmente en el contexto del desequilibrio se han propuesto numerosas hipótesis que explican la coexistencia de especies arbóreas tropicales.

#### a) Comunidades en deriva

Hubbell (1979) propuso que la comunidad de árboles en los bosques tropicales se encuentra en desequilibrio taxonómico aunque el número de especies permanece constante.

Dado que el vecindario de árboles tropicales es altamente impredecible en el espacio y tiempo (Hubbell y Foster 1986b) es muy probable que las especies estén sujetas a una competencia difusa que favorezca la selección de especies generalistas más que la de especialistas en cuanto a sus requerimientos de regeneración (Hubbell y Foster 1986a, 1986b y 1987). Propuso, también, la existencia de amplios grupos de especies o gremios especializados en ocupar claros o sitios maduros, el dosel o el sotobosque y condiciones topográficas y edáficas particulares. Sin embargo, dentro de estos gremios la composición de especies se debe al azar y el número de especies a un balance entre las inmigraciones y extinciones locales (Hubbell y Foster 1983). Por lo tanto, el remplazamiento de árboles dependerá principalmente del sitio donde el claro se abra y de la disponibilidad de semillas, plántulas y juveniles supresos en ese momento más que de las características morfológicas y

fisiológicas de los individuos para regenerar en condiciones particulares de un claro.

La coexistencia se da porque el tiempo para la eliminación competitiva entre especies ecológicamente similares es muy largo. Esta eliminación se debe a factores azarosos principalmente (Hubbell y Foster 1986b).

#### b) Fluctuaciones ambientales y coexistencia

Huston (1979) propuso que cuando la tasa de desplazamiento competitivo se reduce los períodos de coexistencia se alargan. Su teoría esta basada en competencia intermitente por reducciones periódicas de densidad acopladas a fluctuaciones ambientales. Esto reduce la frecuencia de competencia intensa y por lo tanto la velocidad con que las especies se eliminan. En esta teoría la coexistencia no depende de diferencias entre las especies ni predice estabilidad.

#### c) Catástrofes y coexistencia

Los bosques también pueden estar afectados por perturbaciones más severas que las causadas por la dinámica de perturbación natural o los cambios climáticos estacionales. Por ejemplo, Garwood et al. (1979) han demostrado que en Panamá los terremotos causan deslaves manteniendo proporciones considerables de terreno en estado sucesional. Otros eventos cuya importancia ecológica es considerable son los ciclones y huracanes (Webb 1958;

Whitmore 1974). Crow (1980) asocia períodos de rápida acumulación de biomasa y area basal, así como un incremento de la diversidad de especies a períodos de disturbios severos causados por tormentas tropicales en El Verde, Puerto Rico.

### 3.5. EVIDENCIAS DE EQUILIBRIO Y DESEQUILIBRIO

Buscando evidencias que esclarezcan la controversia entre las hipótesis de equilibrio y desequilibrio se ha tratado de probar en que medida las fuerzas denso-dependientes a través de competencia intraespecífica tienden a estabilizar las comunidades vegetales tropicales y por otro lado se han tratado de encontrar diferencias en los nichos de regeneración.

Así, Hubbell y Foster (1986b) relacionando la densidad de juveniles con respecto a adultos de la misma especie encontraron que de las 48 especies más comunes en la Isla de Barro Colorado, Panamá el 52% no presentan mecanismos de denso-dependencia, en el 44% se encontró denso-dependencia (aunque sólo en Trichilia tuberculata el efecto fue pronunciado) y el 4% presento denso-dependencia positiva.

Igualmente, Núñez-Farfán y Dirzo (1988) encontraron diferencias en la estructura y composición florística de la zona de la raíz y copa en claros en Los Tuxtlas. Además encontraron una sobrevivencia diferencial en ambas zonas. Así, Cecropia obtusifolia presenta una sobrevivencia mayor en la zona de la copa que en la zona de la raíz mientras que

la sobrevivencia de Helicarpus appendiculatus fue mayor en la zona de la raíz. Brokaw (1987) encontró que algunas especies tienen preferencias por un tamaño específico de claro.

Por otro lado y apoyando las ideas de no-equilibrio Hubbell y Foster (1986a), en un estudio detallado de la distribución de la regeneración de 81 especies del dosel en Barro Colorado en relación a claros, bordes de claros y el interior del bosque encontraron que el 70% no tiene requerimientos de regeneración particulares. Por lo tanto, no encontraron evidencias de un alto grado de especialización en nichos de regeneración, sin embargo, si encontraron especialistas en condiciones topográficas particulares (Hubbell y Foster 1983).

A nivel de semillas (Vasquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984) han encontrado que para muchas especies de larga vida, la germinación es independiente de las condiciones del parche. Para plántulas y juveniles se ha encontrado mejor crecimiento y sobrevivencia en claros (Augspurger 1984, Brokaw 1985, Popma y Bongers 1988).

Los resultados obtenidos hasta el momento sugieren que la coexistencia de especies en los bosques tropicales se debe a una combinación de varios de los mecanismos expuestos con anterioridad, que envuelven tanto proceso de equilibrio como de desequilibrio. Es importante, sin embargo, determinar cuál es la importancia cuantitativa de las fuerzas que tienden a mantener el equilibrio en las

comunidades con respecto a las fuerzas denso-independientes aleatorias como las perturbaciones ambientales.

Si las comunidades están sometidas en gran medida a fuerzas que tienden a mantener un estado de equilibrio, las poblaciones vegetales deben exhibir fuertes auto-inhibiciones en la regeneración, cuando una especie sea abundante deben actuar procesos denso-dependientes que reduzcan el crecimiento poblacional localmente. Si por el contrario las fuerzas de desequilibrio son preponderantes no debe haber relación alguna entre la abundancia y el crecimiento poblacional (Hubbell y Foster 1987).

A través del análisis de patrones demográficos de los ciclos de vida completos de especies abundantes se puede documentar la existencia de factores denso-dependientes y su efecto en la dinámica poblacional (Hubbell y Foster 1987; Martínez-Ramos 1988b). Dado que los parámetros demográficos pueden cambiar de un parche a otro, es importante que estos análisis se lleven a cabo en el contexto del mosaico de regeneración natural del bosque (Martínez-Ramos 1988b).

También es importante que los estudios de esta naturaleza se realicen en áreas considerablemente grandes y a largo plazo. Algunos ejemplos de trabajos de este tipo son los de Hubbell y Foster (1983, 1986a, 1986b, 1987, 1990) en la Isla de Barro Colorado, Panamá; Clark y Clark (1987) con Dypterix panamensis (Leguminosae) en La Estación Biológica La Selva, Costa Rica y en Los Tuxtlas, Veracruz con Astrocaryum mexicanum (Palmae) donde se han realizado

numerosos estudios poblacionales con esta palma a partir de 1975 (Piñero et al. 1977 y 1984; Piñero y Sarukhán 1982; Sarukhán 1978 y 1980; Sarukhán et al. 1984 y 1985; Martínez-Ramos et al. 1988a, 1988b y 1989), los cuales constituyen un marco de referencia para el presente trabajo.

### 3.6. DEMOGRAFIA Y DINAMICA POBLACIONAL DE Astrocaryum mexicanum.

Los estudios anteriormente mencionados han documentado la demografía de la población de Astrocaryum mexicanum en 6 sitios permanentes de observación de 600 m<sup>2</sup>, establecidos en 1975. Estos sitios presentan diferentes densidades poblacionales y representan variaciones ambientales en la fase madura del bosque. En 1977 se establecieron dos sitios más (de 600 m<sup>2</sup>) en claros.

#### a) Patrones demográficos

Estos estudios han mostrado que: i) La sobrevivencia basada en la estructura de edades (asumiendo estabilidad) muestra un patrón con muy poca mortalidad en los estadios reproductivos y sobrevivencia baja en los estadios tempranos (Sarukhán 1978, 1980). ii) El crecimiento varía con la edad de los individuos de 1.5 a 6.5 cm por año de plántulas a palmas maduras. Esto equivale a una producción promedio de hojas de 0.5 a 2.3 hojas por año respectivamente (Sarukhán et al. 1984). iii) La fecundidad individual muestra un incremento inicial seguido de valores constantes después que las las palmas alcanzan 70 años de edad (Piñero 1984) y

depende de la edad de los individuos, su posición en el bosque y en el año de estudio (Piñero y Sarukhán 1982). La biología floral también ha sido documentada (Burquez et al. 1987).

La población de la palma A. mexicanum exhibe propiedades demográficas diferentes en claros y sitios maduros. Las principales diferencias son: a) Supervivencia. La depredación de frutos en la fase anterior a la dispersión es dos veces mayor en sitios maduros que en claros b) Crecimiento. Los estadios juveniles crecen más rápido en claros que en sitios maduros c) Reproducción. La probabilidad de reproducción y el rendimiento reproductivo en palmas maduras se ve favorecido en claros. (Martínez-Ramos et al. 1988b).

b) Dinámica poblacional

Sin embargo, uno de los principales aportes de estos trabajos ha sido el desarrollo de un modelo matricial de la dinámica de la población incluyendo la información de los primeros cuatro años de estudio. Este modelo supuso valores demográficos constantes a través del tiempo y estabilidad. Predijo una tasa promedio anual de crecimiento de la población de 0.46%, (Piñero et al. 1984). En estudios posteriores, incluyendo datos obtenidos durante 10 años en los sitios arriba mencionados, se obtuvo una tasa anual de crecimiento de la población de 1.2% (Martínez-Ramos et al. 1988b). En ese estudio también se desarrolló un modelo que incluyó los cambios que sufren los valores demográficos de

la palma en claros y la dinámica de apertura y cierre de claros en el dosel; el modelo predijo una tasa de crecimiento de la población de 1.1% (Martínez-Ramos et al. 1988b).

Recientemente Martínez-Ramos y colaboradores (manuscrito) desarrollaron un nuevo modelo para evaluar el papel de factores denso-dependientes actuando sobre la población de juveniles y encontraron que el tiempo para alcanzar el equilibrio es de aproximadamente 1000 años.

Aunque la demografía de A. mexicanum ha sido intensamente estudiada aun restan muchas preguntas por resolver. El presente trabajo pretende evaluar la intensidad de las fuerzas de regulación que actúan sobre la población adulta de A. mexicanum en relación a las fuerzas denso-independientes producto de la dinámica de claros. Lo anterior se realiza en un intento de comprender la naturaleza de los procesos que determinan la abundancia de la población de esta palma en Los Tuxtlas. El trabajo se realizó en dos hectáreas continuas de bosque que representan un tamaño de muestra mayor, así como un mayor rango de variación ambiental que los considerados en los estudios mencionados con anterioridad.

#### 4.0 LA ESPECIE DE ESTUDIO, EL SITIO DE ESTUDIO Y METODO

##### 4.1 LA ESPECIE DE ESTUDIO

Astrocaryum mexicanum Liebm (Palmae). Es una palma arborescente que alcanza hasta 8 m de altura a la base de la copa. Se distribuye desde Honduras hasta Veracruz, México donde alcanza su límite norte. (Piñero et al. 1984). En Los Tuxtlas se han reportado densidades que van de los 950 individuos a los 4350 individuos por hectárea, incluyendo desde plántulas hasta individuos maduros (Sarukhán 1978) y está abundantemente distribuida en todo el mosaico de regeneración (Martínez-Ramos et al. 1988b). Tiene un sólo meristemo de crecimiento en el ápice del tallo y su crecimiento es constante durante el año, lo mismo que la producción de hojas aunque esta última es diferente para juveniles y adultos (Piñero et al. 1984). Esto junto con el hecho de que las cicatrices foliares permanecen en el tronco permite saber cual es la edad de cada palma. (Sarukhán 1978, 1980; Martínez-Ramos et al. 1988a).

A. mexicanum es monoico. Produce de 1 a 5 inflorescencias por año, cada una con 26 flores femeninas y alrededor de 200 flores masculinas por cada flor femenina. Las flores masculinas maduran primero que las femeninas. Florece entre fines de marzo y finales de abril. Los frutos espinosos caen en abundancia en octubre y germinan 5 meses más tarde (Piñero et al. 1984).

Las palmas adultas representan el 50% del número total de árboles (mayores de 1 cm a la altura del pecho) del sotobosque y más del 30% de la cobertura foliar a este nivel (Piñero et al. 1977). Se ha observado que en sitios donde la abundancia y/o cobertura de esta palma son grandes la abundancia de otros árboles pioneros o no pioneros se modifica (Piñero et al. 1977; Sarukhán et al. 1985 y Martínez-Ramos et al. manuscrito). Esto sugiere que A. mexicanum juega un papel importante en determinar la estructura de la comunidad arborea en Los Tuxtlas.

#### 4.2. LOCALIDAD DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas del Instituto de Biología de la U.N.A.M. La estación se encuentra en la sierra de Los Tuxtlas, al sur del estado de Veracruz (Fig. 1). Está localizada a 95° 04' - 95° 09' de longitud y a 18° 34' - 18° 36' de latitud norte. Cubre una superficie total de 700 ha. (Estrada et al. 1985).

La sierra de Los Tuxtlas interrumpe la planicie costera del Golfo de México en dirección SE a NW. Es de origen volcánico y data del Terciario al Plio-Pleistoceno. El punto más alto de la sierra es el volcán San Martín con una altitud de 1700 m, su última erupción ocurrió en 1793. El sustrato consiste en rocas basálticas y andesíticas mezcladas con cenizas volcánicas. Los suelos derivados de este material muestran perfiles poco desarrollados y



Fig 1. Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas

contienen gran cantidad de materia orgánica (Chizón 1984). Son clasificados como andosoles vítricos (Tv 20-1bc FAO/UNESCO 1975 en Bongers et al. 1988).

El clima es calido húmedo con una precipitación anual de 4900 mm y una temperatura media anual de 27°C. Existe una temporada relativamente seca de Marzo a Mayo y una temporada de lluvias entre agosto y noviembre. (Estrada et al. 1985). Los nortes (desplazamientos de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte) afectan la región entre diciembre y febrero presentando vientos que llegan hasta los 100 km/h, reduciendo la temperatura hasta menos de los 15°C por períodos cortos. Estos vientos traen asociados fuertes lluvias que pueden contribuir hasta con el 30% de la precipitación anual total (Bongers et al. 1988).

La vegetación típica encontrada en la región de Los Tuxtlas en general es la Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández 1963) o Bosque Tropical Perennifolio (Rzedowsky 1978).

En Los Tuxtlas hay una compleja distribución espacial de las plantas tanto en sentido vertical como horizontal, que varía dependiendo del estadio regenerativo de la comunidad y sitio que se estudie. Se reportan para una hectarea 292 especies de plantas incluyendo árboles, arbustos, lianas, hepífitas y herbáceas. (Bongers et al. 1988). Ibarra (1985) encontró 210 especies de árboles en la estación. No obstante, la selva de Los Tuxtlas presenta baja densidad y diversidad arbórea si se compara con otras selvas

tropicales (Bongers et al. 1988). Los árboles dominantes alcanzan alturas de 30 a 40m (Estrada et al. 1985). La estructura de la comunidad se caracteriza por la dominancia relativa de la palma Astrocaryum mexicanum y Faramea occidentalis en el dosel bajo (<10 m de altura), Pseudolmedia oxyphyllaria y Quararibea funebris en el dosel medio (entre 10.1 y 20 m de altura) y Nectandra ambigens, Brosimum alicastrum, Poulsenia armata y Omphalea oleifera en el estrato más alto (>20 m de altura) (Ibarra 1985).

