



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

**DEMOGRAFIA E INTEGRACION CLONAL EN**  
***Reinhardtia gracilis*, UNA PALMA TROPICAL**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

ANA ELENA MENDOZA OCHOA

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL FRANCO BAQUEIRO

000204552



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**

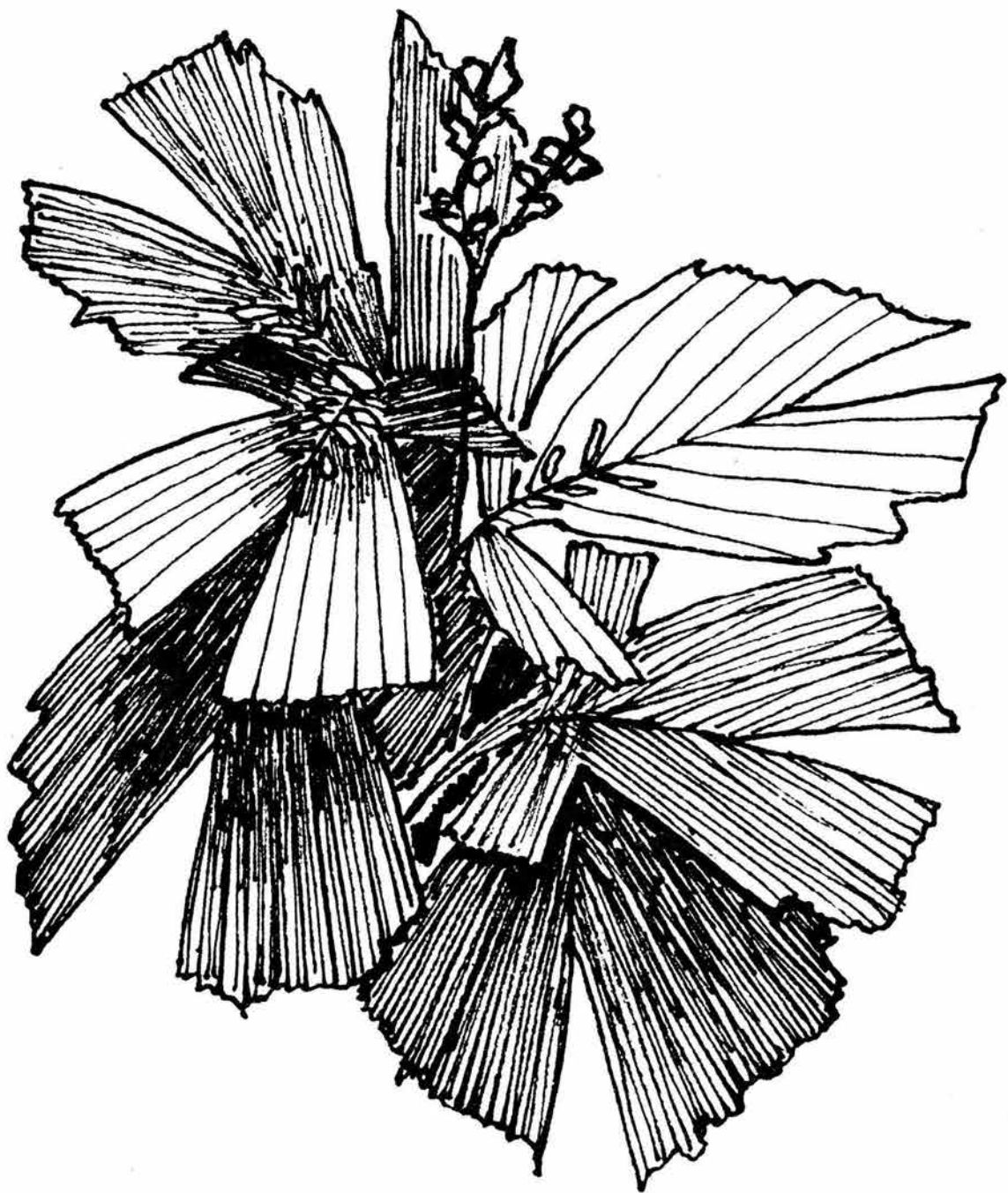


**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



**Esta Tesis se la dedico a José**

## RESUMEN

## AGRADECIMIENTOS

1. INTRODUCCION GENERAL.....	1
1.1. Introducción.....	2
1.2. Objetivos.....	10
1.3. Materiales y métodos.....	11
1.3.1. Descripción de la zona de estudio.....	12
1.3.2. Descripción de la especie.....	14
1.3.3. Elección de las plantas.....	17
2. PATRONES DE REPRODUCCION Y DE CRECIMIENTO.....	20
1.1. Introducción.....	21
1.2. Materiales y Métodos.....	23
1.3. Resultados.....	27
1.4. Discusión.....	45
3. DEMOGRAFIA DE GENETS.....	57
1.1. Introducción.....	58
1.2. Materiales y Métodos.....	61
1.3. Resultados.....	80
1.4. Discusión.....	85
4. DEMOGRAFIA DE RAMETS.....	92
1.1. Introducción.....	93
1.2. Materiales y Métodos.....	96
1.3. Resultados.....	103
1.4. Discusión.....	113
5. INTEGRACION CLONAL.....	121
1.1. Presentación.....	122
1.2. Resultados.....	123
1.4. Discusión.....	129
6. DISCUSION GENERAL.....	137
LITERATURA CITADA.....	143

## RESUMEN

Se estudió la demografía de una palma clonal, *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*, en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en Veracruz, México. En torno al concepto de que las plantas clonales tienen dos niveles de estructura poblacional, (genets y ramets), los conceptos y las técnicas demográficas se aplicaron a ambos niveles. Mediante censos periódicos realizados 3 veces por año, se registró el comportamiento demográfico de esta palma durante 3 años consecutivos, de 1988 a 1991.

Se determinaron los patrones generales de reproducción y de crecimiento (propagación vegetativa). Se sugirió que la reproducción sexual es un proceso que mantiene la diversidad genética de la población, mientras que la propagación vegetativa es una estrategia de crecimiento que tiende a maximizar la adecuación de los genets.

Mediante un modelo matricial de proyección se determinó la tasa finita de incremento poblacional ( $\lambda$ ). Con el análisis de elasticidad derivado de la matriz de proyección, se determinó la contribución relativa de los componentes de la matriz, y la de las diferentes categorías de tamaño al valor de  $\lambda$ . Se encontró que las poblaciones de genets y de ramets se encuentran en equilibrio demográfico. En ambas poblaciones la permanencia en la misma categoría de tamaño resultó ser el parámetro que más contribuye a la tasa de crecimiento poblacional. En la población de genets,  $\lambda$  resultó ser más sensible a cambios en los genets que tienen entre 6 y 8 ramets. En la población de ramets,  $\lambda$  fué más sensible a cambios en los ramets que tienen entre 0 y 25 cm y que provienen, tanto por reproducción sexual como por propagación vegetativa.

Los análisis demográficos por edad de los ramets mostraron que los ramets derivados por propagación vegetativa tienen mayores tasas de sobrevivencia y de fecundidad, mayor probabilidad de llegar a reproducirse, se reproducen más tempranamente y la tasa neta reproductiva es mayor que la de los ramets producidos por semilla. Es probable que el desarrollo de los ramets originados por propagación vegetativa esté subsidiado por otros ramets del genet, lo que confirmaría que las plantas clonales han desarrollado una estrategia de cuidado post-natal, que mejora el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción de estas especies.

Mediante un diseño experimental en el campo, se determinó el grado de integración fisiológica entre los ramets. Los resultados sugieren que la integración clonal y el rizoma juegan un papel importante en amortiguar las fluctuaciones del medio ambiente. Además, la integración clonal permite el restablecimiento del transporte de recursos cuando la competencia, la depredación o los accidentes causan daños a una parte del genet. Varios de los beneficios adaptativos del crecimiento y de la integración clonal sugeridos parecen aplicarse en el caso de *Reinhardtia gracilis*.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer, de manera muy especial, a dos personas muy relacionadas con mi desarrollo académico. Al Dr. Daniel Piñero, Director del Centro de Ecología quien me apoyó y me brindó todas las facilidades para desarrollar esta investigación y al Dr. José Sarukhán, por haber sido el iniciador de las investigaciones sobre la demografía de árboles tropicales y el principal responsable de la existencia del Centro de Ecología.

Al Dr. Miguel Franco le agradezco mucho haber aceptado dirigir esta tesis. Le agradezco también sus atinadas sugerencias durante todo el desarrollo de la investigación, las cuales ayudaron, de manera sustancial, a mejorar la calidad de la misma. Quienes conocen a Miguel Franco saben perfectamente con qué dedicación y cuidado es capaz de supervisar un trabajo y de hacer una revisión.