#### 4.3. METODO

Durante el período 1982-1985 se realizó un censo de una población de Astrocaryum mexicanum. (R. Dirzo, G. Ibarra, M. Martínez-Ramos y J. Núñez-Farfán, datos no publicados). El área de trabajo se estableció como un transecto de 110 m de ancho por 1800 m de largo, extendiéndose desde el borde hacia el interior del bosque. Este área se dividió en cuadros de 10 x 10 m quedando 18 filas de 11 cuadros cada una, anexando en un 19na fila 2 cuadros de 10 x 10 m para cubrir un área total de 2 ha. Cada cuadro quedó delimitado por 4 estacas metálicas, una en cada esquina (Fig. 4). En cada cuadro de muestreo se marcaron y localizaron en un mapa todas las palmas adultas (con una longitud del tallo mayor a los 1.3 m), y se les tomaron las siguientes medidas: altura total, altura a la base de la copa, longitud total y longitud a la base de la copa (Fig. 2). También se registraron todos los individuos adultos doblados y se contó

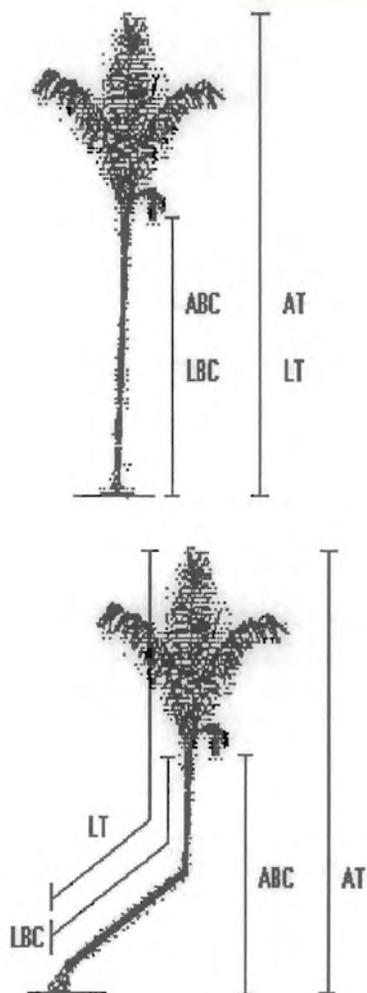


Fig 2. Diagrama de medidas tomadas para cada palma.  
 Individuo recto (fig. superior), individuo doblado (fig. inferior).  
 AT = altura total, ABC = altura a la base de la copa,  
 LT = longitud total, LBC = longitud a la base de la copa

el número de palmas "juveniles" (con una altura total mayor de 50 cm y menores de 1.3 m de longitud total) por cuadro. Esta categoría es diferente al estadio juvenil de Piñero et al. (1984).

En febrero y marzo de 1990 se hizo un censo de esta población. Se tomaron las mismas medidas para las palmas adultas y se contaron los juveniles por cuadro de muestreo. Se registraron los individuos que murieron durante este período, aquellos que se doblaron y a los que ingresaron a la categoría de adultos, es decir, las palmas que alcanzaron una longitud a la base de la copa de 1.3 m. Estas últimas se localizaron en el mapa original. Además se contó el número de infrutescencias por individuo como un estimador de la fecundidad anual (Piñero et al. 1984).

a) Factores denso-independientes

Se calcularon: i) un índice ponderado de la altura media del dosel y ii) la edad de perturbación, para cada uno de los 200 cuadros de muestreo

i) Índice ponderado de la altura media del dosel

Se calculó, para cada cuadro de muestreo, un Índice Ponderado del Dosel (IPD) según Ward y Parker (1989) siguiendo la ecuación:

$$IPD = \sum (W_1) (T_1) / 16$$

donde:  $W_1$  = peso de cada punto de observación y  $T_1$  = la categoría del dosel en cada punto. Como puntos de

observación se tomaron las cuatro esquinas, el punto medio de cada lado y el centro de cada cuadro de muestreo. Estos puntos se ponderaron con el fin de que cada uno tuviera una contribución equivalente en el área de estudio. De lo contrario, los valores de las esquinas se utilizarían para cuatro cuadros contiguos e influenciarían la distribución del IPD más que los puntos de observación en los lados de los cuadros o en el centro. Así, a los puntos de observación en las esquinas se les asignaron valores de 1 y a los lados y el centro se les asignaron valores de 2 y 4, respectivamente.

Los valores de  $T_1$  (categoría del dosel) se calcularon visualmente como sigue: Si el punto más alto del dosel sobre el punto de observación se encontraba entre los 0 y 4 m de altura se le asignó un valor de .063, y para las siguientes categorías de altura se asignaron los siguientes valores: entre 4.1 y 8 m, .125; entre 8 y 16 m, .250; entre 16.1 y 32 m, .5 y más de 32 m, 1. Así, el IPD queda comprendido entre los valores .063 y 1. El que un cuadro tenga un IDP de .063 significa que todos sus puntos de observación tienen un dosel entre 0 y 4 m por lo que este sitio es un claro mientras que si tiene un valor de 1 será un sitio maduro. Los cuadros con valores intermedios representan sitios en estadios regenerativos intermedios.

ii) Edad de perturbación

Por otro lado, se estimó la edad sucesional de los diferentes cuadros, para lo cual se calculó la edad de la última caída de rama o tronco por cuadro de 5 X 5 m en las 2ha. En Los Tuxtlas se puede medir el tiempo utilizando el tronco de A. mexicanum. Si una palma es golpeada por una rama o tronco se dobla, pero en poco tiempo (uno o dos años) recupera su posición vertical, quedando un dobléz en este punto. Dado que la tasa de crecimiento es constante y no hay diferencias significativas entre la tasa de crecimiento apical de palmas dobladas que crecen en claros y en sitios maduros, entonces, midiendo la longitud del tronco entre el dobléz y la base de la copa se tiene una aproximación del tiempo que ha transcurrido desde la última perturbación en ese sitio. (Martínez-Ramos et al. 1988a).

b) Factores denso-dependientes

La densidad de palmas se estimó de dos formas distintas: i) calculando el área de vecindario de cada palma y ii) el número de individuos por 25 m<sup>2</sup>.

i) El vecindario de cada palma

Se realizó un programa en lenguaje Basic para calcular el área del vecindario de cada palma. Por vecindario de un individuo se entiende el área del polígono formado por la mitad de la distancia a la palma más cercana en cada octante

(Fig. 3). En general el programa realiza las siguientes funciones:

- 1) para todos los individuos calcula la distancia al vecino más próximo en cada octante
- 2) translada el origen a las coordenadas de la palma cuyo vecindario se quiere conocer
- 3) convierte el sistema de coordenadas cartesianas a polares
- 4) calcula el area de los triángulos formados por la mitad de la distancia entre el origen y el vecino más próximo en cada octante
- 5) suma el area de los 8 triángulos calculados anteriormente.

ii) Número de individuos en cuadros de  $25 \text{ m}^2$

Un segundo método de estimar la densidad poblacional fue utilizando el número de palmas adultas por cuadro de  $5 \times 5 \text{ m}$ .

#### 4.4. ESTANDARIZACION DE LOS DATOS

El 1er censo de la población se realizó en un período de 3 años, por lo tanto el crecimiento de las palmas se calculó estandarizando el valor de la longitud del tallo del primer censo al año de 1982. Esto se hizo restando el producto del crecimiento promedio por año (6 cm Martínez-Ramos, datos no publicados), por el número de años transcurridos a partir de 1982, al valor de la longitud del tallo en el año en que un individuo fue censado. Esto supone

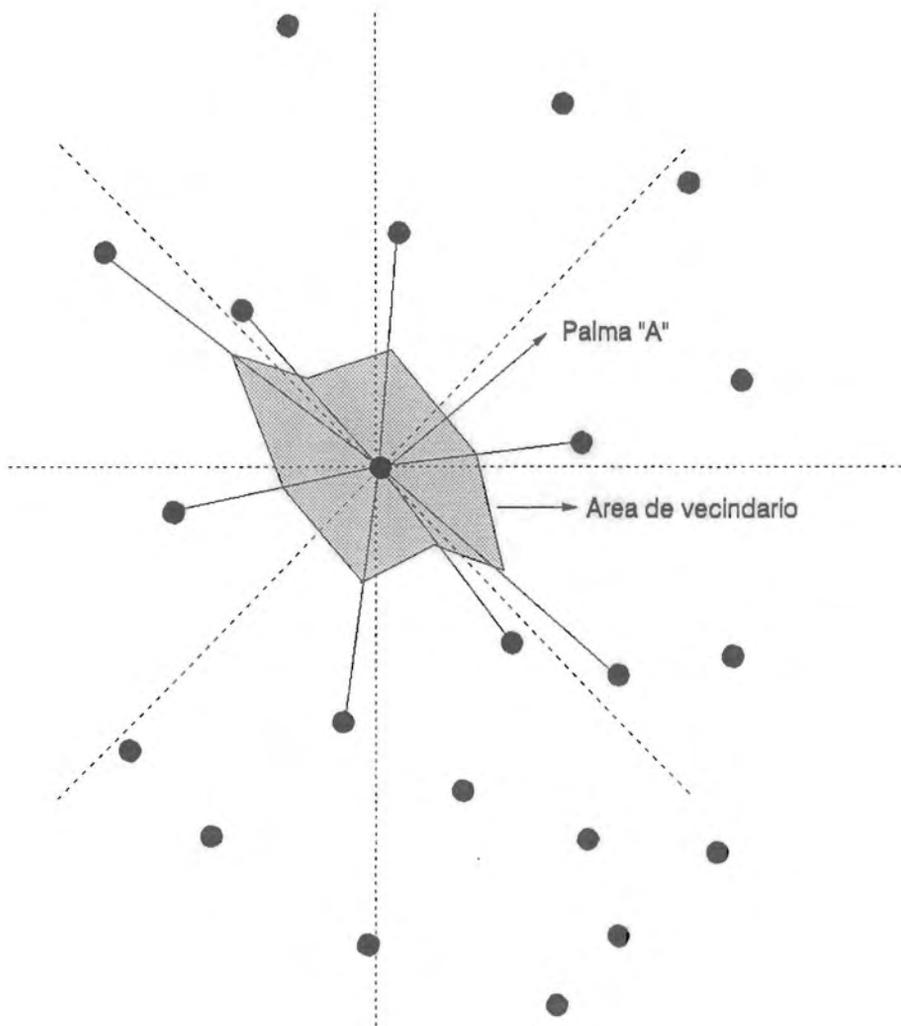


Fig. 3. Area de vecindario de la palma "A"

un crecimiento constante para todas las categorías de edad de palmas en todos los ambientes. Si la variación de crecimiento en dichas categorías o ambientes es muy fina se perdería con este procedimiento de estandarización. Sin embargo, el método de medición empleado, utilizando una barilla metálica, presenta un error de medición de aproximadamente 10 cm que ocultaría esta variación. De esta forma también pudo conocerse el año en que un individuo se reclutó a la categoría de adulto.

#### 4.5. INDICE DE MORISITA

El índice de Morisita (1959) se utilizó para determinar el grado en que los individuos se alejan de una distribución espacial azarosa. El índice ( $I_d$ ) se calcula de la siguiente manera:

$$I_d = q \sum_{i=1}^q n_i(n_i-1)/N(N-1)$$

donde,  $q$  = número de cuadros,  $n_i$  = número de individuos de la especie  $i$  en el cuadro y  $N$  = número total de individuos de la especie en todos los cuadros. El  $I_d$  es igual a 1 cuando la población presenta una dispersión azarosa. Si los individuos están agregados el  $I_d$  será mayor que 1 (de 1 a  $q$ ) y será menor que 1 para distribuciones regulares. Cada valor del  $I_d$  se evaluó estadísticamente mediante una prueba de  $F$ , al comparar  $(I_d(N-1)+q-N)/(q-1)$  a tablas de  $F$  (Greig-Smith 1983).

#### 4.6. ANALISIS ESTADISTICOS

Los análisis estadísticos empleados para cada prueba de hipótesis se describen en los resultados. Estos análisis se llevaron a cabo usando el criterio de Zar (1984). Se utilizaron análisis de varianza en los casos en los que las exigencias de homogeneidad de varianzas (pruebas de Cochran y Bartlett) y normalidad se cumplieran . Se utilizó el paquete Modelos Lineales Generalizados (Generalized Linear Models, GLIM) (Baker y Nelder 1978) en aquellos análisis en los que la variable dependiente tuvo un error de tipo binomial o de tipo poisson . Con estos modelos se evaluó el efecto de más de dos factores sobre la variable dependiente.

## 5.0. RESULTADOS

### 5.1. PATRONES DEMOGRAFICOS GENERALES

La figura 4 representa un mapa del sitio de estudio según el censo de 1990, en él se localizan todas los individuos adultos (con una longitud del tallo mayor a 1.30 m), los que murieron y los que ingresaron a la categoría de adultos (reclutas) en el período de estudio.

#### a) Estructura de edades

La figura 5a muestra la distribución de frecuencias de longitud del tallo de los individuos de A. mexicanum según el censo de 1990. Los datos de las primeras tres categorías de longitud fueron tomados de Piñero et al. (1977). En A. mexicanum existe una relación muy estrecha entre la edad y la longitud del tallo (Sarukhán 1978, Martínez-Ramos et al. 1988b). Por lo tanto la figura 5a representa la estructura de edades de la población en el sitio de estudio. Se pueden reconocer tres componentes de dicha estructura: i) para los individuos menores de 1 m de longitud del tallo se observa una fase de disminución en el número de individuos a medida que la edad aumenta, ii) entre 1 y 4 m de longitud el número de palmas es constante y iii) para individuos mayores a los 4 m se reconoce otra fase de disminución del número de individuos con la edad. Dado que la tasa de crecimiento de los individuos adultos es constante (ver más adelante), es posible suponer que las dos fases de decremento se deben a

- VIVOS
- + MUERTOS
- RECLUTAS

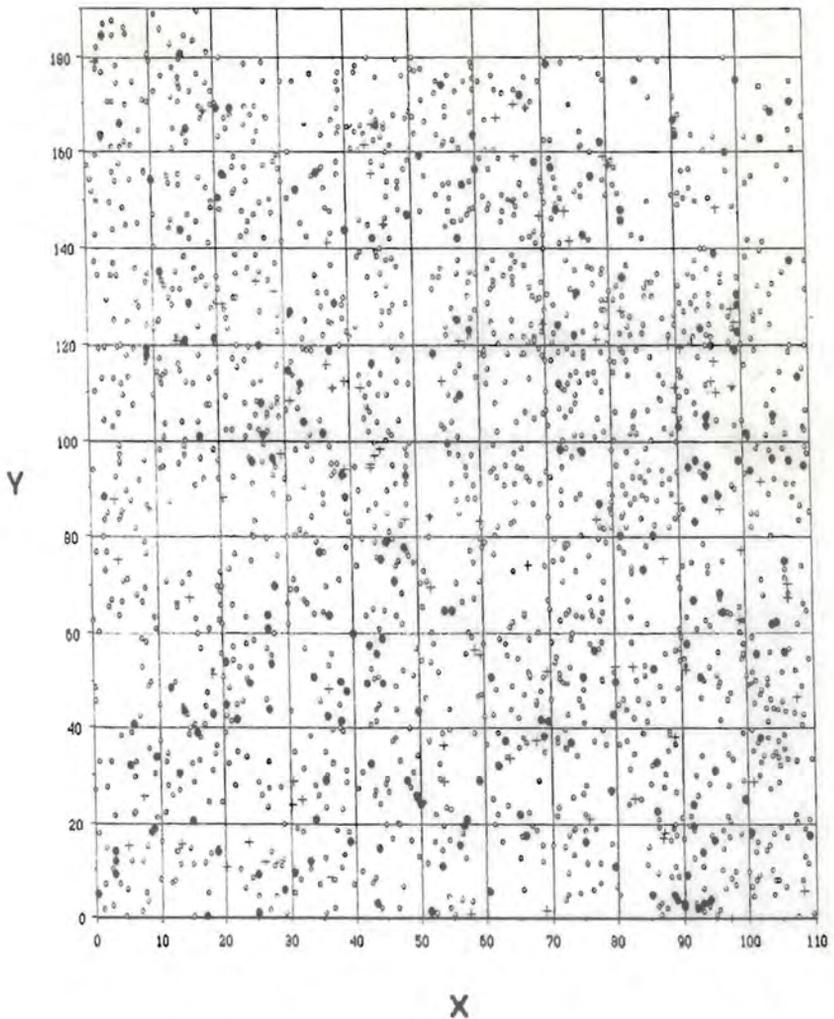


Fig 4. Mapa del sitio de estudio en el que se observa la localización de los individuos adultos de *Astrocaryum mexicanum*, según el censo de 1990. Los que murieron y los que ingresaron a la categoría de adultos (reclutas) en el período de estudio.

una mayor probabilidad de muerte de los individuos en estas categorías de edad.

Al considerar la posición de la copa con respecto al piso (Fig. 5b) se observa que la estructura de la población cambia notablemente respecto a aquella obtenida usando la edad de las palmas. La distribución normal obtenida se puede deber a que: i) al ser golpeadas por ramas o troncos, las copas de las palmas de mayor tamaño, pasan a ocupar posiciones más bajas con respecto al dosel, incluso menores de 0.5 m de altura y/o ii) las variaciones topográficas hacen que las copas de individuos de la misma longitud ocupen posiciones diferentes con respecto al piso.

#### b) Patrón de distribución

Los valores del Índice de Morisita ( $I_d$ ) se muestran en las figuras 6 y 7. Las palmas que constituyen la población de 1990 (adultos más reclutas), aquella de reclutas, de palmas muertas y de la población juvenil (entre 50 cm de altura total y 1.3 m a la base de la copa) presentan índices que caen de valores altos en los cuadros de menor tamaño hacia la unidad, a medida que el tamaño del cuadro aumenta. Este patrón es típico de poblaciones que tienen centros de alta densidad poblacional rodeados de zonas con densidades que disminuyen a partir de dicho centro (Hubbell 1979). Los cuadros más pequeños reflejan los centros de alta densidad mientras que los cuadros grandes presentan valores más

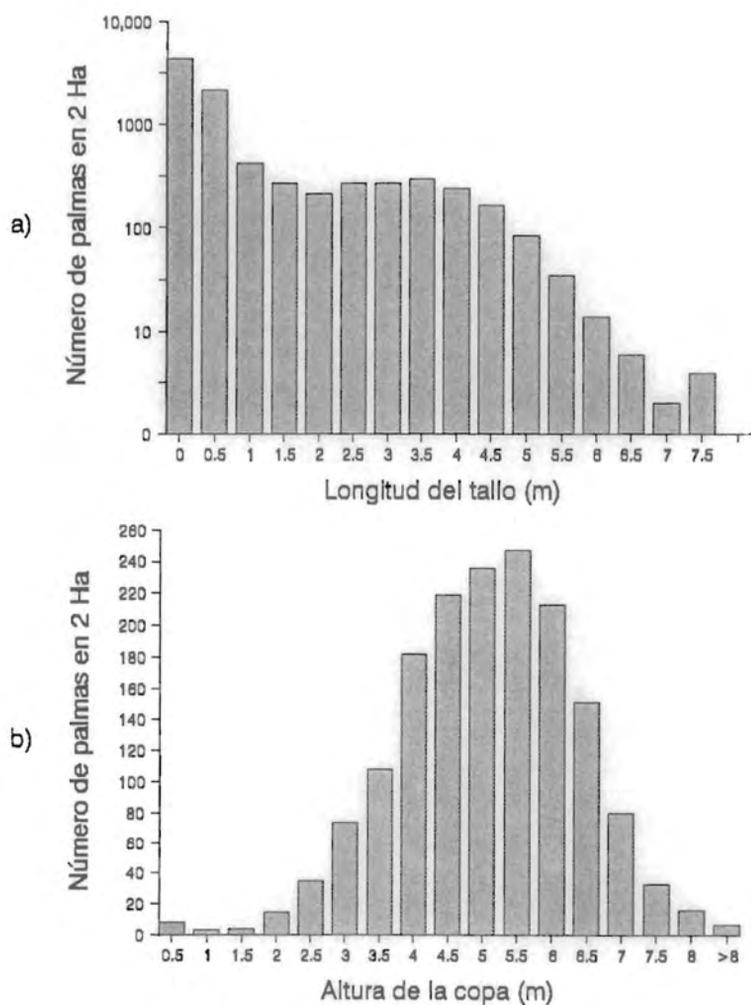


Fig 5. Estructura de la población de Astrocaryum mexicanum en 2 ha de la selva de los Tuxtlas, Ver. a) Con base en la longitud del tallo. b) Con base en la posición de la copa con respecto al piso.

pequeños de  $I_d$  porque promedian los valores de los puntos densos y los de las zonas menos densas del derredor.

Los individuos que murieron en el período de estudio presentan el mayor grado de agregación en cuadros de 25 m<sup>2</sup> y 100 m<sup>2</sup> con respecto a la población actual y los reclutas. A escala de 400 m<sup>2</sup> el  $I_d$  es cercano a 1 para los 3 grupos de palmas (Fig. 6). Al calcular el  $I_d$  únicamente para los adultos (excluyendo a los reclutas) en dos categorías de tamaño (< 3 m y > 3 m), se observa que los valores son semejantes para las dos categorías y muy cercanos a 1 en los tres tamaños de cuadro (Fig. 7). Para las palmas juveniles sólo se calculó el  $I_d$  en cuadros de 100 m<sup>2</sup> y 400 m<sup>2</sup>. Estos son semejantes a los índices calculados para los reclutas y resultan notablemente mayores que para aquellos de los adultos. Todos los  $I_d$  resultaron significativos al evaluarlos estadísticamente mediante una prueba de F (Greig-Smith 1983), excepto el  $I_d$  para los muertos en cuadros de 400 m<sup>2</sup>.

### c) Patrón de mortalidad

La tasa de mortalidad anual para la población de Astrocaryum mexicanum en el período 1982-1986 fue del 0.74%. La probabilidad de muerte en dicho período, para las palmas adultas fue menor para las categorías de tamaño entre 2 y 3 m (Fig. 8).

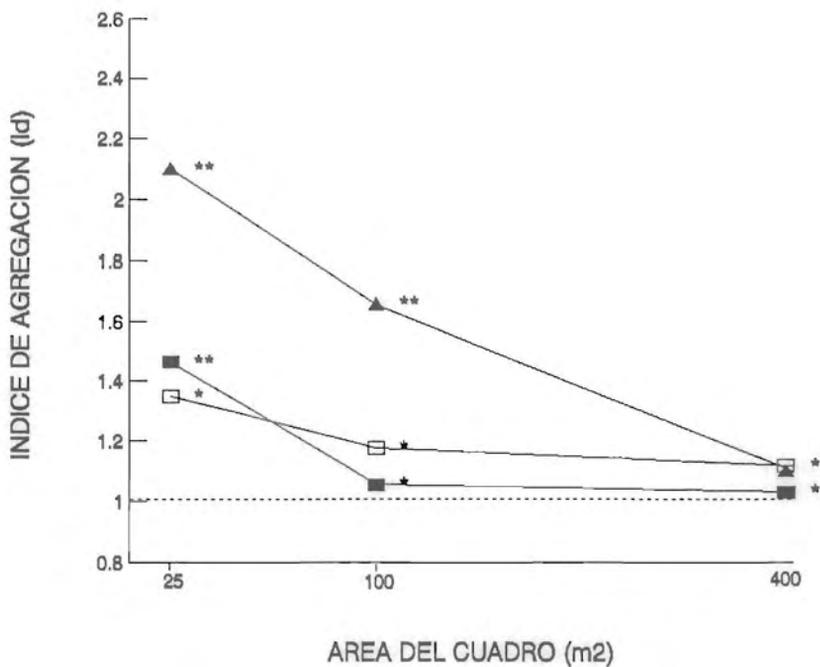


Fig 6. Valores del Índice de Morisita ( $I_d$ ), para cuadros de 5 X 5 m, 10 X 10 m y 20 X 20 m, para la población censada en 1990 (■), para los reclutas (□) y los individuos que murieron en el periodo de estudio (▲) . \* =  $p < 0.05$   
 \*\* =  $p < 0.01$

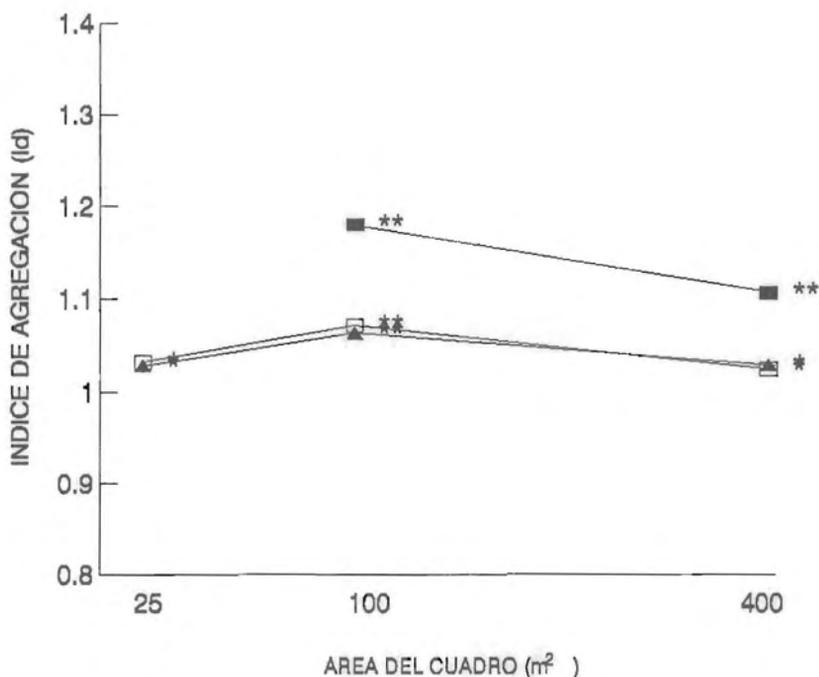


Fig 7. Valores del Índice de Morisita ( $I_d$ ) para cuadros de 5 X 5 m, 10 X 10 m y 20 X 20 m, para las palmas adultas de < 3 m de longitud del tallo (□), palmas adultas de > 3 m de longitud del tallo (△) y para los juveniles entre 50 cm y 1.30 m de longitud del tallo (■)

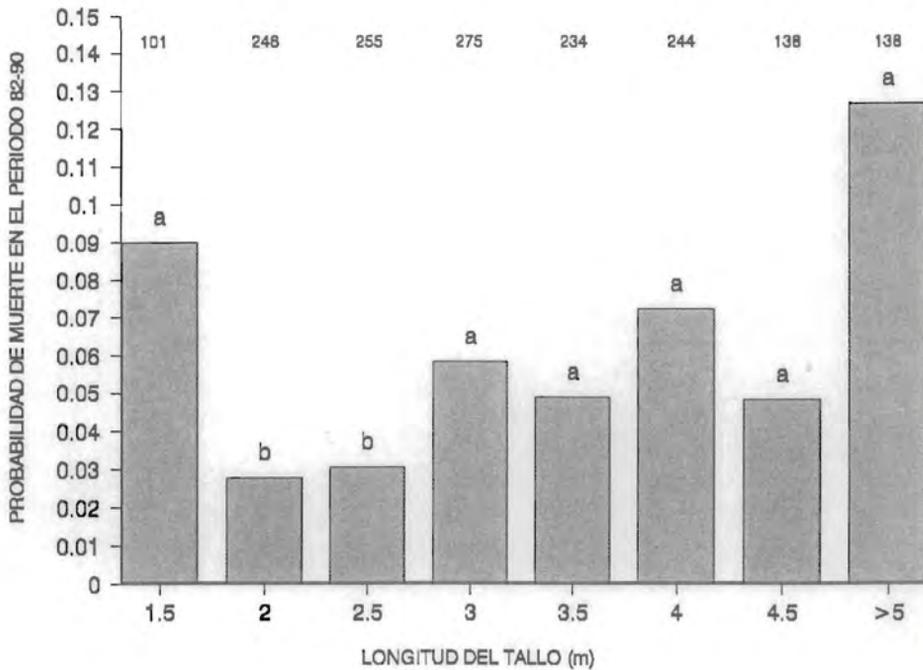


Fig 8. Variación en la probabilidad de muerte como función del tamaño (edad) de palmas adultas de Astrocarium mexicanum en los Tuxtlas, Ver. Las barras que comparten letras iguales no difieren estadísticamente. Análisis de devianza según un modelo lineal generalizado (GLIM). Se uso un error binomial y una función de unión logit. ( $X^2$  aprox. = 23.36, g.l. 7,  $p < 0.005$ ). Los números sobre las barras representan el tamaño de la muestra (n).



#### d) Patrón de fecundidad

La fecundidad, expresada como el número promedio de inflorescencias por individuo por año, guarda una relación lineal positiva muy estrecha con la altura a la cual se encuentra la copa del individuo con respecto al suelo ( $y = -0.444 + 0.302(X)$ ,  $R^2 = 0.904$ ,  $n = 10$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 9a). Esta relación se pierde al considerar la edad de la palma como variable independiente. Después de alcanzar los tres metros de longitud del tallo la fecundidad de las palmas permanece constante (Fig. 9b).

#### e) Patrón de crecimiento

En promedio, las palmas adultas crecieron en longitud del tallo a un ritmo de 4.8 cm por año. Esto es  $38.72 \pm 1.96$  cm (promedio  $\pm 2$  e.e.) en el período de estudio. En la figura 10 aparece la distribución de frecuencias de crecimiento de la población de palmas en el período de estudio. Puede apreciarse que el 80% de los individuos presentaron un crecimiento menor a los 50 cm en 8 años, mientras que el 20% restante presenta un crecimiento entre 51 y 100 cm en este período. No se encontraron diferencias significativas en las tasa de crecimiento en función del tamaño (edad) de los individuos (K.W. = -171.42,  $p = 1$ ).

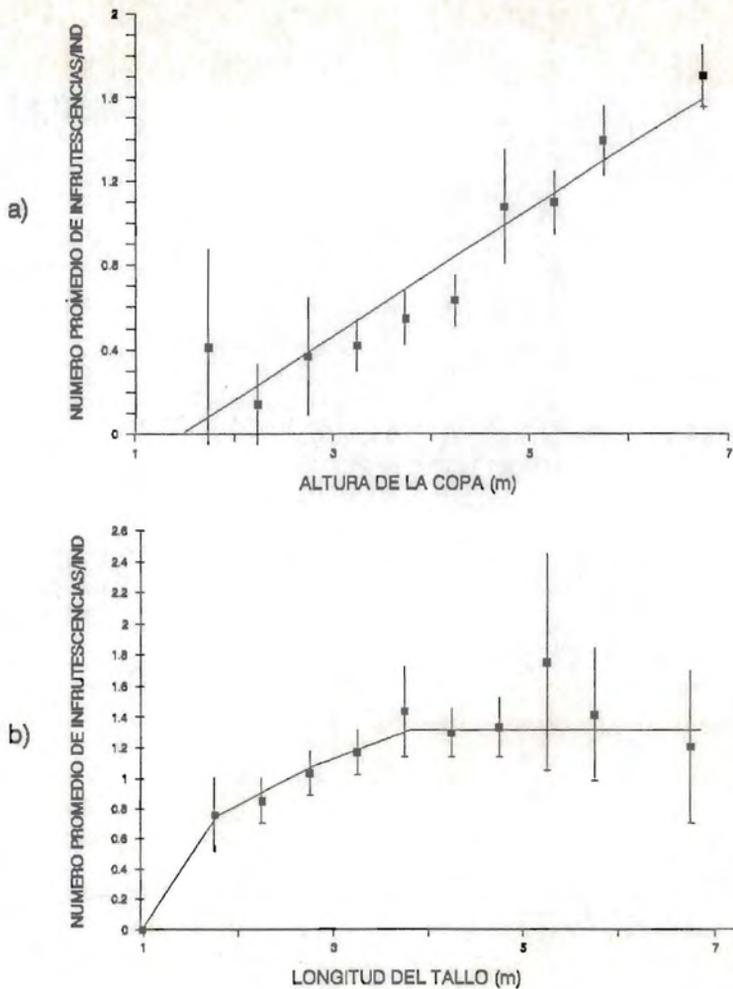


Fig 9. Patrón promedio de fecundidad de *Astrocarium mexicanum* para 1990. a) Con base en la posición de la copa con respecto al piso, para 1990 ( $Y = -0.444 + 0.302(x)$ ,  $R^2 = 0.904$ ,  $n = 10$ ). b) Con base en la edad de las palmas. La curva fue ajustada a ojo, las líneas verticales en cada punto representan dos errores estándar.