A los Doctores: Miguel Franco, José Sarukhán, Jorge Meave, Alma Orozco, Víctor Jaramillo, Ken Oyama y Miguel Martínez-Ramos, quienes fungieron como sinodales, les agradezco la minuciosa revisión que hicieron del manuscrito. Gracias a sus sugerencias, se pudo mejorar la versión final.

Quiero agradecer a Santiago Sinaca Colín la invaluable ayuda en el trabajo de campo y las horas que compartió conmigo para que, al final, terminara comprometiéndose con la paternidad de *Reinhardtia gracilis*, la protagonista de esta historia. Sus conocimientos de la historia natural de la selva me enseñaron a verla en color y no en blanco y negro como la veía yo y como la ve él.

A Gloria García, la verdad que no tengo palabras para agradecerle todo lo que ha hecho por mí, desde brindarme su amistad hasta brindarme todo su apoyo. Glorita me resolvió miles de problemas con gran eficiencia, sacrificando, siempre de buen humor y con la mejor disposición, sus horas de comida, de descanso y de diversión.

A Irene Pisanty, mi amiga de siempre, por su ánimo, por su conocimiento, por haber leído el manuscrito, por su confianza, por su alegría, por su amistad, y porque quiero. A ella, a su grupo del laboratorio y a su grupo del Ajusco con quienes compartí y no compartí los últimos meses: muchas gracias.

A Víctor Jaramillo le agradezco haberme ahorrado muchas horas de búsqueda en las bibliotecas y además, por dejarme consultar su bibliografía por tiempo indefinido. Gracias por su confianza.

Elena Alvarez-Buylla no solo me facilitó el acceso a sus programas de cómputo sino que, además, invirtió muchas horas en correrlos personalmente, a pesar de que Ximena venía en camino.

Por las horas de trabajo que Elena me ahorró, por todas las facilidades que me dió y por su amistad de siempre, muchas gracias.

A Ruben Pérez-Ishiwara y a Santiago Arízaga les agradezco su infinita paciencia para captar mi idea y para elaborar, una y otra vez, las complicadas figuras del ciclo de vida que aparecen en la tesis. Les agradezco también la ayuda en el trabajo de campo y la disposición para colaborar siempre conmigo. El trato cortés y la amabilidad de ambos han hecho que la convivencia con ellos sea de los más agradable.

Constantino Macías me resolvió n-mil problemas de la computadora y me enseñó a usar los trucos de los programas, por lo cual le estoy muy agradecida pero, sobre todo, por su amistad y por su entusiasmo para convencerme que tenía que escribir una tesis.

A Alma Orozco le agradezco la confianza que siempre ha tenido en mí y por sus clases diarias de humildad y de humanidad que tanta falta hacen. A Carlos Vázquez-Yánes por las mil y un consultas, apoyos, opiniones y experiencia. A los dos les agradezco su amistad y los largos momentos vividos juntos.

La amistad de Betti Benrey y de Ken Oyama fueron claves en las últimas etapas de esta tesis. Betty se convirtió en la conductora de mi grupo de apoyo, alentándome siempre con su cordialidad, su amistad, y su experiencia. Ken resolvió de manera práctica mi problema logístico. Gracias a su amistad y a la decisión que tomó, la tesis se concluyó.

A los Dres. Neal Enright y Betsie Cochran les agradezco haberme permitido usar sus programas de cómputo para analizar algunos aspectos de esta tesis y por resolver, con prontitud, algunas dudas que surgieron al utilizarlos.

Agradezco al Instituto de Biología y a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas las facilidades que me otorgaron para llevar a cabo esta investigación. Al personal de la Estación le agradezco la ayuda y las facilidades que me brindaron durante mis visitas al campo; con ellos compartí muchos momentos muy gratos.

A Marisa Mazari y a Alicia Cervantes les agradezco su cooperación y su buena disposición para resolver los problemas que se tienen que enfrentar en el proceso de escribir una tesis.

El personal administrativo del Centro ha sido excepcional en la amabilidad y en la eficiencia de sus apoyos, a Alicia, Virgilio, Adriana, Sr. Coronas, Chelito, Adriana, Ernesto, Ma. Luisa y al Sr. Manuel, muchas gracias.

A Paloma Guerra y a Aimé Mondragón les agradezco la elaboración de algunas figuras de esta tesis.



A toda mi familia, muchas gracias, especialmente a Paloma, Andrea y Eduardo.

A mis amigos de aquí y de allá. Gracias, porque siempre encontré una o miles de palabras de ánimo, de entusiasmo, de confianza, de calidez: Lalo Morales, Laura Arriaga, Exequiel, Myriam, Rocío, Carolina, Horacio, Maru de Garay, Lucy Neyra, Alicia Cevantes, Esthercita, Gaby Aramoni, Gaby Jiménez, Tita, Gela, Alicia Castillo, Nidia, Mónica, Isaac, Elleli, Erika, Clementina, Carmen, Hugh, Linda, Don Clemen, Fabián, Ana y Gerardo, Zenón, Rodolfo, Alejandro Morón, Manolo, América, Rafael Durán, Roger Orellana, Alfredo Pérez, Javier Alvarez, Memo Ibarra, Consuelo Bonfil, Paty y Daniel, Miguel, Gerardo, Ben, Luis y Valeria, Lumali, Myrna, Mayo y Pato, Conchita y Guadalupe, Alfredo Pérez-Jiménez (lo sabía), Fernando Chiang, Mariana, Rosi, Paty, Elvira, Arturo, Colleen.

Seguir escribiendo los nombres de las personas a quienes tengo algo que agradecer sería como escribir otra tesis. Son cientos de personas que estuvieron cerca de mi, oyeron mis quejas, me ayudaron en algo o en mucho, pero sobre todo fueron compañeros y amigos y eso, particularmente, lo agradezco más que cualquier otra cosa. Si por un error de omisión no aparece el nombre de alguien, de verdad le pido mil disculpas, no ha sido mi intención.



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## **1. INTRODUCCION GENERAL**

## INTRODUCCION

La estructura y la composición de especies de una gran parte de la vegetación de la tierra está determinada por especies que presentan crecimiento clonal (van Groenendael y de Kroon 1990). El crecimiento clonal puede definirse como la producción de uno o más individuos, potencialmente independientes y con idéntica composición genética, a los cuales colectivamente se les denomina clon. En la mayoría de las plantas superiores la habilidad para clonar o ser clonado depende de la capacidad que tienen las partes del tallo para producir sus propias raíces (Harper 1985).

Las plantas clonales son organismos muy exitosos. Por ejemplo, dos terceras partes de la flora de Gran Bretaña son plantas con crecimiento clonal (Abrahamson 1980). Muchas de las plantas arvenses, tan importantes en los campos de cultivo por representar serios problemas económicos a la agricultura, proliferan por medio de crecimiento clonal (Leakey 1981). Las plantas clonales se encuentran en latitudes y altitudes elevadas, en ambientes acuáticos, en pastizales pastoreados y sabanas, en el sotobosque de bosques boreales y templados, en áreas de vegetación perturbadas por el fuego (Abrahamson 1980; Cook 1983, 1985; Silander 1985). La amplia distribución geográfica, la abundancia numérica y la persistencia de estas especies se debe, en gran medida, a que presentan métodos de propagación vegetativa, como rizomas, estolones, chupones, vástagos y bulbillos (Silander 1985). Además, estas estructuras reciben recursos que se producen en otras partes de la planta (Newell 1982; Noble y Marshall 1983; Hartnett y Bazzaz 1983; Callaghan

1984; Slade y Hutchings 1987a, 1987b), lo cual aumenta las probabilidades de que se establezcan exitosamente (Sarukhán y Harper 1973; Callaghan 1984; Pitelka y Ashmun 1985; Slade y Hutchings 1987b). Es interesante mencionar, sin embargo, que la historia paleontológica de las plantas terrestres muestra que la importancia relativa de las familias con propagación vegetativa, ha disminuído aunque no en números absolutos (Tiffney y Niklas 1985).

Es posible, también, propagar a muchas especies vegetales por medios artificiales. Desde la antigüedad, se han empleado métodos de propagación cortando ciertas partes de algunas plantas y permitiendo que éstas produzcan raíces. Las partes enraizadas se establecen como plantas nuevas, las cuales, bajo condiciones normales, nunca se hubieran producido. En la mayoría de las plantas superiores la habilidad para clonar o ser clonado depende de la capacidad que tienen las partes del tallo para producir sus propias raíces (Harper 1985).

A pesar de que las prácticas hortícolas han aportado información importante sobre los métodos de propagación de especies vegetales, el conocimiento de la biología de las especies clonales en condiciones naturales, es bastante incipiente. Parte del desconocimiento estriba en que las teorías ecológica y evolutiva se han desarrollado para organismos unitarios (Harper 1977). En los organismos unitarios el genotipo se expresa en una morfología unitaria que contiene un número determinado de partes. El ciclo de vida de un organismo unitario transcurre de manera progresiva desde su nacimiento hasta su muerte (Harper y Bell 1979). En general, los individuos

unitarios se reconocen fácilmente, se producen sexualmente, alcanzan un tamaño más o menos determinado y con relativa facilidad se determina su vida media. Las plantas, a diferencia de la mayoría de los animales, no presentan estas características. Las plantas no son organismos unitarios, sino organismos modulares compuestos por unidades estructurales básicas o módulos que, en conjunto, forman una metapoblación (White 1979). Los módulos pueden ser hojas con sus meristemos axilares, yemas, metámeras, tallos, ramas, etc. El cigoto crece y se desarrolla por la iteración de las unidades estructurales básicas hasta formar el organismo modular (Harper 1981). En las plantas anuales el proceso de iteración termina con la reproducción, después de la cual el individuo muere. En las plantas perennes, el proceso de producción de módulos es continuo y no termina con la producción de semillas (Harper 1978).

Las plantas que forman clones representan un tipo particular de organismos modulares. Estas plantas no sólo se desarrollan a partir de una plántula formada por un conjunto de subunidades, sino que, además, alguna de sus partes puede formar raíces y separarse de la planta original para llevar una vida independiente. Como resultado del crecimiento clonal se producen unidades llamadas "ramets", las cuales tienen la misma identidad genética del individuo que las produce. El conjunto de ramets que se origina de una sola planta se denomina "genet" (Kays y Harper 1974).

El hecho de que las unidades estructurales de un organismo modular sean capaces de producir un nuevo organismo plantea el

problema de reconocer la identidad del individuo (Janzen 1977). Un nivel de individualidad entre los organismos clonales es aquél compuesto por los genets. En algunos genets, sin embargo, los ramets pueden llegar a separarse y llevar una vida independiente. En otros, los ramets quedan físicamente unidos pero funcionan independientemente, o bien, quedan física y fisiológicamente unidos aunque potencialmente se puedan separar (Hartnett y Bazzaz 1983; Pitelka y Ashmun 1985). En el primer caso, los ramets constituyen otro nivel de individualidad compuesto por unidades discretas, fisiológica y ecológicamente independientes, mientras que en el segundo, constituyen un todo más o menos integrado. El grado de integración o independencia fisiológica de las unidades modulares tiene diferentes consecuencias ecológicas y evolutivas en las plantas (Pitelka y Ashmun 1985). En las plantas que mantienen sus módulos físicamente conectados, la dinámica de éstos depende de las condiciones ambientales en las que se encuentra el genet. En las plantas que rompen las conexiones, sin embargo, la dinámica de los ramets depende de las condiciones que enfrenta cada ramet de manera individual.

La gama de posibilidades en las formas de crecimiento que exhiben las plantas clonales tiene, en un extremo, a las plantas cuya existencia depende de las conexiones entre sus partes y, en el extremo opuesto, a las plantas que rompen las conexiones como un proceso del crecimiento del genet (Harper 1985). Lovett-Doust (1981) distinguió dos patrones de crecimiento en las plantas clonales herbáceas: el crecimiento tipo "guerrilla" y el crecimiento tipo "falange". En el primer tipo los genets se ramifican poco y producen entrenudos muy largos, de manera que

sus ramets quedan muy separados entre sí, son capaces de colonizar grandes extensiones de terreno y su forma de crecimiento facilita la competencia con individuos de otras o de la misma especie. En la forma de crecimiento tipo "falange" los genets se ramifican frecuentemente y producen entrenudos muy cortos formando un agregado muy compacto que dificulta el crecimiento y el establecimiento de otras plantas.

El tamaño, la longevidad máxima y la vida media de los genets de poblaciones clonales son características muy difíciles, a veces imposibles, de estimar bajo condiciones naturales. Decidir si los tallos que observamos en el campo pertenecen a uno o a varios genets es una tarea difícil. En muchas especies la ramificación o la producción de un ramet ocurre a nivel subterráneo. Esto requiere hacer excavaciones para llevar a cabo las observaciones correspondientes que nos permitan determinar la identidad de los ramets. El problema es mayor cuando las conexiones se descomponen y desaparecen, quedando las partes áreas del genet como tallos independientes. En casos como éste es casi imposible contar el número de genets, a menos que exista algún tipo de polimorfismo genético que permita distinguir diferentes genets (Harper 1978), o bien que se empleen técnicas de electroforesis para diferenciar a los genets (Silander 1985).

El crecimiento modular de las plantas, en particular el de las plantas clonales, hace que las plantas sean potencialmente inmortales. Los meristemas, activos o latentes, de las plantas siempre están disponibles para continuar la producción de unidades estructurales (Watkinson y White 1985). A través de la

expansión lateral y la formación de raíces en los nudos, las plantas clonales tienen el potencial de aumentar de tamaño indefinidamente (Watkinson 1988). Así, las plantas clonales no presentan las restricciones biomecánicas que limitan el crecimiento de las plantas aclonales (Watkinson y White 1985). Esta capacidad de crecer exponencialmente en el número de unidades modulares explica por qué las plantas clonales pueden ocupar enormes extensiones de terreno y tener edades que, en algunos casos, exceden de 10,000 años (ver Cook 1983; Watkinson y White 1985).

Con base en la estructura modular de las plantas, Harper (1968) propuso por primera vez que las unidades estructurales de las plantas podían ser tratadas y, por lo tanto, analizadas como miembros de una población. Debido a las propiedades demográficas de los módulos, Harper y White (1974) reconocieron que las plantas tienen dos niveles de comportamiento poblacional: el de la población de genets, y el de la población de ramets (módulos que constituyen a un genet). Basados en los atributos poblacionales de los módulos, Bazzaz y Harper (1977) analizaron el crecimiento individual de *Linum usitatissimum* aplicando por primera vez técnicas demográficas a la población de hojas. Muchas investigaciones han seguido al trabajo de Bazzaz y Harper (1977) en donde se ha usado un enfoque modular y se han aplicado técnicas demográficas a una gran variedad de especies en condiciones naturales (Abul-Fatih y Bazzaz 1980; Shaver 1981; Maillete 1982; Chester y McGraw 1983; Fetcher y Shaver 1983; Garbutt y Bazzaz 1983; McGraw 1989; McGraw y Antonovics 1983; McGraw y Garbutt 1990). Es evidente que si el crecimiento de un



genet puede ser descrito en términos de la dinámica de poblaciones de los módulos, entonces a éstos se les pueden asignar atributos poblacionales propios tales como: una estructura de edades, una vida media, una esperanza de vida y una fecundidad y una sobrevivencia a una edad específica.

Los ecólogos interesados en estudiar la dinámica de poblaciones de plantas clonales se han enfrentado con el problema de distinguir entre un individuo ecológico-fisiológico (ramet) y un individuo genético (genet). La dificultad para identificar a estos últimos ha forzado las investigaciones hacia las poblaciones de ramets (Harper y Bell 1979; Fetcher y Shaver 1983; McGraw y Antonovics 1983; Cook 1985; Huenneke y Marks 1987; Cooper y McGraw 1988), por lo que la dinámica de las poblaciones de especies clonales ha sido descrita en términos del nacimiento y muerte de los ramets. El nivel de la población de los ramets ha sido considerado como el nivel principal del proceso demográfico (Eriksson y Jerling 1990).

Por el contrario, la dinámica de las poblaciones de los genets es aún desconocida para la mayoría de las especies clonales estudiadas. El reclutamiento de nuevos genets a través del establecimiento de plántulas, es un evento muy raro en la mayoría de las poblaciones de plantas clonales (Sarukhán y Gadgil 1974; Fetcher y Shaver 1983; Callaghan 1984; Cook 1985; Tissue y Nobel 1988). El nivel de genets es, sin embargo, el nivel principal de variación genética y, consecuentemente, la unidad de selección. La dificultad para identificar a los genets y la ausencia de reclutamiento de genets en las poblaciones clonales,

han impedido el desarrollo de conceptos y metodologías que permitan contrastar, entre otras, la importancia relativa de la reproducción sexual y de la propagación vegetativa en la adecuación de los individuos de las especies clonales.

A pesar de que la forma y el tamaño del genet dependen de la dinámica poblacional de los módulos, las consecuencias que la dinámica de los ramets tienen sobre el comportamiento demográfico de los genets no han podido ser exploradas en la mayoría de las plantas clonales. Muy pocos estudios se han realizado para determinar si la variabilidad entre ramets aumenta la adecuación de las plantas clonales (Jerling 1988; Eriksson 1988). Mas bien, los estudios que relacionan la dinámica poblacional de los ramets con el nivel de los genets se han realizado para modelar el crecimiento individual del genet (Bazzaz y Harper 1977; Abul-Fatih y Bazzaz 1980; Shaver 1981; Maillette 1982; Chester y McGraw 1983; McGraw y Antonovics 1983; McGraw 1989; McGraw y Garbutt 1990).