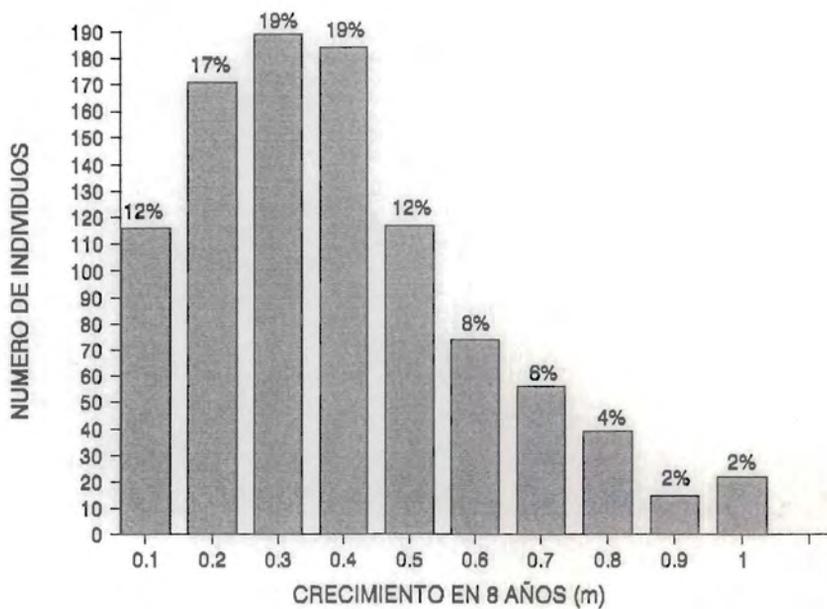


Fig 10. Frecuencias de crecimiento para la poblacion de *Astrocaryum mexicanum* en la selva de los Tuxtlas para un periodo de 8 años.

5.2. EFECTO DE LA DINAMICA DE CLAROS SOBRE LA POBLACION  
DE Astrocaryum mexicanum

a) Estructura del dosel.

i) Heterogeneidad en la altura del dosel.

A. mexicanum es una especie del sotobosque por lo tanto se desarrolla bajo un dosel heterogeneo producto de la dinámica de claros. En la figura 11a se muestran las proporciones de claros, sitios cerrados y sitios en estado regenerativo para las 2 ha según el índice ponderado del dosel (IPD) (Ward y Parker 1989) para cada cuadro de muestreo. El 30% del dosel del area de estudio está representado por sitios totalmente cerrados (IPD = 1), esto es, cuadros de muestreo con un dosel promedio mayor a los 32 m de altura. Hay un 10% de sitios abiertos con un dosel promedio menor a los 16 m de altura (IPD  $\geq 0.063 \leq 0.250$ ) y el resto son sitios en proceso de regeneración (IPD  $> 0.250 < 1$ ).

ii) Edades de regeneración.

En la figura 11b se muestra la estructura de edades de perturbación del bosque en las 2 ha de estudio. Esta estructura representa las proporciones del area de trabajo encontradas en distintas edades de regeneración, calculadas como el tiempo que ha transcurrido desde la última caída de rama o árbol en cuadros de 5 X 5 m. El que haya porcentajes de area mayores en las categorías de mayor edad se debe a la escala logarítmica empleada para formar dichas categorías.

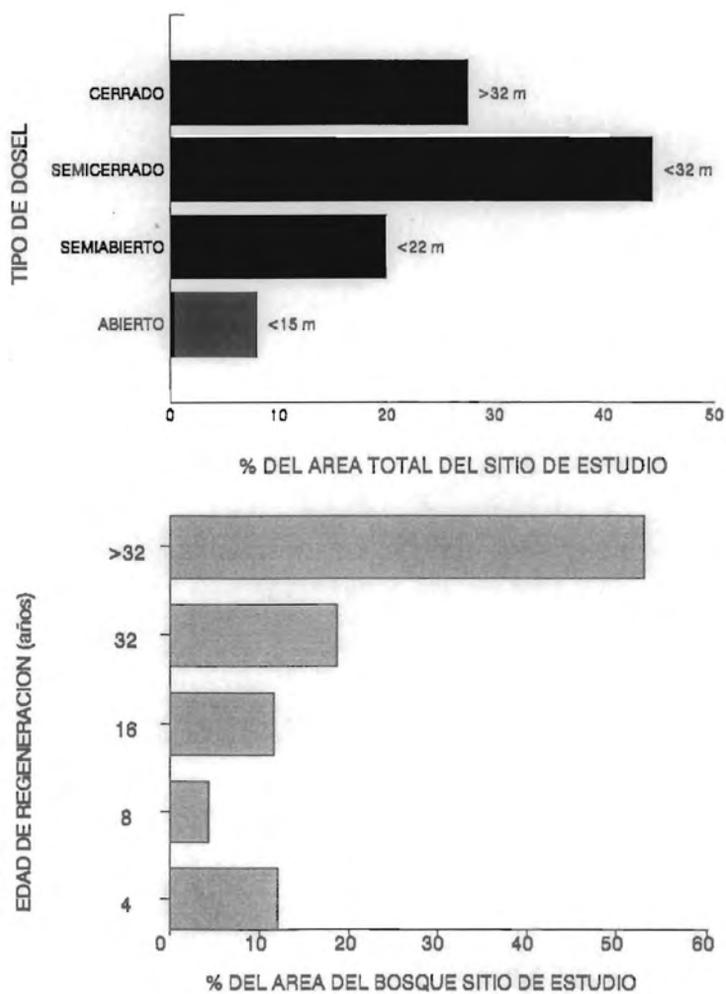


Fig 11. a) Estructura del dosel. b) Estructura de edades en 1990, en 2 ha de la selva de Los Tuxtlas.

Sin embargo, el area con una edad regenerativa menor a los 4 años es considerablemente grande. Suponiendo una tasa anual constante de apertura de claros podemos estimar que durante el período 1986-1990 ocurrió una tasa anual de perturbación aproximada de 3% (i.e.  $12\%/4 = 3\%$ ). Siguiendo este razonamiento, años anteriores a este período parecen haber sufrido tasas menores de perturbación. Así, por ejemplo, durante el período 1982-1986 (categoría de 5 a 8 años de edad) se estima una tasa anual del 1% y durante 1974-1982 (categoría de edad de 9 a 16 años) una aproximada al 1.5%.

No existe una relación lineal significativa entre el grado de apertura del dosel y la edad regenerativa del area de estudio ( $R^2 = 0.002$ ,  $p > 0.05$ ). Sin embargo, en la figura 12 se puede observar que en sitios con un dosel con 2 m de altura o menos, la edad regenerativa es de entre 1 y 2 años. Sin embargo, encontramos mayores proporciones de cuadros con dicha edad en sitios que presentan doseles semicerrados y cerrados. Esto se debe al hecho de que la caída de ciertas ramas sólo generan claros muy pequeños que se cierran rápidamente por el crecimiento lateral de árboles vecinos o que sólo son evidentes a una altura considerable sobre el suelo (Hubbell y Foster 1986b). Contrariamente, la mayor proporción de sitios con una edad mayor a los 16 años están cubiertos por doseles altos (> 16 m). Bajo doseles de 2 a 4 m de altura encontramos una pequeña proporción de sitios aparentemente maduros. Sin embargo, pueden ser cuadros en

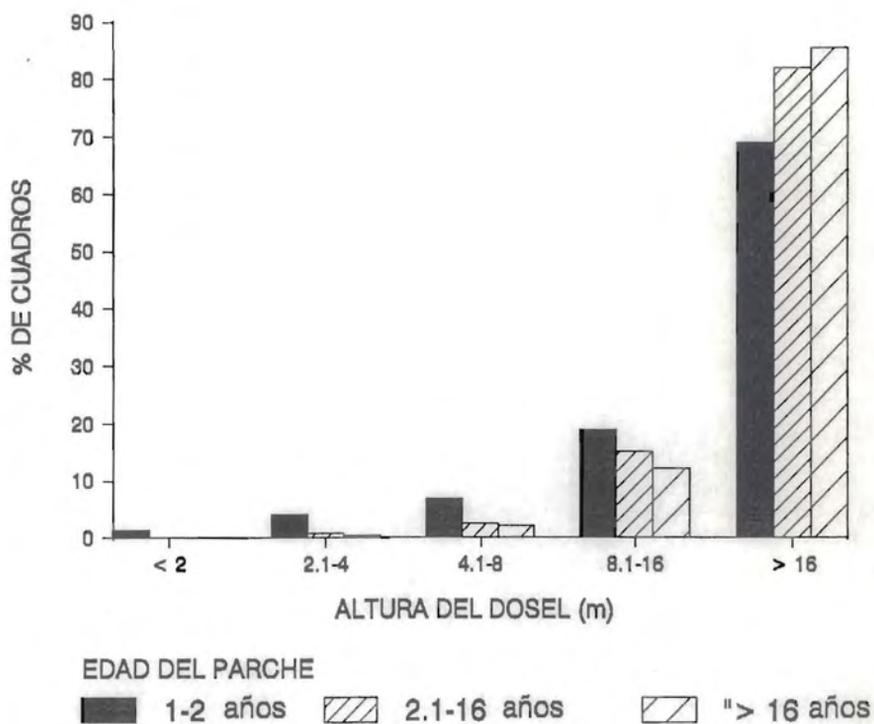


Fig. 12 Relación de la edad de perturbación y la estructura del dosel en 2 ha de la selva de Los Tuxtlás

los que la caída de una rama no haya golpeado ninguna palma y por esta razón estén clasificados como sitios maduros.

b) Efectos de la dinámica del dosel en la demografía de

A. mexicanum

i) Reclutamiento

El número de individuos que ingresan a la categoría de adultos está determinado por la edad regenerativa del sitio. Así, el reclutamiento es únicamente mayor que lo esperado al azar para la categoría 2 de edad de regeneración (2.1-4 años) (Fig. 13).

ii) Mortalidad

En la figura 5a se observa que el número de palmas adultas decrece sensiblemente en las últimas categorías de edad. Esto puede deberse a la mayor probabilidad que tienen estos individuos de recibir un golpe por la caída de ramas o árboles (Fig. 14).

Asociado a este evento la probabilidad de muerte es significativamente mayor que lo esperado por azar para las palmas que se encuentran bajo doseles abiertos y semiabiertos ( $\chi^2 = 15.28$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 100$ ), ocurriendo lo contrario para sitios cerrados y semicerrados (Fig. 15). Sin embargo, el número de palmas muertas no difirió significativamente respecto a la edad de regeneración de los parches al inicio del estudio (1-2 años, 2.1-4 años, 4.1-8

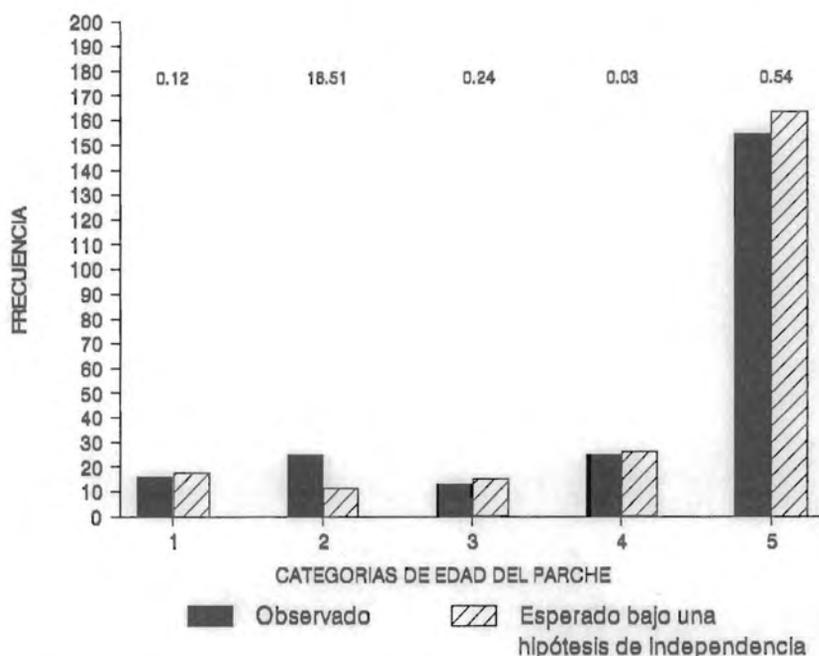


Fig 13. Número de Individuos de *Astrocaryum mexicanum* que ingresaron a la categoría de adultos en el período de estudio en sitios con diferentes edades sucesionales (1= 0-2 años, 2= 2.1-4 años, 3= 4.1-8 años, 4= 8.1-16 años, 5= > 16 años), ( $\chi^2 = 17.44$ , g.l. = 4,  $P < 0.005$ )  
Sobre las barras se muestra la contribución de cada categoría a la  $\chi^2$  total

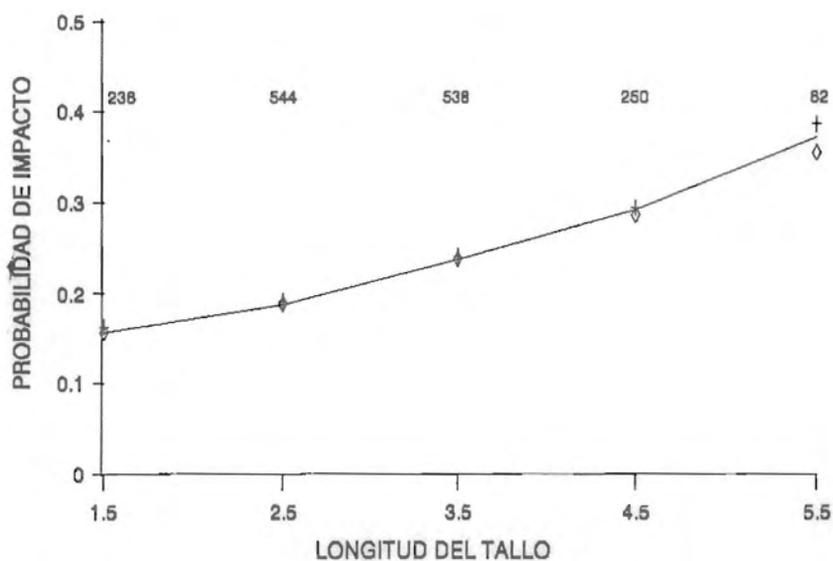


Fig 14. Probabilidad que tienen los individuos de Astrocaryum mexicanum de ser golpeados por ramas o árboles en en función de su edad. Las líneas verticales indican dos errores estandar y sobre ellas se encuentra el tamaño de la muestra (n).

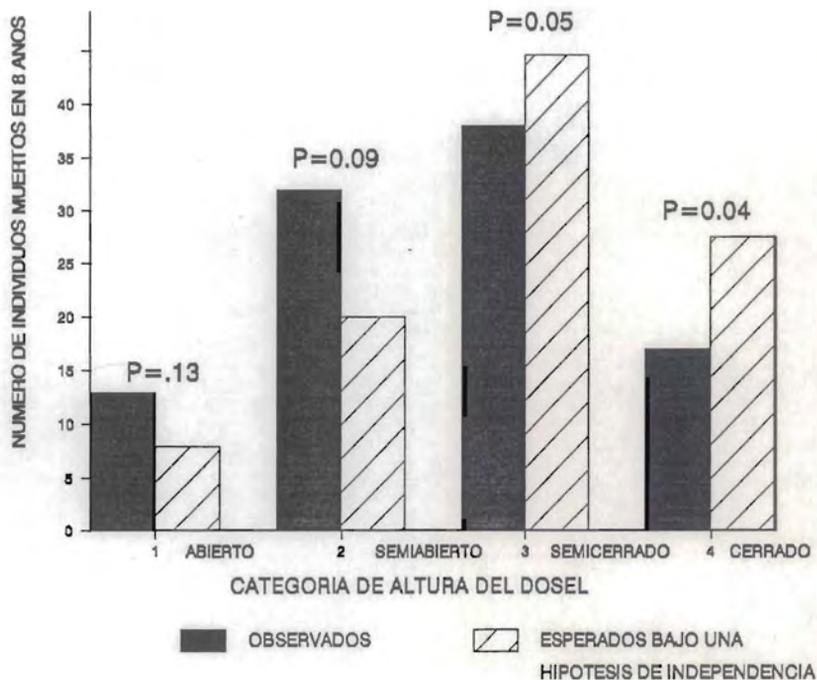


Fig 15. Efecto de la estructura del dosel sobre la mortalidad de *Astrocaryum mexicanum* en la selva de los Tuxtlas, Ver. ( $\chi^2 = 15.28$ ,  $P < 0.01$   $n = 100$ ). La probabilidad de muerte en 8 años (P), en cada categoría de dosel, se muestra sobre las barras.

años, 8.1-16 años y >16 años) ( $\chi^2 = 2.248$ , g. l. = 4, n.s.).