Varios aspectos de la ecología de poblaciones de especies clonales se encuentran bajo la influencia de la naturaleza de las interrelaciones entre los ramets. Por ejemplo, la forma en que los genets colonizan el espacio, exploran nuevos microambientes, superan los obstáculos del establecimiento, responden al efecto de competidores o depredadores, etc., dependen del grado de integración o independencia fisiológica entre los ramets (Hartnett y Bazzaz 1983; Pitelka y Ashmun 1985). Este aspecto, sin embargo, es poco conocido para la mayoría de las especies clonales.

Se han hecho algunas sugerencias acerca de las ventajas que

el hábito clonal confiere a las plantas (Cook 1985). Cook (1979), por ejemplo, propuso que, a través de la propagación vegetativa, los riesgos de mortalidad del genet se reparten entre los ramets, con lo cual se incrementan la sobrevivencia y la fecundidad de los genets. También se ha sugerido que varios ramets pueden explotar de manera más eficiente los recursos ambientales que un sólo ramet (Lovett-Doust 1981; Harper 1985). Las observaciones que indican que los ramets producidos vegetativamente están más desarrollados y tienen una probabilidad mayor de sobrevivir que las plántulas, sugieren que la propagación vegetativa es una forma de cuidado paterno (Callaghan 1984; Raphael y Nobel 1984).

Con base en los conceptos anteriores, nos propusimos desarrollar un trabajo que permitiera aplicar conceptos y metodologías en los dos niveles de estructura poblacional (genets y ramets). Para ello, elegimos una especie que, por sus características morfológicas y arquitecturales, nos facilitara llevar a cabo un estudio demográfico sobre las poblaciones de genets y de ramets.

Por otro lado, y dado que las palmas son un grupo taxonómico importante en la estructura de los bosques tropicales lluviosos (Dransfield 1978) y, además, son explotadas para múltiples usos, elegimos a la palma clonal *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* como objeto de estudio en esta investigación. Los propósitos generales de este trabajo son: primero, hacer una descripción de la historia natural de esta especie; segundo, describir los patrones demográficos tanto de la población de genets como de la

población de ramets y, tercero, determinar el grado de integración clonal en esta especie que mantiene conectados, al menos morfológicamente, a sus ramets. Las preguntas que se quieren contestar con esta investigación son:

¿Cuál es el comportamiento demográfico de una palma que tiene hábito clonal y cómo se compara éste con el de otras especies de palmas?

¿De qué manera los parámetros demográficos de la población de ramets afectan la adecuación de los genets individuales?

¿Es posible identificar características de historia de vida de la población de ramets que puedan ser relevantes en el comportamiento demográfico de la población de genets?

¿Cuál es la importancia relativa de la reproducción sexual y de la propagación vegetativa en la adecuación de esta palma?

¿Qué papel juega la integración clonal en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia de esta especie?

## **MATERIALES Y METODOS**

En esta sección se describe la metodología general del proyecto de investigación. Como la tesis está dividida en capítulos que abordan un tema específico en cada uno de ellos, también las metodologías son específicas para cada uno. Por lo anterior, se hará la descripción metodológica correspondiente en cada uno de ellos.

## Descripción de la zona de estudio

El trabajo de campo se realizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. La estación cubre una área de vegetación natural de aproximadamente 700 hectáreas. Se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México, en la región montañosa de la Sierra de Los Tuxtlas, en el Municipio de San Andrés Tuxtla, al sureste del estado de Veracruz (Fig. 1). Se sitúa entre los 18°34' y 18°36' de latitud norte y entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste (Lot-Helgueras 1976). De acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen, modificado por García (1981), el clima de la región pertenece al grupo de los cálido-húmedos (A), siendo del tipo Af(m)w''(i')g, es decir, de los más húmedos del grupo de los húmedos. Los datos climatológicos provenientes de la estación meteorológica de Coyame, localizada a 30 km al sur de la estación, indican que la temperatura media anual es de 24.6°C y la precipitación promedio anual es de 4638.5 mm. Ibarra-Manríquez (1985) menciona que la precipitación promedio anual en los terrenos de la estación es de 4725.5 mm, es decir, ligeramente mayor que en Coyame. Las comparaciones entre las curvas de precipitación registradas por la Estación de Coyame y para la Estación de Los Tuxtlas, muestran que los datos de Coyame pueden ser utilizados para describir el clima de la estación con bastante confiabilidad (Bongers et al. 1988). A pesar de que la época de mayor precipitación se concentra entre los meses de junio a noviembre, aproximadamente 30% del aporte total de agua se presenta entre diciembre y febrero (Bongers et al. 1988). La precipitación invernal se debe a la afluencia de los llamados

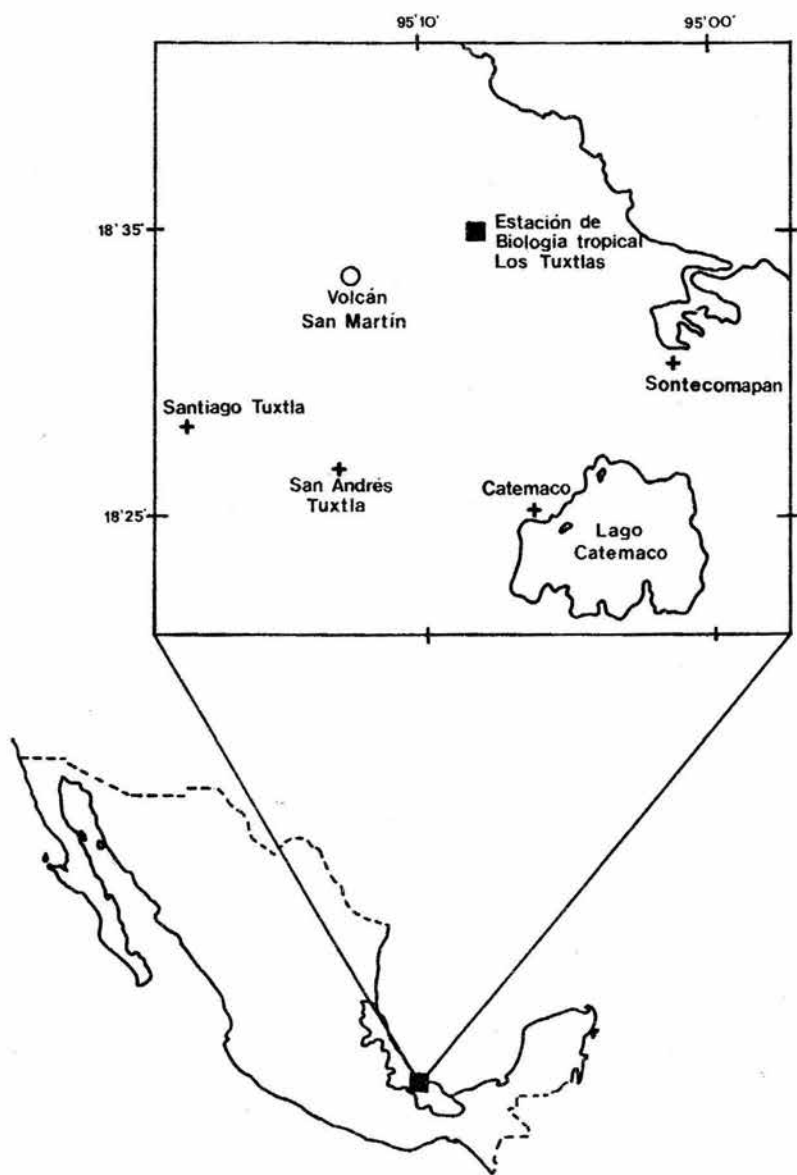


Figura 1.- Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México (Tomado de Lot-Helgueras 1976).

"nortes" que son vientos fríos provenientes del norte de Estados Unidos y Canadá los que, al calentarse y cargarse de humedad en el Golfo de México, causan precipitación en las áreas montañosas.

La mayoría (89.4%) de las especies leñosas encontradas en una hectárea de selva de la estación son especies perennifolias (Bongers et al., 1988). Miranda y Hernández X. (1963) clasificaron al tipo de vegetación encontrado en la estación como selva alta perennifolia. Los árboles alcanzan alturas de 30-35 m cuyas copas forman un dosel bastante cerrado. En esta selva no hay estratos (Popma, Bongers y Meave del Castillo 1988). Sin embargo, se puede distinguir la dominancia de algunas especies en el gradiente vertical de la selva; por ejemplo, la parte baja está dominada por la palma *Astrocaryum mexicanum*, la parte media por *Pseudolmedia oxyphyllaria* y la parte más alta por *Nectandra ambigens*.

Las especies de palmas en la estación son de talla pequeña y solamente ocupan el estrato bajo (hasta 10 m). Ibarra-Manríquez (1988; com. pers.) indica que existen 12 especies de palmas, de las cuales 7 pertenecen al género *Chamaedorea*: *C. ernestii-augusti*, *C. tepejilote*, *C. oblongata*, *C. concolor*, *C. elatior*, *C. alternans* y una especie nueva. Las cinco especies restantes son: *Astrocaryum mexicanum*, *Bactris trichophylla*, *Desmoncus ferox*, *Geonoma oxycarpa* y *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*. Las 7 especies del género *Chamaedorea* son especies dioicas, mientras que las 5 especies restantes son especies monoicas (Ibarra-Manríquez 1988; Oyama, Dirzo & Ibarra-Manríquez 1992).

De las 12 especies de palmas, cuatro tienen hábito clonal:

*Bactris tricophylla*, *Chamaedorea tepejilote*, *Desmoncus ferox* y *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*, y dos especies son trepadoras: *Chamaedorea elatior* y *Desmoncus ferox*. *Geonoma oxycarpa* es la especie más rara (Ibarra-Manríquez 1988) y *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* es la especie más pequeña. *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea tepejilote* han sido especies ampliamente estudiadas en la estación.

Bongers et al. (1988) encontraron en una hectárea de bosque 234 especies, de las cuales el 3.4% son palmas, pero el 44.3% de los individuos contenidos en esas 234 especies son individuos de palmas. Este dato muestra claramente que, aunque no es un grupo muy bien representado en términos de número de especies, sí es el grupo más grande en términos de abundancia. El número de individuos de palmas en Los Tuxtlas es comparable con el de otras comunidades tropicales (Oyama, Dirzo y Ibarra-Manríquez 1992).

#### *Descripción de la especie*

*Reinhardtia* es el único género de la Subtribu Malortienae, el cual se restringe al Nuevo Mundo. El género consta de 6 especies exclusivas de los bosques tropicales lluviosos del sur de México y de Centroamérica. De las 6 especies una llega al noroeste de Colombia y una más se encuentra en la República Dominicana (Uhl y Dransfield 1987).

El género está representado en México por dos especies: *Reinhardtia elegans* Liebman que se encuentra en pequeñas áreas de Oaxaca y Chiapas y *Reinhardtia gracilis* (Quero 1992). Moore (1957) describe 4 variedades de la especie *R. gracilis*, de las



cuales existen dos variedades en México: *R. gracilis* (H. Wendland) Drude ex Dammer var. *tennuissima* H.E. Moore y *R. gracilis* var. *gracilior* (Burret) H.E. Moore. La primera se encuentra en Oaxaca y la segunda se distribuye en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas (Quero 1992).

*Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* (a la cual llamaremos *Reinhardtia* o *R. gracilis* de aquí en adelante) es una palma monoica con crecimiento clonal (Fig. 2). Los tallos aéreos de esta palma se desarrollan por medio de ramificaciones de meristemas axilares de un rizoma subterráneo (Fig. 3), localizado a una profundidad de 10 cm, aproximadamente, produciendo el característico clon (genet) formado por uno o varios tallos. Los clones se distinguen con relativa facilidad en el campo como agregaciones de tallos agrupados a lo largo del rizoma. El crecimiento de un genet se efectúa por la adición de nuevos tallos. Los clones tienen generalmente entre 3 y 7 tallos.

Un tallo individual tiene crecimiento monopódico y crece por la adición de nuevas hojas producidas por el meristemo apical. Cada nueva hoja produce un incremento en la altura del tallo. La morfología foliar cambia con la edad de la palma. Durante los primeros años, el meristemo apical produce hojas enteras (Fig. 2). Posteriormente la palma empieza a producir hojas bifidas hasta llegar a producir hojas pinnadas cuneadas con unos pequeños orificios (ventanas) en la base de la lámina foliar, entre los dobleces. Los márgenes foliares externos son ampliamente dentados.

*Reinhardtia* florece en el mes de septiembre. Cada tallo

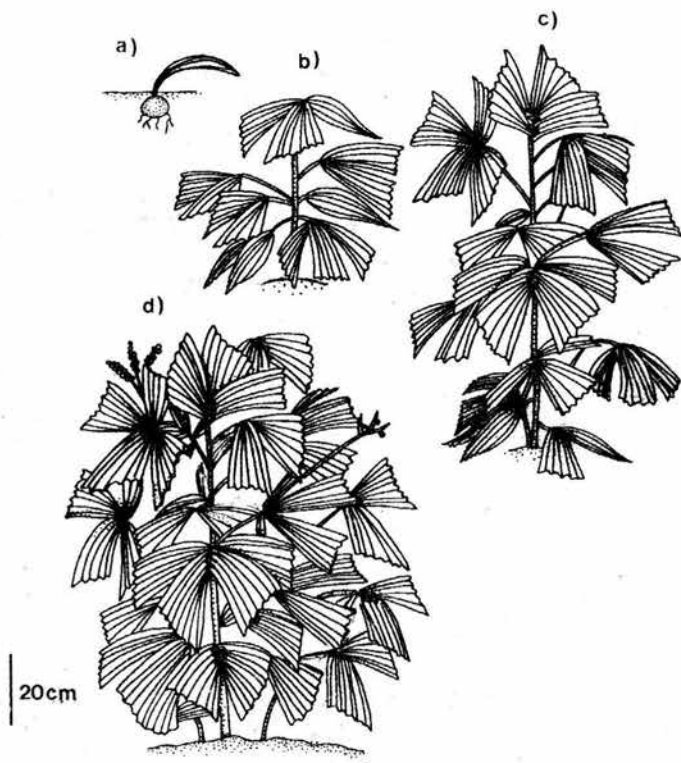


Figura 2.- Ciclo de vida de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* en Los Tuxtlas, Veracruz, México.  
a) plántula, b) genet pre-reproductivo, c) genet reproductivo y d) genet reproductivo con varios ramets.

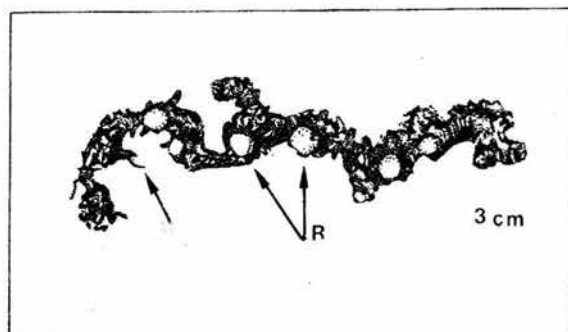


Figura 3.- Rizoma subterráneo de una palma adulta de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*. Las flechas indican la posición de un ramet (R) y la posición de una raíz (r).

produce una inflorescencia pedunculada que se desarrolla en la axila de la segunda o tercera hoja. Rara vez un tallo produce dos inflorescencias en un año. Cada inflorescencia es una panícula de 3-8 raquillas blanco-cremosas. Las raquillas portan flores masculinas y flores femeninas mezcladas a lo largo de la raquilla. Es probable que esta especie sea polinizada por el viento como sucede con otras especies de palmas (Bawa et al. 1985; L. Eguiarte com. pers.).

Los frutos empiezan a aparecer en el mes de enero y se requieren entre 4 y 6 meses para que maduren completamente. Cada infrutescencia porta 5 frutos en promedio. Cada fruto mide 1 cm de longitud aproximadamente, es de color negro y porta una sola semilla. Los frutos pueden permanecer en la planta por más de un año. Los colores negro del fruto y rojo de la infrutescencia son características que sugieren que las semillas son dispersadas por aves. Hay evidencia de que algunos de los componentes de la fauna de vertebrados del sotobosque de la selva han desaparecido o se ha reducido drásticamente el tamaño de sus poblaciones (Miranda y Dirzo 1991), por lo que es posible que la ausencia de remoción de frutos en *Reinhardtia gracilis* pueda ser explicada, en parte, por este proceso de defaunación. La interpretación de esta hipótesis, sin embargo, debe tomarse con cautela (ver Peters 1991). Las semillas germinan aproximadamente un año después de haber caído al suelo. Generalmente, las plántulas se establecen cerca de los genets establecidos.

Una vez que las palmas empiezan a producir tallos y a formar clones, éstos permanecen fisiológicamente integrados (Mendoza y Franco 1992). Esto significa que tanto el agua como los

nutrimentos pueden ser translocados entre los tallos (Albert y Mooney 1986), facilitando la producción de nuevos tallos y/o la recuperación de los daños físicos causados a las plantas por las ramas y objetos que caen del dosel superior. La caída de árboles y ramas del dosel superior representa uno de los principales factores de mortalidad en las plantas del sotobosque (Aide 1987; Gartner 1989; Clark y Clark 1989; Chazdon 1991, 1992).