### iii) Crecimiento

Se realizó un análisis de varianza de una vía para comparar el crecimiento promedio por individuo, en el período de estudio, bajo 4 categorías de dosel (según Fig. 11a). Se encontró que el crecimiento es significativamente diferente entre las condiciones del dosel. Las palmas bajo doseles semiabierto y semicerrado crecen a mayores tasas que aquellas encontradas bajo doseles cerrados; la categoría de dosel abierto presenta un crecimiento intermedio (Cuadro 1).

Cuadro 1. Variación en el crecimiento promedio de los individuos de Astrocaryum mexicanum en función de la estructura del dosel, en 2 ha. Las categorías de dosel que comparten letras iguales no difieren estadísticamente ( $p < 0.05$ ) de acuerdo a un análisis de comparación múltiple de intervalos de confianza a posteriori de un ANOVA ( $F_{3,1251} = 7.17$ ,  $p < 0.0001$ ).

Dosel	Crecimiento en 8 años (m)		
	X	n	e.e.*
ABIERTO	0.233 A B	73	0.029
SEMIABIERTO	0.268 B	238	0.017
SEMICERRADO	0.267 B	607	0.009
CERRADO	0.197 A	337	0.012

\* 1 error estándar

En contraste, no se encontró ningún efecto significativo de la edad de perturbación de los parches en 1982 sobre el crecimiento de las palmas. ( $F_{4,704} = 1.28$ ,  $p = 0.28$ ). Para este análisis sólo se consideraron aquellos

cuadros que no sufrieron ninguna nueva perturbación a partir de 1982.

#### iv) Fecundidad

La fecundidad de un individuo es producto de la probabilidad de reproducción y el número promedio de frutos (en este trabajo inflorescencias) que produce una palma reproductiva. La probabilidad de reproducción para el año 1990, se analizó utilizando un modelo lineal generalizado (Cuadro 2). Tanto la estructura del dosel como la edad de las palmas tienen efectos significativos sobre la probabilidad de reproducción. El efecto del dosel es diferente para cada categoría de edad. En palmas menores a los 3 m de longitud del tallo, aumenta la probabilidad de reproducción bajo doseles abiertos y principalmente semiabiertos, disminuyendo bajo doseles cerrados (Fig. 16). Para palmas de mayor tamaño la estructura del dosel no tiene un efecto significativo sobre la probabilidad de reproducción. La interacción entre la estructura del dosel y la edad de los individuos no tiene efectos significativos (Cuadro 2), lo que implica que las diferencias en la probabilidad de reproducción entre palmas de diferente edad se mantienen independientemente de la estructura del dosel.

Cuadro 2. Efecto de la estructura del dosel y edad de los individuos en la probabilidad de reproducción de Astrocaryum mexicanum. En el análisis se usó un modelo lineal generalizado (GLIM) con un error binomial y una función logit.

FUENTE	DEVIANZA RESIDUAL	DEVIANZA EXPLICADA (X <sup>2</sup> aprox.)	R <sup>2</sup>	g.l.	P
Dosel (D)	74.03	12.12	0.14	3	<0.01
Edad (E)	5.70	68.33	0.79	2	<0.0001
D X E	0	5.70	0.07	6	n.s
TOTAL	86.14		1.0	11	

En el cuadro 3 se muestran los resultados del análisis de devianza aplicado para evaluar el efecto de la estructura del dosel y la edad de los individuos sobre el número de inflorescencias producidas por individuo de A. mexicanum, en 1990. Tanto el tipo de dosel como la edad de las palmas se relacionan significativamente con la producción de inflorescencias en las palmas. Así, la interacción entre el tipo de dosel y el número de inflorescencias y la interacción entre la edad de las palmas y el número de inflorescencias fueron significativas (Cuadro 3). Sin embargo, la interacción entre la estructura del dosel y la edad de los individuos no fue significativa lo que implica que las diferencias en el número de inflorescencias producidas por palmas de diferentes edades se mantienen independientemente de la estructura del dosel. Bajo doseles cerrados existió una sobreabundancia de palmas no reproductivas mientras que bajo doseles abiertos se encontraron sobrerrepresentados los individuos que produjeron más de dos inflorescencias (Fig. 17). En la figura 17 también se observa que la proporción de

palmas que produjeron más de 1 inflorescencia aumenta al aumentar la edad de las palmas.

Cuadro 3. Efecto de la estructura del dosel y de la edad de los individuos en el número de inflorescencias por individuo de *Astrocaryum mexicanum*. Para el análisis se usó un modelo lineal generalizado (GLIM) con un error tipo poisson y una función logarítmica.

FUENTE	DEVIANZA RESIDUAL	DEVIANZA EXPLICADA (X <sup>2</sup> aprox.)	R <sup>2</sup>	g.l.	P
Dosel (D)	723.99	563.10	0.44	3	<0.0001
Edad (E)	223.38	500.60	0.39	2	<0.0001
Inflorescencias (N)	118.80	104.58	0.08	2	<0.0001
D X E	124.14	9.43	0.007	6	n.s
D X N	85.07	24.32	0.02	6	<0.001
E X N	11.72	73.35	0.06	4	<0.0001
D X E X N	0	11.72	0.009	12	n.s
TOTAL	1287.10		1.0	35	

#### v) Densidad

La estructura del dosel tiene un efecto importante sobre la densidad poblacional. Así, al comparar el área de vecindario promedio para las cuatro categorías de dosel, utilizando un análisis de varianza, se observa que el área de vecindario es mayor bajo doseles completamente cerrados que bajo doseles abiertos y en proceso de regeneración (Cuadro 4).

La edad de regeneración también tiene un efecto sobre la densidad poblacional. En parches con una edad de perturbación de menos de 16 años, el número de palmas observado es mayor que lo esperado bajo una hipótesis de independencia. Sin embargo, en sitios de mayor edad esta situación se invierte (Fig. 18). Este análisis se realizó

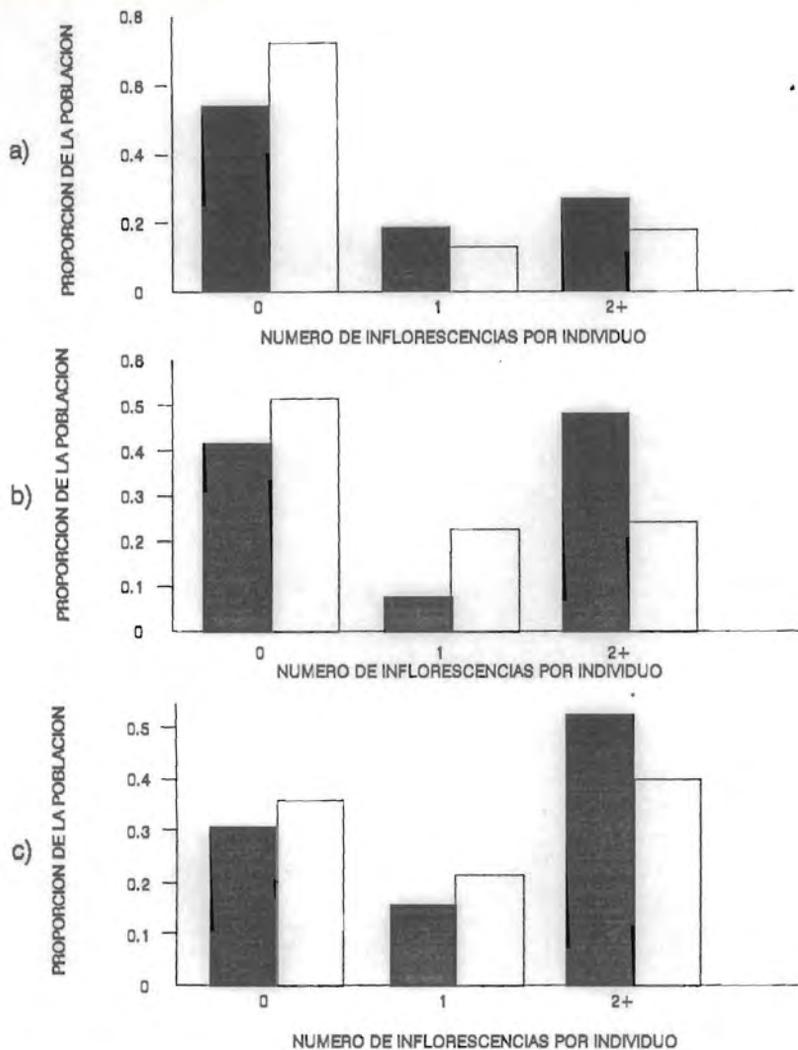


Fig 17. Proporción de la población de *Astrocarium mexicanum* que produjo 0, 1 y 2 ó más inflorescencias bajo doseles abiertos <math>< 8\text{ m}</math> (■) y bajo doseles cerrados <math>> 8\text{ m}</math> (□). a) Individuos con <math>< 2\text{ m}</math> de logitud del tallo. b) Individuos entre 2.1 y 3 m de logitud del tallo. c) Individuos mayores de 3 m de logitud del tallo.

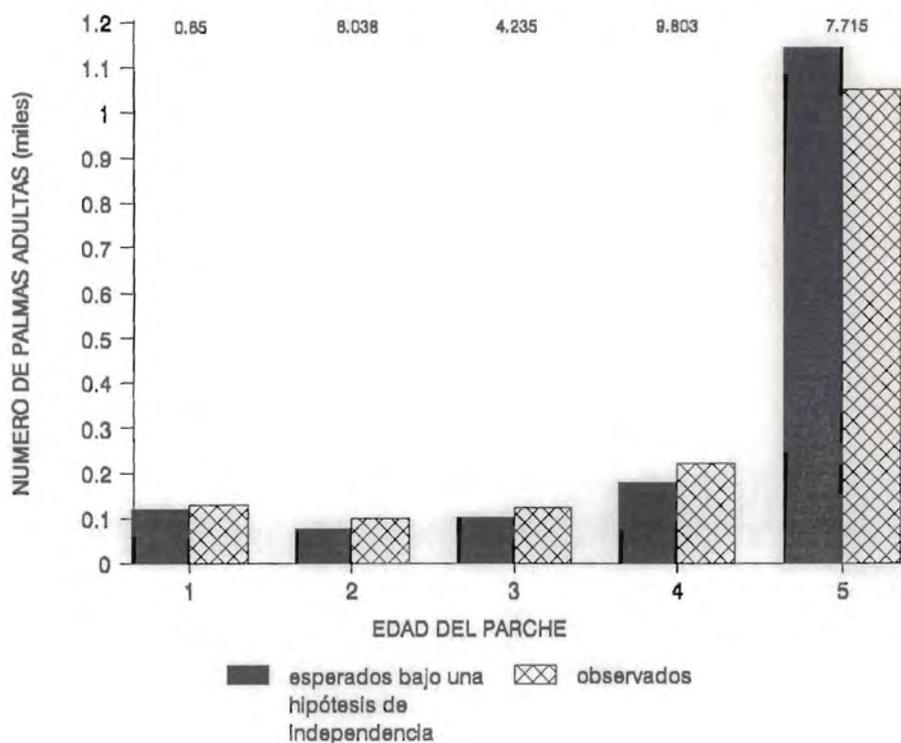


Fig. 18. Número de individuos de *Astrocaryum mexicanum* en parches con diferentes edades sucesionales (1 = 0-2 años, 2 = 2.1-4 años, 3 = 4.1-8 años, 4 = 8.1-16 años y 5 = > 16 años), ( $X^2 = 28.48$  g.l. = 4,  $p < 0.001$ ). La contribución de cada categoría a la  $X^2$  total se muestra sobre las barras.

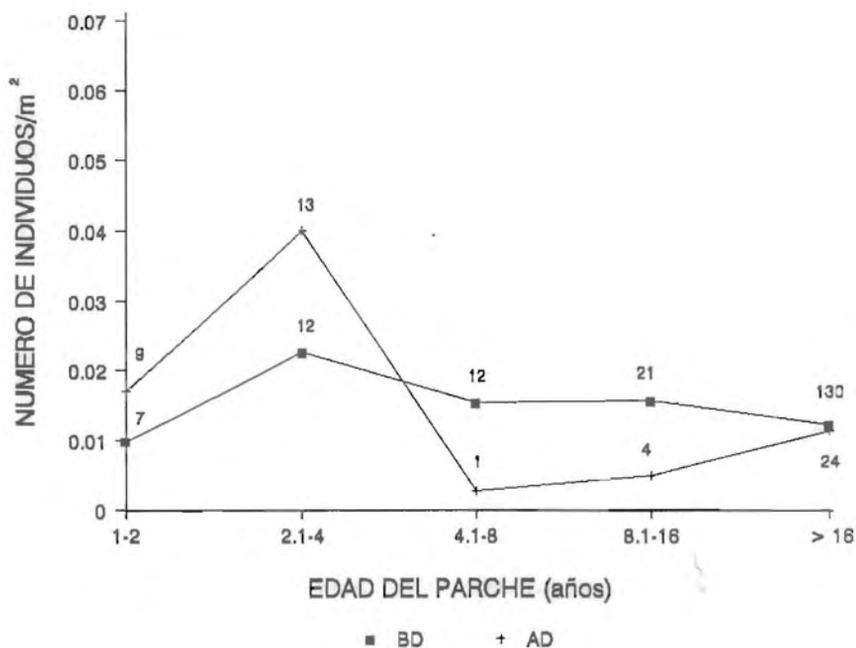


Fig. 19. Reclutamiento de palmas juveniles a la categoría de adultos, en sitios de alta densidad ( $>3$  palmas/ $25\text{m}^2$ ) y baja densidad ( $0-3$  palmas/ $25\text{m}^2$ ), en 2 ha de la selva de Los Tuxtlas. El tamaño de la muestra se encuentra sobre cada punto.

considerando la proporción del area total con una edad regenerativa particular.

Cuadro 4. Variación del area de vecindario promedio de las palmas adultas de Astrocaryum mexicanum como función de la estructura del dosel. Las categorías de dosel que comparten letras iguales no difieren estadísticamente entre si de acuerdo a una prueba de Tuckey ( $p < 0.05$ ) a posteriori a una ANOVA ( $F_{3,1951} = 5.27, p < 0.001$ ).

DOSEL	area de vecindario (m <sup>2</sup> )		e.e.*
	X	n	
ABIERTO	12.60 A	168	0.430
SEMIABIERTO	13.69 A B	370	0.343
SEMICERRADO	12.81 A	909	0.225
CERRADO	14.22 B	505	0.363

\* 1 error estadar

### 5.3. EFECTO DE LA DENSIDAD SOBRE LA DEMOGRAFIA DE A. mexicanum

#### i) Reclutamiento

El efecto de la interacción entre la edad de perturbación del sitio y la densidad, sobre el reclutamiento de palmas a la categoría de adultos fue significativo (Cuadro 5). El número de ingresos parece ser mayor en sitios jóvenes (2.1-4 años) de alta densidad ( $> 3$  palmas/25m<sup>2</sup>) mientras que disminuye en sitios maduros (4.1 a 16 años) de esta misma densidad. Sin embargo, en sitios mayores de 16 años el número de reclutas es similar en sitios de alta y baja densidad (Fig. 19).

Cuadro 5. Efecto de la densidad poblacional y la edad regenerativa del sitio sobre el número de reclutamientos a la categoría de edad adulta para Astrocaryum mexicanum. Para el análisis se utilizó un modelo lineal generalizado (GLIM) con un error tipo poisson y una función logarítmica.

FUENTE	DEVIANZA RESIDUAL	DEVIANZA (X <sup>2</sup> aprox)	EXPLICADA R <sup>2</sup>	g.l.	P
EDAD SITIO (ES)	104.15	238.50	.70	4	<0.001
DENSIDAD (D)	18.16	85.99	.25	1	<0.001
ES X D	0.0	18.16	.05	4	<0.005
TOTAL	342.64		1.0	9	

#### ii) Mortalidad

El número de palmas que murieron en 8 años en sitios con 2 o menos palmas en 25 m<sup>2</sup> (probabilidad de muerte = 0.09) y 3 o más palmas en 25 m<sup>2</sup> (probabilidad de muerte = 0.03) no difiere significativamente de lo esperado por azar (X<sup>2</sup> = 0.20, p > 0.5, g.l. = 1).