#### *Elección de las plantas de estudio*

Se escogieron dos sitios con una área total de 0.25 ha en dos zonas de la selva. Todos los individuos presentes en los sitios se marcaron con un número y a cada individuo se le registraron las siguientes variables: el número total de tallos, la altura de cada tallo, el número total de hojas en cada tallo y el número de frutos presentes en los tallos. La hoja más joven en cada tallo se marcó igualmente con una cinta plástica de color.

El censo se inició en junio de 1988 y desde esa fecha y hasta septiembre de 1991 se realizaron tres censos cada año. En el mes de septiembre, cuando ocurre la floración, se registraron los tallos que producían inflorescencias, la longitud total de la raquila y el número total de flores femeninas y masculinas. En el mes de enero, cuando ocurre la fructificación, se registró el número total de frutos producidos. Finalmente, en el mes de junio, que está al principio de la época de lluvias en la zona, se registró la producción total anual de hojas.

En cada censo se contó, además, el número total de hojas, el número total de hojas nacidas y el número total de hojas muertas

número total de hojas nacidas y el número total de hojas muertas en cada tallo. Las hojas producidas entre un registro y el anterior se marcaron con un anillo de plástico de un color diferente al del censo anterior. También se llevó un registro de la sobrevivencia de las cohortes de hojas nacidas en los registros anteriores y marcadas con diferentes colores. Asimismo, se anotó la producción de tallos nuevos, los cuales se marcaron con un número progresivo dentro de cada clon. Como los tallos se pueden producir en cualquier parte del rizoma, se anotó también el número del tallo más cercano al producido, suponiendo que aquél fuera el progenitor de éste.

Las semillas que germinaban entre los censos y aparecían como plántulas al momento del registro, se anotaron como nuevos genets, se les asignó el número correspondiente y se marcó la hoja más joven. También se anotó el número de frutos en cada tallo, ya que, como se mencionó, éstos pueden permanecer en la planta por cerca de un año.

L. M. Calvo (datos no publicados) estimó la densidad de los individuos de *Reinhardtia gracilis* en los terrenos de la Estación colocando 6 transectos de 10 m de ancho y 50 m de longitud en 6 zonas de la selva. En cada transecto se eligieron cuadros al azar de un m<sup>2</sup> y se contó el número de palmas presentes, con excepción de las plántulas. Se eligieron un total de 622 cuadros, es decir, una área de muestreo de 622 m<sup>2</sup>. Por otro lado, como *R. gracilis* se encuentra distribuída en parches, se estimó la densidad de la población de esta especie dentro los parches. Para ello, se utilizó un método sin área, el cual requiere medir la distancia entre un individuo elegido al azar y su vecino más cercano

(Greig-Smith 1964). La densidad de individuos por  $m^2$  es:

$$D = 0.25 / (\sum d/n)^2$$

donde 0.25 es una constante,  $d$ =distancia entre el individuo elegido al azar y su vecino más cercano y  $n$  es el tamaño de muestra.

## **2. PATRONES DE REPRODUCCION Y DE CRECIMIENTO**



## INTRODUCCION

Al estudiar la dinámica de poblaciones de especies clonales, es muy frecuente confundir la identidad de los miembros de la población (Janzen 1977). En las plantas clonales el reclutamiento de los individuos a la población se puede establecer por dos vías: la sexual y la de la propagación vegetativa. En el primer caso, cada individuo proviene de un solo cigoto (genet) y por lo tanto, son genéticamente diferentes entre sí. En el segundo caso, la acción coordinada de células meristemáticas produce otro individuo (ramet) que desarrolla su propio sistema radicular y eventualmente se puede separar de la planta progenitora (Harper y White 1974). Estos individuos constituyen unidades fisiológicas y ecológicas independientes que tienen la misma identidad genética que el organismo que las produce, excepto cuando se producen mutaciones somáticas (Silander 1985). En muy pocas ocasiones es posible identificar a los genets de plantas clonales en el campo.

Algunos autores consideran la producción de ramets como reproducción asexual (White 1984), o como reproducción vegetativa (Abrahamson 1980; Richards 1986), por el hecho de que constituyen unidades ecológicas y fisiológicas independientes que se pueden propagar en el espacio y en el tiempo. Harper (1978), sin embargo, prefiere usar el término crecimiento, y evitar el término reproducción, para referirse al desarrollo de un organismo que proviene de un cuerpo organizado de células, independientemente de si el resultado final es un organismo que mantiene la conexión con el progenitor o, por el contrario, es un

organismo que facultativamente mantiene o pierde las conexiones. De acuerdo con Harper (1977, 1978), el término reproducción sólo debe ser usado para referirse a la formación de semillas que resultan de la recombinación genética de las células sexuales, y que determinan que el desarrollo del individuo sea a partir de una sólo célula (el cigoto). El término crecimiento, en cambio, debe emplearse para referirse a cualquier método de propagación del genet que incluya tanto al proceso de formación de semillas o de embriones sin fertilización (agamospermia) como a la formación y propagación de estructuras como rizomas, estolones, bulbilos, chupones, etc., ambos procesos agrupados bajo el término de apomixis (Stebbins 1950). El desarrollo de un individuo originado por cualquiera de estos métodos de propagación se entenderá en este texto como el crecimiento de un genet individual, o de un individuo evolutivo en el contexto de biología evolutiva (*sensu* Janzen 1977).

A diferencia de la reproducción, que generalmente es estacional y se repite durante la vida de las plantas clonales, el crecimiento ocurre de manera más o menos continua, de tal forma que el crecimiento individual puede ser descrito como un proceso continuo (Harper 1981). La reproducción es uno de los procesos más importantes del ciclo de vida de una planta. La diversidad genética resultante y la posibilidad de dispersarse hacia nuevos sitios, hacen de la reproducción sexual un proceso de importancia ecológica y evolutiva de gran trascendencia. Los patrones de floración y de fructificación, la edad en la que ocurre la primera reproducción, el número de semillas producidas,

y la frecuencia reproductiva de los individuos son elementos determinantes en la tasa reproductiva de la población (Willson 1983). La propagación vegetativa, por el contrario, produce individuos genéticamente idénticos que son capaces de perpetuar a los genotipos más exitosos dentro de poblaciones locales (Bradbury y Hofstra 1976).

El conocimiento de estos procesos, particularmente para especies de plantas tropicales, es aún muy escaso y es, sin embargo, fundamental para entender la ecología de estas especies y las fuerzas selectivas que operan sobre esos parámetros demográficos (Harper 1977). En este capítulo se describen los patrones de reproducción y de crecimiento en relación con el tamaño de los individuos de *Reinhardtia gracilis* durante tres años consecutivos y se comparan con los de otras especies de palmas. Se discute, además, la importancia relativa del crecimiento y de la reproducción en la adecuación de esta especie.

#### **MATERIALES Y METODOS**

Se trabajó con una población constituida por 142 genets de diferentes tamaños de *Reinhardtia gracilis* registrados en dos sitios de la selva de Los Tuxtlas. La población se clasificó en tamaños de acuerdo con el número de ramets en cada genet. Las observaciones se iniciaron en el mes de junio de 1988, fecha en que se censaron a las plantas, y se continuaron por 3 años consecutivos, de 1988 a 1991. En septiembre de cada año se registraron el número de flores (femeninas y masculinas), en cada

inflorescencia producida por cada ramet de cada palma. Durante el mes de enero se hizo el registro del número de frutos producidos por cada ramet de cada genet. En los meses de enero de 1988 y enero de 1992 se realizaron dos registros adicionales de la producción de frutos. En total, entonces, se tienen 5 registros de producción de frutos (enero de 1988 a enero de 1992) y 3 registros completos de floración (septiembre de 1988, 1989 y 1990) y de fructificación (enero de 1989, 1990 y 1991). Para algunos análisis se usaron los datos registrados durante 5 años y para otros se usaron los datos de 3 años (1988-89, 1989-90, 1990-91), lo cual se especificará según sea el caso. En el texto la variable tiempo se usa para referirse a los períodos anuales.

Durante los meses de enero, junio y septiembre de cada año se hizo el registro del número de ramets nacidos durante el intervalo de tiempo inmediato anterior. Los resultados, sin embargo, se presentan para la producción anual de ramets (1988-89, 1989-90 y 1990-91). En todos los casos se supuso que un ramet recién producido era producto del ramet más cercano ya existente. Se hizo esta suposición debido a que, para ciertos análisis, se requiere conocer la identidad de los ramets que producen un ramet.

Los censos se llevaron a cabo con el objeto de obtener la siguiente información sobre los componentes de la reproducción sexual y de la propagación vegetativa: i) las probabilidades de producir frutos y/o ramets, ii) la producción de infrutescencias por genet, iii) la fecundidad (frutos o ramets producidos por genet, iv) el número promedio de frutos producidos por infrutescencia y, v) el número de frutos y/o ramets producidos

por genet reproductivo.

La relación entre el tamaño de los genets y su capacidad reproductiva (reproducción sexual y propagación vegetativa) se evaluó estadísticamente mediante análisis de regresión lineal simple, con una probabilidad de 0.05 como valor crítico de significancia. Con el objeto de determinar el efecto del tiempo sobre cada uno de estos parámetros, se realizaron análisis de varianza multivariados (MANOVA) con un solo factor (tiempo), incorporando en el modelo el tamaño de los genets como una covariable. Dado que el tamaño de muestra disminuye en las categorías de tamaño más grandes, los análisis se realizaron ponderando el tamaño de los genets según el tamaño de muestra en cada categoría de tamaño.

En el caso de las variables que se expresan de manera porcentual (probabilidad de producir frutos y/o ramets) y que, en teoría, se ajustan a una distribución binomial, se obtuvo el arcoseno de la raíz cuadrada de cada proporción ( $x' = \text{arcoseno } \sqrt{x}$ ), de manera que los datos resultantes tuvieran una distribución cercana a la normalidad y pudieran ser analizados mediante análisis de regresión (Zar 1974). Asimismo, para determinar el efecto de los diferentes períodos anuales (tiempo) sobre las probabilidades de producir frutos o ramets, se realizaron los MANOVAs como se mencionó anteriormente, después de haber hecho la transformación arcoseno de la  $\sqrt{x}$  correspondiente. Estos análisis y algunos de correlación entre determinadas variables y el tamaño de los genets se realizaron usando el paquete estadístico SPSS/PC+ Advanced Statistics V2.0 (1988).

### *Estimaciones de la edad de los genets*

Para estimar la edad de los genets se partió de la suposición de que la edad es una función del número de ramets que poseen. La edad del genet, entonces, puede ser estimada si se conocen tanto el número de ramets como la tasa de producción anual de ramets. Este método, sin embargo, solo permite estimar la edad mínima que tendría un genet, ya que una estimación más precisa de la edad de los genets requeriría desenterrar el rizoma y contar el número de ramets producidos durante toda la vida. Por lo anterior, para las determinaciones de la edad, se ignoró lo que se encuentra enterrado y sólo se tomó en cuenta el número de ramets vivos al momento del censo. Además, es conveniente aclarar que para hacer las estimaciones de la edad tampoco se consideraron las tasas de natalidad y mortalidad de los ramets, lo que podría resultar en determinaciones equivocadas de las edades.

Para estimar la edad de los genets, éstos se clasificaron en tres etapas y se determinó, entonces, el tiempo promedio que las palmas permanecerían en cada una de éstas. La primera sería la etapa desde la germinación hasta antes de que la planta forme un tallo definido. De acuerdo con observaciones de campo y de laboratorio, la planta permanece 5 años aproximadamente en esta etapa (A. Mendoza, obsv. pers). La segunda etapa comprende genets con un solo tallo bien diferenciado menor de 25 cm de altura. El tiempo que un genet permanece en esta etapa depende de la tasa de producción foliar, ya que cada hoja nueva produce un incremento en la altura del tallo. El tiempo de permanencia calculado para esta etapa es de aproximadamente tres años (ver

Capítulo 4). Se eligió una altura máxima del tallo de 25 cm porque cuando un genet alcanza esta altura, es común que empiece a producir otro tallo. La tercera etapa depende del tamaño del genet (número de ramets) y de la tasa de producción de ramets. La producción de un ramet nuevo causa un cambio de categoría de tamaño. Se hizo la suposición de que la tasa de producción de los ramets depende del tamaño (número de ramets) que tenga el genet al momento de producirlo. El tiempo que un genet permanece en una categoría de tamaño dada es el inverso de la tasa de producción anual de ramets en esa categoría de tamaño, es decir, es el tiempo que se requiere para que un genet produzca otro ramet. Sumando el tiempo que va permaneciendo en cada categoría de tamaño se puede estimar la edad del genet.

## RESULTADOS

### *Edad de los genets*

La estimación de la edad de los genets de acuerdo con el número de ramets que poseen se presenta en el Cuadro 1. La categoría 0 está representada por las plántulas, las cuales son plantas que no han formado un tallo visible sobre la superficie del suelo. Es por ello que, para fines prácticos, se asignó el 0 a esta categoría para indicar la ausencia de tallo. Las siguientes categorías están representadas por el número de tallos que poseen los genets. De acuerdo con estos resultados, la longevidad mínima promedio de un genet con 9 ramets vivos fue, entonces, de 64 años.

Cuadro 1.- Edad estimada de los genets de *Reinhardtia gracilis* de acuerdo con su tamaño. El tamaño de los genets está constituido por el número de ramets vivos presentes al momento de hacer el censo. El 0 en la primera categoría de tamaño (plántulas) indica la ausencia de un tallo visible.

---

Tamaño del genet (núm. de ramets)	Edad del genet (años)
0	0 - 5
1	5 - 8
2	8 - 16
3	16 - 23
4	23 - 32
5	32 - 40
6	40 - 45
7	45 - 51
8	51 - 64
9	> 64

---

#### *Estructura de la población*

La densidad de genets de *Reinhardtia gracilis* en los terrenos de la estación fue de 900.3 individuos por hectárea. Estos se encuentran claramente distribuidos en parches. Dentro de cada uno de éstos, la densidad fue de 1.09 individuos por m<sup>2</sup>. La distribución de frecuencias del tamaño de los genets presenta una forma de "J" invertida, lo que indica un buen proceso de regeneración en la población (Fig. 1). El mayor de los genets muestreados fue un individuo con 16 ramets, el cual fue eliminado de todo análisis por suponer que alteraría la interpretación de los resultados. Así, los genets con 8 ramets representan el tamaño mayor de los individuos censados de la población inicial (Fig. 1). Durante el primer año un genet con 8 ramets produjo un ramet, por lo que pasó a ocupar una categoría de tamaño mayor (9



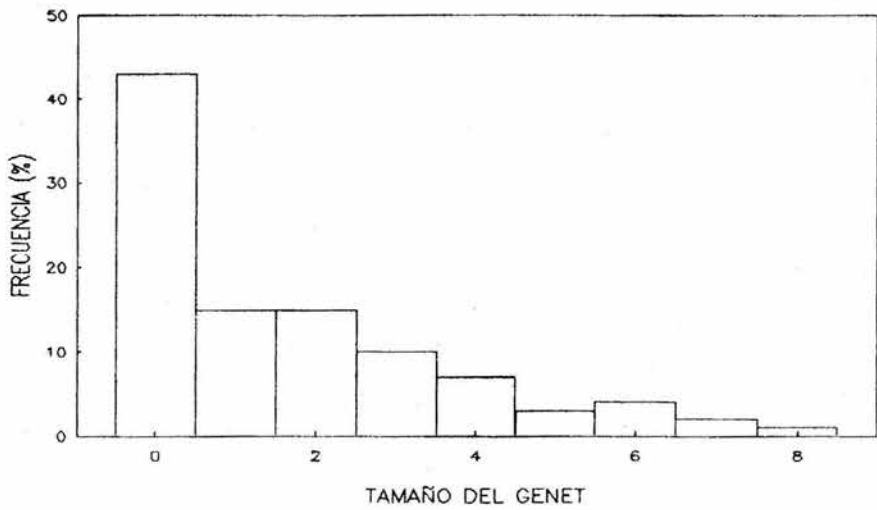


Figura 1.- Distribución de frecuencias del tamaño de los genets de una población de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

ramets).



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## PATRONES DE REPRODUCCION

### *Probabilidad de Reproducción*

La probabilidad de reproducción (proporción de individuos que producen flores del total de individuos por categoría de tamaño) se estimó utilizando el promedio de 5 registros anuales, de 1987 a 1992. En la Figura 2 se observa que la probabilidad de reproducirse se incrementa con el tamaño de los genets; las plántulas no tienen probabilidad alguna de reproducirse, mientras que los genets más grandes (9 ramets) tienen una probabilidad anual de reproducirse de 0.9. En las primeras categorías la probabilidad de reproducirse aumenta más rápidamente que en las categorías de tamaño más grandes. La función que mejor describe el comportamiento de la probabilidad de reproducción de esta palma es una función logarítmica:  $y = 0.3098 + 0.5471 \log (x)$ ;  $r=0.9868$ ,  $P<0.00005$ , (Cuadro 2).