#### iii) Crecimiento

Para evaluar el efecto de la densidad poblacional de A. mexicanum sobre el crecimiento en longitud del tallo (en 8 años) de las palmas en sitios con diferentes densidades poblacionales (0, 2, 4 y >4 palmas/25 m<sup>2</sup>) se realizó un análisis de varianza. sin embargo, no se encontraron efectos significativos (F<sub>3,1251</sub> = 1.175, p = 0.3181).

#### iv) Fecundidad

Al analizar la fecundidad de las palmas con respecto a las 4 categorías de densidad poblacional mencionadas

anteriormente se encontraron diferencias significativas entre los grupos. La fecundidad promedio (número de inflorescencias por individuo) por categoría de densidad se muestra en el cuadro 6. La fecundidad es alta en las categorías de alta densidad, reflejando posiblemente sitios con recursos abundantes. La fecundidad aumenta también en sitios de muy baja densidad.

Cuadro 6. Efecto de la densidad poblacional sobre la fecundidad (número de inflorescencias por individuo) de A. mexicanum. Las categorías de densidad que comparten letras iguales no difieren estadísticamente ( $p < 0.05$ ) de acuerdo a una comparación múltiple no paramétrica a posteriori de una prueba de Kruskal-Wallis ( $K-W = 9.599$ ,  $p = 0.022$ ,  $n = 1254$ ).

num palmas en 25 m <sup>2</sup>	fecundidad X		n	e.e.*
0	1.204	B	157	0.090
2	1.064	A	548	0.048
4	1.132	B	417	0.059
>4	1.436	B	133	0.117

\* 1 error estándar

#### v) Dinámica poblacional

Se detectó la presencia de efectos denso-dependientes actuando sobre la población de plantas jóvenes. La figura 20a muestra que el crecimiento neto per capita de la población juvenil decrece significativamente al aumentar la densidad de la misma. ( $R^2 = 0.32$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 200$ ). La relación predice una población en equilibrio de 18 palmas en 100 m<sup>2</sup>. No se encontró ningún efecto de la densidad poblacional de adultos sobre el crecimiento de la población de juveniles ( $R^2 = .000061$ , n.s) (Fig. 20b). Sin embargo, el crecimiento de la población de adultos se ve negativamente

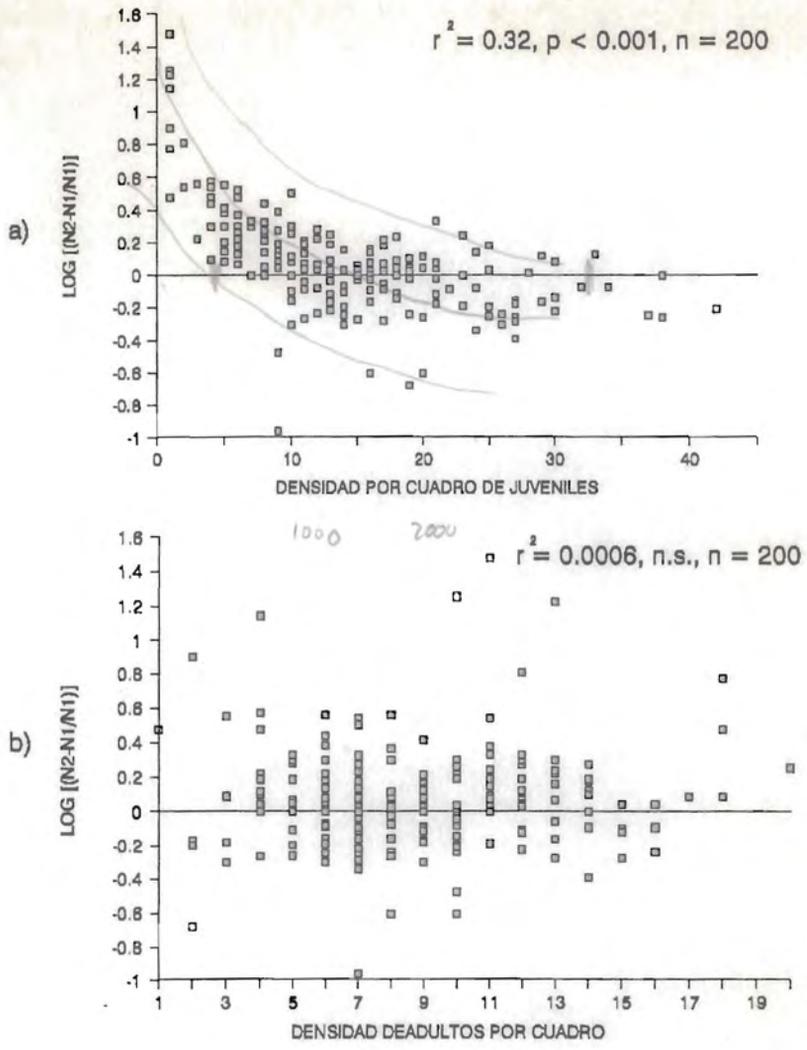


Fig 20. Efecto de la densidad poblacional de palmas Jóvenes (a) y palmas adultas (b) sobre el crecimiento de la población juvenil de *Astrocaryum mexicanum* en 2 ha de la selva de Los Tuxtlas, en un período de 8 años.

afectado y de manera significativa por la densidad de la misma población de adultos. Este efecto denso-dependiente fue notablemente menor que en las palmas juveniles ( $R^2 = 0.066$ ,  $p = 0.05$ ,  $n = 200$ ). Para las palmas adultas se estima una población en equilibrio de 16 palmas en  $100 \text{ m}^2$ . Es posible que en estos sitios otros mecanismos relacionados con la dinámica de regeneración estén operando sobre la población de adultos (Fig 21).

#### 5.4. CRECIMIENTO POBLACIONAL

En la fig 22a y b se observa el número de cuadros de muestreo que ganaron o perdieron individuos en el período de estudio. Se nota una mayor tendencia a la ganancia de individuos por cuadro de muestreo para ambas poblaciones aunque es más acentuada en la población de los juveniles.

En 1982 se encontraron 1731 palmas adultas ( $N_{1a}$ ) y 2845 juveniles ( $N_{1j}$ ) en las 2 ha estudiadas. En el censo de febrero de 1990 se registraron 1852 palmas adultas ( $N_{2a}$ ) y 3158 juveniles ( $N_{2j}$ ). Al efectuar la relación  $((N_2 - N_1)/N_1)100$  se obtiene el porcentaje de incremento de la población en los 8 años de estudio y la relación  $(N_2/N_1)^{1/T}$ , donde  $T = 8$ , predice la tasa finita de crecimiento poblacional por año ( $\lambda$ ). La población adulta aumentó el 6.9% y la población de juveniles el 11%, con una tasa finita anual ( $\lambda$ ) de 1.0084 y 1.0131 respectivamente.

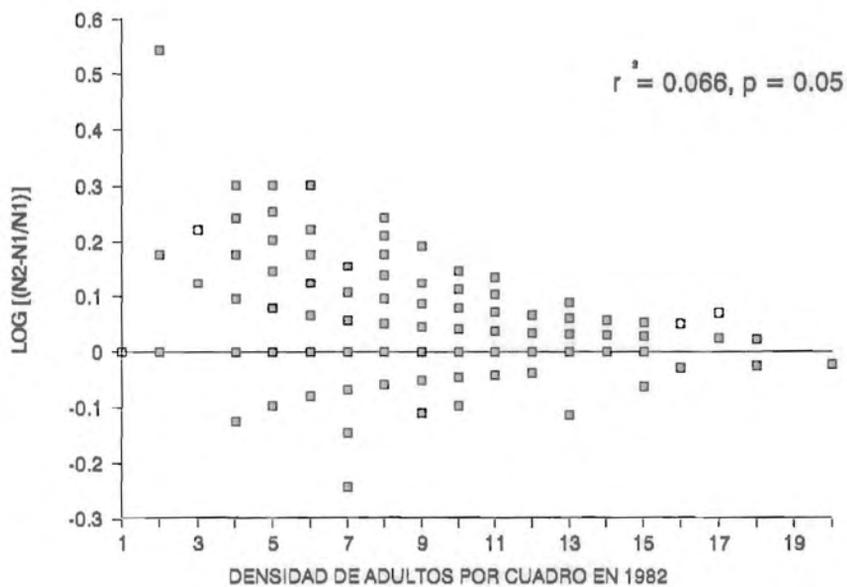
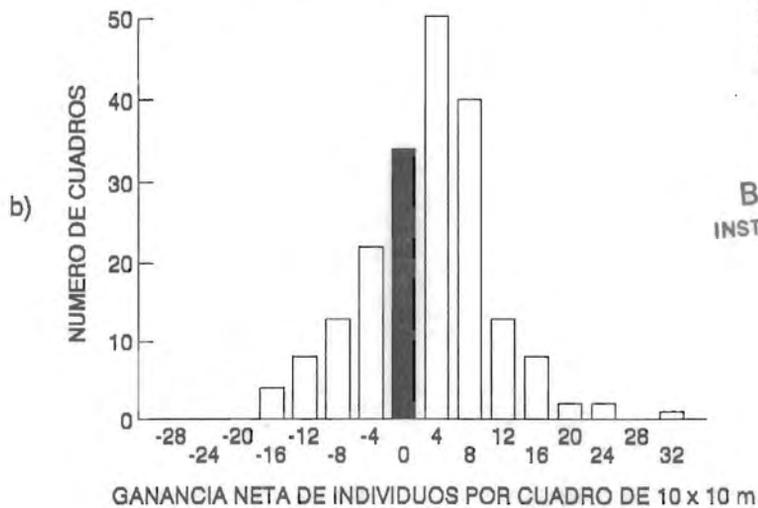
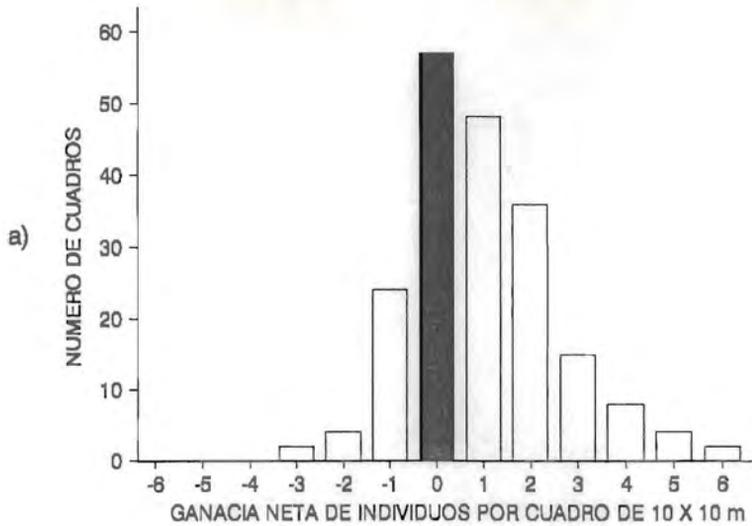


Fig 21. Efectos de la densidad poblacional sobre el crecimiento de la población adulta de *Astrocaryum mexicanum* en 2 ha de la selva de los Tuxtlas, en un periodo de 8 años.



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

Fig 22. Dinámica de la población de *Astrocaryum mexicanum* en 2 ha de la selva de los Tuxtlas, en un período de 8 años  
a) Población de palmas adultas. b) Población de palmas juveniles

El crecimiento poblacional en 8 años varió en las diferentes fracciones del sitio de estudio con una edad regenerativa particular. En la figura 23 se observa el incremento poblacional en 8 años para 5 categorías de edad de perturbación. La categoría 2 (2.1 a 4 años) presentó el mayor crecimiento poblacional, 20% en 8 años. Para el resto de los parches la tasa de crecimiento fue muy similar, 10% en 8 años. Esto sugiere que la creación de un claro puede generar un pulso de crecimiento poblacional que se hace evidente en la población de A. mexicanum un tiempo después de su formación. Sin embargo, dicho pulso se elimina más tarde posiblemente por una disminución en el reclutamiento.

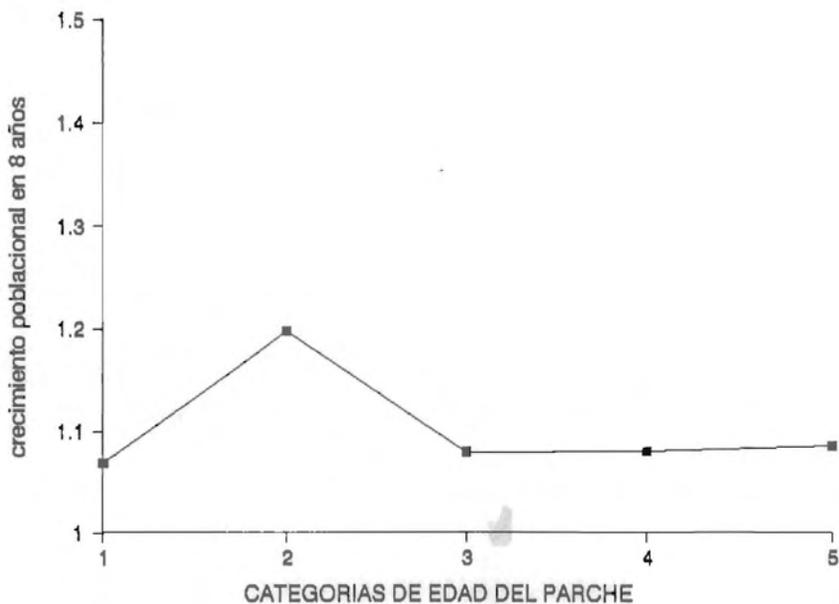


Fig 23. Crecimiento poblacional adultos de *Astrocaryum mexicanum* en las diferentes fases de mosaico de regeneración, en 8 años, Las categorías de edad de perturbación son (1 = 0 - 2 años, 2 = 2.1 - 4 años, 3 = 4.1 - 8 años, 4 = 8.1 - 16 años y 5 = más de 16 años).

## 6.0. DISCUSION

### 6.1. EFECTO DE LA FORMACION DE CLAROS EN LA DINAMICA POBLACIONAL DE Astrocaryum mexicanum

Como organismos sésiles las plantas se enfrentan a un ambiente que cambia a medida que se desenvuelven en su ciclo de vida. Para una planta arborescente en un bosque, este cambio ocurre gradualmente sobre un eje vertical. La planta también puede experimentar cambios ambientales drásticos cuando un claro se crea en el dosel. Así, las plantas adultas son los individuos sobrevivientes de una cohorte inicial de semillas que lograron enfrentar con éxito los cambios ambientales ocurridos a lo largo su ciclo vital. La distribución espacial de los adultos de una especie se debe, en principio, a la distribución original de las semillas. En última instancia, sin embargo, dicha distribución refleja los sitios en los que las circunstancias ambientales fueron favorables para el establecimiento de árboles maduros (Sarukhán et al. 1984).

Astrocaryum mexicanum se distribuye ampliamente en el sotobosque de la selva de Los Tuxtlas (Fig. 4). Sin embargo, este estudio mostró un patrón espacial agregado en sus poblaciones juveniles y adultas. El grado máximo de agregación ocurrió a una escala de 25 m<sup>2</sup> pero agregaciones a la escala de 100 m<sup>2</sup> fueron también estadísticamente significativas. La forma de dispersión de las semillas puede

ser una posible causa de esta agregación. Esta palma produce infrutescencias que al madurar tiran los frutos en el mismo lugar. Hasta el momento no se han encontrado evidencias de una dispersión primaria considerable de las semillas (Sarukhán 1978, 1980) si bien parece que pequeños roedores dispersan secundariamente algunas semillas (J. Rodríguez, com. pers.). Como consecuencia de esto las plántulas ocurren de una manera agregada (Sarukhán 1978, 1980). A una escala de 600 m<sup>2</sup> la agregación de plántulas es máxima en cuadros de 1 X 1 m tanto en sitios maduros como en claros aunque en claros la agregación es aun más marcada (Martínez-Ramos datos no publicados). Esta escala de agregación es menor a aquella detectada en los juveniles y adultos en el presente trabajo. Por lo tanto, otros factores se encuentran involucrados en determinar la agregación en estos últimos estadios de vida.

Una hipótesis es que la agregación ocurra como consecuencia de efectos demográficos relacionados a la apertura de claros que se producen en el dosel con la caída de árboles y ramas. Estudios sobre la dinámica de claros en el sitio de estudio han mostrado que los claros más frecuentes en espacio y tiempo presentan un área menor de 50 m<sup>2</sup> pero ocurren algunos de hasta 400 m<sup>2</sup> (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1986). La concordancia entre la escala máxima de agregación y el tamaño de los claros podría sugerir que la población de A. mexicanum se ve influenciada por el proceso de formación de claros. Esta hipótesis sería

correcta si en los claros los ingresos fueran mayores y/o las muertes menores con respecto a los sitios maduros de la selva. En este trabajo se encontró que la tasa de mortalidad para palmas que se encuentran en claros es mayor que para aquellas encontradas en sitios maduros. Por esto es más probable que una mayor tasa de ingresos pueda ser causante de esta agregación. Estas posibilidades se discuten a continuación.

#### a) Mortalidad

La tasa de mortalidad anual estimada en el presente estudio para la población de adultos (0.74%) es muy cercana a aquella encontrada por Martínez-Ramos *et al.* (1988b) para palmas adultas (0.8%) en 6 sitios permanentes de observación de 600 m<sup>2</sup> durante un período de 10 años. En este último estudio no se detectaron diferencias entre categorías de edad. Sin embargo, con la información obtenida en las 2 ha fue posible detectar que aun en la población de adultos ocurre una mortalidad diferencial dependiente del tamaño (edad) de las palmas. Dentro del estadio reproductivo las palmas más jóvenes, entre 1.3 y 1.5 m de longitud del tallo y las mayores de 3 m sufren la tasa de mortalidad más elevada.

En particular, la muerte de las palmas más grandes parece deberse a traumas físicos, causados por la caída de objetos grandes (ramas y árboles) del dosel. Un argumento a favor de esta observación es que la probabilidad que tiene

una palma de recibir un golpe aumenta proporcionalmente con el tamaño de la misma. Este patrón se debe a que i) las palmas de mayor edad han presentado un mayor tiempo de exposición a la caída de ramas (o árboles) y ii) a que las palmas más viejas, cuyas copas se encuentran generalmente a mayor altura, son las que presentan el primer frente de choque a la trayectoria de objetos que caen del dosel. Cerca del 3 % de las palmas golpeadas mueren por año a consecuencia del golpe (Martínez-Ramos et al. 1988a).

En otros bosques tropicales se ha encontrado que la caída de árboles y ramas es un factor importante en determinar las tasas de mortalidad de algunas especies. Para Welfia georgii el 46 % de las plántulas muertas en un período de 8 meses se debe a la caída de objetos del dosel en La Estación Biológica La Selva, Costa Rica (Vandermeer, 1977). Clark y Clark (1987) encontraron, en el mismo sitio, que por lo menos el 16% de la mortalidad de plántulas de Dypterix panamensis fue causada por la caída de ramas, frondas de palmas y árboles. Igualmente, entre el 22 y 47 % de las muertes de los juveniles de la liana Connarus turczanionowii, en la Isla de Barro Colorado, se deben a la caída de ramas (Aide 1987). En Los Tuxtlas, Veracruz, la mayor mortalidad de la palma Chamaedorea tepejilote se concentra en el estadio de plantulas debido, principalmente, a la caída de ramas y objetos del dosel. El 55% de los adultos de esta especie que fueron doblados por esta razón, murieron (Oyama 1990).

Para las palmas adultas más jóvenes (1.3 a 1.5 m de longitud del tallo) la probabilidad de sufrir traumas por la caída de objetos es 50% menor a aquella que opera en los adultos más viejos (Fig. 14). Por lo tanto, otros factores pueden ser causantes del pico de mortalidad observado en este grupo de individuos.

Se ha sugerido que factores ambientales como una baja disponibilidad lumínica y causas endógenas, como desbalances fisiológicos (costos respiratorios mayores que ganancias fotosintéticas) pueden causar la muerte de palmas infantiles y juveniles (palmas sin tronco aparente sobre el suelo) (Sarukhán et al. 1984, 1985). En otras especies se ha encontrado una mayor sobrevivencia de plántulas en sitios iluminados. Por ejemplo, De Steven y Putz (1984) encontraron una mayor sobrevivencia de plántulas de Dypterix panamensis que fueron transplantadas a claros pequeños que otras transplantadas bajo las copas de otros árboles. Posiblemente estos fenómenos pueden actuar también en las palmas jóvenes. Los cambios fisiológicos que se presentan con el inicio del período reproductivo (Piñero et al. 1982), también pueden ser causantes de mortalidad. Quizá aquellos individuos encontrados en sitios con muy poca disponibilidad lumínica mueren al no poder compensar las nuevas demandas energéticas que acarrea la actividad reproductiva. Los adultos de mayor edad y talla posiblemente sobreviven debido a que encuentran sitios con mejor disponibilidad lumínica (Sarukhán et al. 1984).

El esclarecimiento de las hipótesis explicativas de los patrones de mortalidad observados demandan estudios fisiológicos experimentales sobre los costos de la reproducción y balances energéticos bajo condiciones lumínicas extremas. Sin embargo, en este estudio se encontró que la mortalidad para las palmas adultas es mayor para individuos que se encuentran bajo doseles abiertos y semiabiertos que bajo doseles cerrados y semicerrados. Estos resultados apoyan la idea de que la dinámica de formación de claros juega un papel importante en determinar las tasas de mortalidad en la población adulta de Astrocaryum mexicanum.

Las tasas de mortalidad no se correlacionaron con la edad de los parches. Esto se debe, posiblemente, a que el uso de los tallos de Astrocaryum mexicanum para fechar edades de claros tiene un bajo poder predictivo de las circunstancias ambientales cuando los claros formados son muy pequeños (Martínez-Ramos *et al.* 1988a). Cuando una rama cae doblando una sola palma, el sitio puede quedar fechado como un claro; sin embargo, es probable que este disturbio no de lugar a una apertura en el dosel o forme un claro pequeño que puede cerrarse rápidamente por el crecimiento lateral de copas vecinas. Así muchos sitios fechados como claros recientes son en realidad sitios en los que no se presentaron los cambios ambientales característicos de los claros grandes ( $> 100 \text{ m}^2$ ). Los claros que se forman con más frecuencia en la selva de Los Tuxtlas son menores de  $50 \text{ m}^2$  (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1986). Se puede pensar que

este es un problema importante al utilizar la edad de perturbación como indicador de las condiciones ambientales de un sitio, especialmente cuando la edad de perturbación se considera puntualmente (el tamaño del claro no se toma en cuenta). Posiblemente a esto se debe el no haber hallado ninguna relación entre la edad del parche y la altura del dosel. Para eliminar este problema es posible discernir entre sitios fechados con la misma edad pero que sufrieron los efectos de la apertura de claros de diferente tamaño. Este procedimiento (ver Martínez-Ramos et al. 1988a) se aplicará en estudios futuros.

#### b) Crecimiento

Como se mostró por estudios previos (Piñero et al., 1984; Sarukhán et al., 1984), no se encontraron diferencias significativas en el crecimiento en función de la edad de los individuos. Sin embargo, la fuerte variación interindividual observada en el crecimiento longitudinal del tallo tuvo una fuente de explicación en la heterogeneidad ambiental generada por la dinámica de formación de claros. En promedio, las mayores tasas de crecimiento se encontraron bajo doseles semiabiertos y semicerrados, donde presumiblemente existieron elevados niveles de disponibilidad lumínica. Las tasas de crecimiento más bajas se encontraron en los doseles cerrados (>32 m de altura). En los sitios abiertos (< 15 m de altura) se presentó una tasa de crecimiento intermedio que no difirió de aquel en sitios

cerrados. Ya que estos sitios abiertos fueron recientemente formados, es muy probable que el crecimiento registrado en estos sitios refleje más la historia ambiental del sitio antes de la apertura del claro. En tal caso debemos suponer que estos sitios se encontraban en un estado cerrado antes de la formación del claro. El máximo crecimiento detectado en los sitios semiabiertos y semicerrados sería entonces el resultado del efecto acumulado de claros formados en años anteriores, probablemente antes del primer censo realizado en 1982. Martínez-Ramos et al. (1988b) siguieron el crecimiento de palmas adultas a lo largo del proceso de clausura de dos claros (300 m<sup>2</sup>). Durante los diez primeros años de este proceso, la tasa de crecimiento de las palmas encontradas en claros fue el doble de aquellas encontradas en sitios cerrados. Sin embargo, a los once años el crecimiento fue estadísticamente igual en ambos sitios. Transcurrido este tiempo la altura del dosel de estos dos claros se ubicaría dentro de la categoría de sitio semicerrado, de acuerdo a la clasificación de dosel adoptado en este estudio (M. Martínez-Ramos, com. pers.).

Otros trabajos de árboles tropicales también documentan gran variación en el crecimiento longitudinal de los individuos. El incremento medio en altura, en 810 individuos de Chamaedorea tepejilote, fue entre 6 y 12 cm por año. La variación individual en los 4 años de estudio fue de 0 a 80 cm (Oyama 1990). En Dypterix panamenisis la variación se debió a factores ambientales, el crecimiento promedio en

altrua en 1 año fue 47 cm en sitios abiertos mientras sólo 4 cm en sitios maduros (Clark y Clark 1987).

La independencia de las tasas de crecimiento y la edad de perturbación puede deberse al bajo poder predictivo de los tallos doblados en la determinación de la edad de perturbación en sitios donde la mayoría de los claros son pequeños.

### c) Reclutamiento

El reclutamiento de las palmas juveniles a la categoría de adultos se ve característicamente influenciado por las condiciones ambientales generadas por la dinámica de claros. Sin embargo, la respuesta de los juveniles a dichas condiciones no es inmediata. Es 2 años después de la formación de un claro que el ingreso al estadio reproductivo se incrementa, para disminuir 3 años más tarde.

Quizá la mayor disponibilidad de recursos lumínicos durante la fase de claro permite una mayor acumulación de reservas que se reflejan en una mayor sobrevivencia en un período posterior. Si la mortalidad es, efectivamente, independiente de la edad de perturbación, entonces esta mayor tasa de reclutamiento se debe a una mayor crecimiento de los individuos bajo estas condiciones. Este estudio mostró que bajo doseles abiertos el crecimiento longitudinal de la palma es mayor que bajo doseles cerrados, lo mismo fue encontrado por Martínez-Ramos et al. (1988b). Sin embargo,

se requerirían estudios fisiológicos experimentales bajo condiciones lumínicas extremas para apoyar esta hipótesis.

#### d) Fecundidad

Igual que en trabajos anteriores (Sarukán et al. 1984 y Piñero et al. 1984) se encontró que la fecundidad (número de inflorescencias por individuo) aumenta de una manera exponencial con la edad. Una vez que las palmas alcanzan aproximadamente 3 m de longitud del tallo el número de inflorescencias por individuo permanece constante. En este estudio se mostró que la fecundidad aumenta linealmente con la altura de la copa en la vertical del bosque, lo cual sugiere que la fecundidad está determinada, en parte, por la disponibilidad de algunos recursos lumínicos. Esto implica que los individuos más pequeños o aquellos cuyas copas ocupan posiciones más bajas en el dosel ocupan puntos no favorables en estos recursos y por lo tanto su fecundidad es menor. Este patrón podría ser común para otras especies de palmas del sotobosque ya que en Chamaedora tepejilote en Los Tuxtlas el número de inflorescencias producidas por individuo también está positivamente correlacionado con su altura (Oyama 1990).

Los componentes reproductivos (la probabilidad de reproducción y la fecundidad) parecen estar determinados en parte por factores ambientales (recursos lumínicos principalmente) y en parte por factores endógenos que actúan independientemente sobre los individuos de A. mexicanum. La

luz posiblemente es un componente determinante en la probabilidad de reproducción en las palmas más jóvenes del estadio adulto. Sin embargo, después de cierta edad (palmas mayores de 3 m de longitud del tallo) la capacidad reproductiva está determinada más por aspectos fisiológicos ya que, aunque dicha probabilidad es mayor que en las categorías de menor edad, es independiente de la estructura del dosel (Fig 16).

En general, ambos componentes reproductivos fueron mayores bajo ambientes iluminados. Otros trabajos han mostrado los mismos patrones. Por ejemplo, en 5 de 13 especies de palmas estudiadas en la Isla de Barro Colorado el efecto del ambiente lumínico se expresó en una mayor probabilidad de reproducción ya que los individuos reproductivos se encontraban más frecuentemente de lo esperado al azar en condiciones abiertas que los que no poseían flores (De Steven et al. 1987).

#### 6.2. EFECTO DE LA DENSIDAD SOBRE LA DINAMICA POBLACIONAL DE Astrocaryum mexicanum

De la misma forma que en otros trabajos (Martínez-Ramos 1988b), los resultados de este estudio muestran que está operando una regulación denso-dependiente sobre la población regenerativa de Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas. El incremento neto per capita de la población juvenil disminuyó al aumentar la densidad de la población juvenil Sin embargo, dicho incremento en la población juvenil no varió

significativamente en relación a la densidad de las palmas adultas. En un trabajo anterior Martínez-Ramos et al. (manuscrito) no detectaron ninguna relación significativas entre las tasas de mortalidad de juveniles y el número de palmas maduras por sitio. Lo anterior sugiere que la sobrevivencia de los juveniles no está estrictamente condicionada por los regímenes de luz u otros recursos impuestos por palmas maduras y que otros factores pueden afectar el desempeño de los individuos. Quizá una intensificación de la competencia por otros recursos (posiblemente nutrientes minerales) esté ocurriendo. Otra posibilidad es que la población esté sujeta a la acción denso-dependiente de depredadores no detectada en este estudio. Trabajos experimentales más detallados son necesarios para entender la naturaleza de el o los procesos de regulación al que está actualmente sujeta la población de Astrocaryum mexicanum.

A nivel de la población de adultos no se encontraron evidencias de efectos densodependientes en este estudio. En otros estudios (Piñero et al., 1984; Sarukhán et al., 1984) tampoco se ha reportado ningún efecto denso-dependiente discernible en sobrevivencia crecimiento y reproducción de palmas adultas.

Otros trabajos han mostrado evidencias de fenómenos denso-dependientes en comunidades tropicales. Por ejemplo, en un estudio de un grán número de especies arboreas en 50 ha de la Isla de Barro Colorado, Hubbell y Foster (1986b)

realizaron regresiones de el número de juveniles vs. el número de adultos en diferentes escalas espaciales. Sólo las dos especies más abundantes mostraron evidencias de mecanismos reguladores. En un segundo censo en 1985 se encontraron efectos conoespecíficos negativos principalmente en sobrevivencia y crecimiento entre árboles del dosel superior y medio (Hubbell y Foster 1990).

### 6.3. DINAMICA POBLACIONAL

En 1984 Piñero y colaboradores desarrollaron un modelo matricial de la dinámica de la población de A. mexicanum incluyendo la información de campo recabada durante 6 años de estudio, en 6 sitios permanentes de observación de 600 m<sup>2</sup>. Este modelo supuso valores demográficos constantes a través del tiempo y predijo una tasa promedio anual de crecimiento de la población, en condiciones de estabilidad, de 0.46%

En estudios posteriores, incluyendo datos obtenidos durante 10 años en los sitios arriba mencionados se obtuvo una tasa anual promedio de 1.2% (Martínez-Ramos et al. 1988b). En ese trabajo también se desarrolló un modelo que incluyó los cambios que sufren los valores demográficos en claros donde la tasa finita de crecimiento poblacional anual ( $\lambda$ ) fue 0.989 mientras que en los sitios maduros fue 1.014. También se incluyó la dinámica de apertura y cierre de claros en el dosel. Este modelo predijo una tasa de crecimiento de la población de 1.1% anual (Martínez-Ramos et al. 1988b).

Las tasas finitas de crecimiento anual ( $\lambda$ ) para la población de A. mexicanum, reportadas en los trabajos antes descritos, se calcularon para un período de 8 años ( $\lambda^T =$  tasa finita de crecimiento en un tiempo T, T = 8 años). Los datos de Piñero et al. (1984) predicen un crecimiento poblacional del 3.7% para este período mientras que los de Martínez-Ramos et al. 1988b predicen un crecimiento del 10% ó 9.1% si se incluye la dinámica de formación de claros.

En el presente trabajo obtuvimos un crecimiento poblacional del 7% y 11% para adultos y juveniles respectivamente (9% para ambas poblaciones). Si utilizamos estos valores como una medida de estimación de los modelos hasta ahora desarrollados, suponiendo una estructura estable de edades y errores de muestreo similares, se desprende que:

a) El período de observación es muy importante al estimar el crecimiento poblacional de una especie. Se obtuvo una mejor aproximación de la tasa de crecimiento considerando un período de 10 años (Martínez-Ramos et al. 1988b) que considerando un período de 6 años Piñero et al. (1984) b) Para esta especie, el área de estudio no tiene un efecto primordial al calcular dicha tasa en un período de observación largo. El valor encontrado por Martínez-ramos et al. para los 6 sitios de 600 m<sup>2</sup> es similar al obtenido en el presente estudio en 2 ha c) Al considerar los efectos generados por el mosaico de regeneración de la selva se obtuvieron valores similares a aquellos calculados para la misma área, en el mismo período, sin tomar en cuenta dichos

efectos (Martínez- Ramos et al. 1998b). Por lo que es necesario hacer análisis más rigurosos para evaluar la contribución de los efectos generados por la dinámica de claros en la estimación de tasas de crecimiento poblacional.

Recientemente, Martínez-Ramos et al. (manuscrito) desarrollaron un nuevo modelo matricial para evaluar el papel de los factores denso-dependientes que detectaron actuando sobre la población de juveniles (similares a los encontrados en el presente trabajo) y encontraron que el tiempo para alcanzar el equilibrio es de 1024 años. Este modelo predice una densidad poblacional en equilibrio 6 veces mayor que la actual lo cual sugiere una población en crecimiento. De hecho, en el presente trabajo se registró, pese a la regulación denso-dependiente detectada, un incremento anual de la población de palmas juveniles de 1.3% y de 0.84% para los adultos.

De acuerdo a lo anterior el tiempo para que la población de A. mexicanum en el sitio de estudio alcance sus densidades de equilibrio es muy largo. Este tiempo es suficiente para que otros factores limitantes actúen sobre la población. Estos factores pueden ser perturbaciones más severas que las producidas por la dinámica de regeneración natural como tormentas ciclónicas, terremotos, etc. La selva de Los Tuxtlas puede estar sujeta a estas perturbación por su situación geográfica. Nuestro sitio de estudio se localiza en la sierra de Los Tuxtlas cuyo punto más alto es el Volcán San Martín. Se ha reportado como la última fecha

de erupción el año de 1793 (Bongers et al. 1988). Sin embargo, no se ha realizado ningún estudio que relacione estos eventos de perturbación a la dinámica poblacional de alguna especie en Los Tuxtlas. Aunque en otros bosques tropicales se ha documentado la existencia de perturbaciones de este tipo (Webb 1958, Garwood et al. 1979), en muy pocos trabajos se ha evaluado el papel de estos eventos en el contexto de la dinámica poblacional de alguna especie (Crow 1980).

#### 6.4. CONSIDERACIONES FINALES

En este trabajo se han mostrado evidencias de la acción de mecanismos de naturaleza denso-dependiente y denso-independiente actuando sobre la población de A. mexicanum. En otros trabajos, por ejemplo, el trabajo de Hubbell y Foster (1983) en 50 ha en la Isla de Barro Colorado, Panamá se han detectado patrones similares. Los resultado de un primer censo en 1982 utilizando un enfoque estático mostraron evidencias débiles de denso-dependencia excepto para las dos especies más abundantes del dosel. La conclusión de este trabajo fue que la mayoría de las especies parecían estar lejos de las densidades en las que factores denso-dependientes comienzan a actuar y por lo tanto en un estado de desequilibrio (Hubbell y Foster 1986b). Sin embargo, el análisis dinámico de un recenso en 1985 mostró evidencias de efectos denso-dependientes más fuertes y difundidos en la comunidad de árboles

(principalmente en el crecimiento de juveniles) que las detectadas en el primer censo (Hubbell y Foster 1990). Por lo anterior, es importante considerar que un enfoque estático puede dar resultados muy diferentes de aquellos obtenidos a través de un enfoque dinámico y por lo tanto estudios a largo plazo son esenciales en el entendimiento de la dinámica de comunidades de organismos de larga vida. Por otro lado, los fenómenos denso-dependientes parecen estar actuando en organismos abundantes y de amplia distribución. Sin embargo, en la mayoría de los bosques tropicales hay como en Los Tuxtlas, muy pocas especies abundantes y muchas especies raras (Hubbell y Foster 1987). Sería muy interesante explorar los mecanismos que mantienen los tamaños poblacionales en estas especies y cuál es la contribución de ambas especies en determinar la dinámica de la comunidad.

Finalmente, este trabajo ha mostrado en lo concerniente a la dinámica poblacional de Astrocaryum mexicanum que:

i) La población de esta palma en el sitio de estudio está creciendo actualmente.

ii) El proceso de formación de claros produce cambios demográficos en la población. En claros la mortalidad fecundidad y reclutamiento se incrementan. Sin embargo la dinámica poblacional no responde inmediatamente al efecto de los claros sino 4 años más tarde.

iii) En los Tuxtlas esta población parece estar regulada por factores denso-dependientes que actúan principalmente a nivel de los juveniles.

Por lo tanto ambas fuerzas denso-independientes y denso-dependientes actúan para determinar la dinámica y densidad poblacional de Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas. Aún cuando hay evidencias de una regulación denso-dependiente actuando a nivel de los juveniles de A. mexicanum esta no parece ser lo suficientemente fuerte para mantener a la población en un punto de equilibrio. De hecho la población actual se encuentra alejada de dicho punto. Es posible que algunos eventos de perturbación a gran escala puedan alejar de manera recurrente a la población de sus densidades de equilibrio.

Para realizar una cuantificación de la verdadera contribución de las fuerzas que tienden a mantener el equilibrio en la comunidad de árboles en Los Tuxtlas en relación a las fuerzas que lo perturban se requieren estudios demográficos rigurosos y de largo plazo. Además estudios experimentales más detallados, así como un mayor conocimiento de la fisiología y ecología de poblaciones de las fases demográficamente críticas de las especies. En A. mexicanum tal fase parece ser el estadio prerreproductivo.

Como se  
Haga ad  
24

## 7.0. BIBLIOGRAFIA

- Aide, M. (1987). Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. Biotropica 19:284-85.
- Alvarez-Buylla, E. (1986) Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. en la selva de Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Antonovics, J. y D. A. Levin (1980). The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11:411-52.
- Aubreville, A. (1938). La forêt coloniale: Les forêts de l'Afrique occidentale française. Ann. Acad. Sci. Colon. 9:1-245.
- Augsburger, C. K. (1984). Seedling survival among tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. Ecology. 65:1705-12.
- Baker, R. J. y J. A. Nelder (1978) The GLIM system (release 3). Manual for numerical algorithms group. Royal Statistical Society. Oxford.
- Bellows, T. S. Jr. (1981). The descriptive properties of some models for density dependence. J. Anim. Ecol. 50:139-56
- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J. y J. Carabias (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas. Vegetatio. 74:55-80
- Brokaw, N. V. L. (1985). Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology. 66:682-87.
- Brokaw, N. V. L. (1987). Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. J. Ecol. 75:9-19.
- Búrquez, A., Sarukhán, J. y A. L. Pedroza (1987). Floral biology of a primary rain forest palm, Astrocaryum mexicanum Liebm. Bot. J. Linn. Soc. 94:407-419
- Chesson, P. L. y T. J. Case (1986). Overview: non-equilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: Diamond, J. y T. J. Case (Eds.). Community ecology. Harper & Row, Nueva York. pp.229-39.

- Chesson, P. L. y R. R. Warner (1981). Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. Am. Nat. 117:923-43.
- Chizón, S. E. (1984). Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional (Biología) ENEP Zaragoza, UNAM. México.
- Clark, D. A. y D. B. Clark (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Connell model. Am. Nat. 124:769-88.
- Clark, D. A. y D. B. Clark (1987). Análisis de la regeneración de árboles del dosel en un bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. In: Clark, D. A., Dirzo, R. y N. Fetcher (Eds.). Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Rev. Biol. Trop. 35(suplemento 1):41-54.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and tropical rain forest. In: den Boer, P. J. y G. R. Gradwell (Eds.). Dynamics of populations. Centre for agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199:1302-10.
- Connell, J. H., Tracey H. G. y L. J. Webb (1984). Compensatory recruitment, growth and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. Ecol. Monogr. 54:141-64.
- Crawley, M. J. (1986). The structure of plant communities. In: Crawley, M. J. (Ed.). Plant Ecology. Blackwell, Oxford. pp.1-50.
- Crow, T. R. (1980). A rainforest chronicle: A 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. Biotropica 12:42-55.
- Denslow, J. (1980). Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12(Supl.):47-55.
- Denslow, J. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:431-51.
- De Steven, D. y F. Putz (1984) Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree Dipteryx panamensis in Panama. Oikos 43:207-16.

- De Steven, D., Windsor, D. M., Putz, F. y B. de León (1987). Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. Biotropica. 19:342-56.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y M. Martínez-Ramos (1985). La estación de biología tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. In: Gómex-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Alhambra-INIREB. pp.379-93.
- Garwood, N. C., Janos, D. P. y N. V. L. Brokaw (1979). Earthquake caused landslides: a major disturbance to tropical forests. Science 205:997-99
- Gentry, A. (1982). Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. In: Hetcht, Wallace, y Prance (Eds.). Evolutionary Biology, Vol. 15. Plenum Publishing Corporation. pp.1-81.
- Greig-Smith, P. (1983). Quantitative plant ecology. University of California Press, Los Angeles, California.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52:107-145.
- Harper, J. L. (1977) Population biology of plants. Academic Press, London & New York.
- Hartshorn, G. S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge. pp.617-38.
- Hartshorn, G. S. (1980). Neotropical forest dynamics. Biotropica 12(supl.):23-30.
- Howe, H. F. y J. Samllwood (1982). Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13:201-28.
- Hubbell, S. P. (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. Science. 203:1299-1309.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster (1983). Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for the conservation of tropical trees. In: Sutton, S. J., Whitmore, T. C. y A. C. Chadwick (Eds.). Tropical Rain Forest: Ecology and Management. British Ecological Society Special Publications no.2 Blackwell, Oxford. U.K.

- Hubbell, S. P. y R. B. Foster (1986a). Canopy gaps and the dynamics of a tropical forest. In: Crawley, M. (Ed.) Plant Ecology. Blackwell, Oxford. pp.77-96.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster (1986b). Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond, J. y T. J. Case (Eds.). Community ecology. Harper & Row, Nueva York. pp.314-29.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster (1987). La estructura en gran escala de un bosque neotropical. In: Clark, D. A., Dirzo, R. y N. Fetcher (Eds.). Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Rev. Biol. Trop. 35(suplemento 1). pp.7-22.
- Hubbell, S. P., Condit, R. y R. B. Foster. (1990) Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 330:269-81
- Hubbell, S. P. y Foster, R. (1990). The fate of juvenile trees in a neotropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. In. Bawa, K. S. y M. Hadley (Eds.). Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Parthenon Pub.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. Am. Nat. 113:81-101.
- Ibarra, G. N. (1985). Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Profesional (Biología) Fac Ciencias, UNAM. México.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of trees in tropical forest. Am. Nat. 104:501-28.
- Leigh, Jr., E. G. (1990). ¿Por qué hay tantos árboles tropicales?. In: Leigh, Jr., E. G., Rand, A. S. y D.M. Windsor (Eds.). Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Institution, Panamá. pp.15-22.
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo, (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II. INIREB-Alhambra, México. pp.191-239.

- Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez-Buylla (1986). Gap dynamics, seed dispersal and tree recruitment: the case of Cecropia obtusifolia at Los Tuxtlas, México. In: Frugivores and seed dispersal. Estrada, A. y Fleming, T. H. (Eds.). Dr. Junk Publishers. Netherlands. pp.323-346
- Martínez-Ramos, M, Alvarez-Buylla, E., Sarukhán, J. and D. Piñero (1988a). Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. J. Ecol. 76:700-16.
- Martínez-Ramos, M. Sarukhán, J. y D. Piñero (1988b). The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of Astrocaryum mexicanum at Los Tuxtlas tropical rain forest. In: Davy, A. J., Hutchings, M. J. y A. R. Watkinson (Eds.). Plant Population Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp.293-313.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Bullya, E. y J. Sarukhán (1989). Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. Ecology, 70:555-58.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Bullya, E. y J. Sarukhán. Community responses to gap dynamics in a tropical forest: a demographic approach. (manuscrito).
- Miranda, F. y X., Herández (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 29:29-179.
- Núñez-Farfán, J y R. Dirzo (1988). Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. Oikos. 51:274-84.
- Orians, G. H. (1982). The influence of tree-falls in tropical forests on tree species richness. Trop. Ecol. 23:255-79.
- Oyama, K. (1990). Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm Chamaedorea tepejilote. J. Ecol. 78:648-63
- Pacala, S. W. (1989). Plant Population Dynamics Theory. In: Roughgarden, J, May, R. M. y S. A. Levin. Perspectives in Ecological Theory. Princeton University Press. Princeton New Jersey. pp.54-68
- Pacala, S. W. y Silander, J. A. Jr. (1985). Neighbourhood models of plant population dynamics. I. Single species models of annuals. Am. Nat. 125:385-411.

- Pickett, S. T. A. (1983). Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. Tropical Ecology 24:68-84.
- Piñero, D., Sarukhán, J. y E. González (1977). Estudios demográficos en plantas: Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Méx. 37:69-118.
- Piñero, D. y J. Sarukhán (1982). Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:461-72.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M. y J. Sarukhán (1984). A population model of Astrocaryum mexicanum and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. J. Ecol. 72:977-91.
- Popma, J. y F. Bongers (1989). The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia 75:625-32.
- Richards, P. W. (1952). The tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R. E. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. Am. Nat. 111:376-81.
- Runkle, J. R. (1982). Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. Ecology. 63:1533-46.
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México, Lisua, México.
- Sale, P. F. (1977) Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. Am. Nat. 111:337-59.
- Sarukhán, J. (1978). Studies on the demography of tropical trees. In: Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmerman (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge. pp.163-84.
- Sarukhán, J. (1980). Demographic problems in tropical a tropical system. In: Solbrig, O. T. (Ed.). Demography and evolution in plant populations. University of California Press, Berkeley. pp.168-88.
- Sarukán, J., Martínez-Ramos, M. y D. Piñero (1984). The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. In: Dirzo, R. y J. Sarukhán (Eds.). Perspectives on Plant Population Biology. Sinauer Associates.

- Sarukhán, J., Piñero, D. y M. Martínez-Ramos (1985). Plant demography: A community-level interpretation. In: White, J. (Ed.). A Festschrift for John L. Harper. Academic Press, London. pp.17-31.
- Silvertown, J. (1982). Plant Population Ecology. Longman Scientific & Technical. England.
- Vandermeer, J. H. (1977) Notes on density-dependence in Welfia georgii, a lowland rainforest palm from Costa Rica. Brenesia 10/11:1-15
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia (1984). Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. In: Medina, E., Mooney, H. y C. Vázquez-Yanes (Eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Junk Publishers, The Hague, Netherlands. pp.37-50.
- Ward, J. S. y Parker, G. R. (1989). Spatial dispersion of woody regeneration in an old growth forest. Ecology. 70:1279-85.
- Warner, P. R. y P. L. Chesson (1985). Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. Am. Nat. 125:769-87.
- Webb, L. J. (1958). Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain forest. North Queensland. Aust. J. Bot. 6:220-28.
- Whitmore T. C. (1974). Change with time and the role of cyclones in tropical rain forest on Kolombangara. Solomon Islands. Paper 46. Commonwealth Forestry Institute. Oxford University Press. pp.77.
- Whitmore, T. C. (1975). Tropical rain forest of the Far East. Oxford University Press, Oxford.
- Whitmore, T. C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70:539-38.
- Zar, J.H. (1984). Biostatistical Analyses. Prentice Hall, New Jersey. pp.718.