El análisis de varianza multivariado (MANOVA) para determinar si la probabilidad de reproducirse difiere entre los 5 años, mostró que la probabilidad de reproducirse no difiere significativamente entre ellos (Cuadro 3). El tamaño de los genets al iniciar el estudio, sin embargo, sí tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de reproducirse.

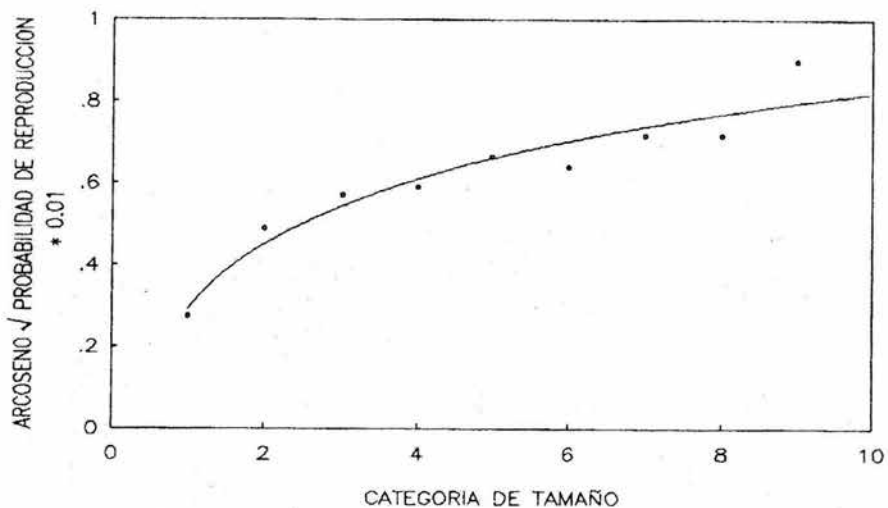


Figura 2.- Arcoseno de la  $\sqrt{\text{probabilidad de reproducción}}$  (proporción de genets que producen frutos del total de genets en cada categoría de tamaño) de *Reinhardtia gracilis*. Los valores representan el promedio de la probabilidad de reproducirse durante cinco años, para cada categoría de tamaño. La curva se ajustó a un modelo logarítmico:  $y = 0.3098 + 0.5471 \log(x)$ .

Cuadro 2.- Análisis de regresión entre la probabilidad de reproducción y el tamaño de los genets de *Reinhardtia gracilis*. Los valores de la probabilidad de reproducción son el promedio de 5 años.

Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	1.8802	1.8802	293.3782	0.00005
Residual	7	0.0507	0.0073		

Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet	0.5471	0.0340	0.9868	16.105	0.00005
Constante	0.3098	0.0363		18.980	0.00005

Con el objeto de estimar la edad a la que por primera vez se reproduce esta palma, se hizo un análisis de regresión entre la probabilidad de reproducirse y la edad de los genets. De acuerdo con Piñero y Sarukhán (1982) se puede estimar la edad a la que por primera vez se reproduce una palma utilizando la función que relaciona la probabilidad de reproducción y la edad. Usando las variables de la función obtenida y haciendo que el valor de la variable dependiente (probabilidad de reproducción) sea igual a cero, se obtiene el valor de la edad a la primera reproducción. Para este análisis se utilizó el promedio de cinco años de la probabilidad de reproducirse en cada categoría de tamaño y la estimación que se hizo de la edad de los genets. Los datos se

Cuadro 3.- Análisis de varianza multivariado de la probabilidad de reproducirse en genets de *Reinhardtia gracilis* de diferentes tamaños para 5 períodos anuales.

Covarianza de la probabilidad de reproducción en relación con el tamaño del genet.

Covariable	B	Beta	Error estándar	t	P
Tamaño del genet	0.08527	0.82145	0.009	9.335	0.0005

Análisis de varianza

Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Dentro de grupos	42	1.29	0.03		
Regresión	1	2.67	2.67	87.14	0.0005
Constante	1	0.62	0.62	20.24	0.0005
Tiempo	4	0.06	0.01	0.45	0.771

ajustaron a una función logarítmica. El resultado de este análisis muestra que la relación entre la probabilidad de reproducción y la edad de los genets es altamente significativa ( $r=0.9824$ ,  $P<0.00005$ , Cuadro 4). Este análisis predice que la edad a la que se reproduce por primera vez *Reinhardtia gracilis* es a los 4.57 años. De acuerdo con las estimaciones que se hicieron de la edad (Cuadro 1), la primera reproducción ocurre en la categoría 1, cuando los genets tienen entre 5 y 8 años de edad. Las observaciones de campo indican que la edad de los individuos que se reprodujeron por primera vez coincide con la

estimada. La altura promedio de un genet que tiene un solo tallo y se reproduce por primera vez fue de 0.27 cm.

Cuadro 4.- Análisis de regresión entre la probabilidad de reproducción y la edad de los genets de *Reinhardtia gracilis*. La probabilidad de reproducción representa el promedio de cinco registros anuales.

Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	11.4170	11.4170	221.5897	0.00005
Residual	8	0.4122	0.0515		

Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Edad del genet	0.8067	0.0542	0.9824	14.886	0.00005
Constante	-0.5323	0.0587		-9.076	0.00005

#### Número de infrutescencias por genet

El número promedio de infrutescencias producidas por genet reproductivo se registró durante 3 años (1988-89, 1989-90 y 1990-91). La cantidad de infrutescencias producidas aumentó con el tamaño de los genets (Fig. 3). Este patrón se mantuvo durante los 3 años de estudio. Los genets que tuvieron un solo tallo produjeron, en promedio, una infrutescencia, mientras que un genet con 9 ramets produjo hasta 5 infrutescencias en 1990. El

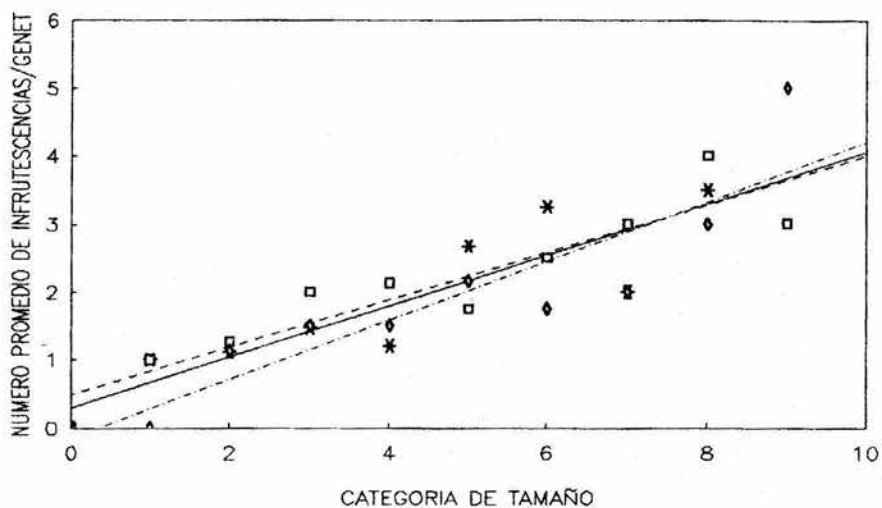


Figura 3.- Número promedio de infrutescencias producidas por genet reproductivo de *Reinhardtia gracilis* en función del tamaño de éstos en: \* 1988-89, □ 1989-90 y ◇ 1990-91. Las curvas se ajustaron a un modelo lineal: 1988-89,  $y = 0.4683 + 0.3390x$ ; 1989-90,  $y = 0.7784 + 0.2857x$ ; 1990-91,  $y = 0.4159 + 0.3247x$ .

resultado del análisis de regresión mostró que hay una relación significativa entre el número de infrutescencias producidas y el tamaño de los genets para los 3 años analizados (1988-89:  $r=0.8505$ ,  $P=0.0037$ ; 1989-90:  $r=0.8810$ ,  $P=0.0008$ ; 1990-91:  $r=0.8360$ ,  $P=0.0026$ , Cuadro 5). En general, en cada categoría de tamaño hubo muy poca variación entre años. El resultado del análisis de varianza multivariado mostró que la producción promedio de infrutescencias no difirió entre los años analizados, pero sí con el tamaño de los genets (Cuadro 6).

Cuadro 5.- Análisis de regresión entre el número de infrutescencias producidas y el tamaño de los genets de *Reinhardtia gracilis* durante a) 1988-89, b) 1989-90 y c) 1990-91.

a) Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	19.6771	19.6771	18.3019	0.0037
Residual	7	7.5260	7.5260		
Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet	0.3390	0.0793	0.85049	4.278	0.0037
Constante	0.4683	0.3198		1.464	0.1865



b) **Análisis de Varianza**

Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	14.7648	14.7648	27.7366	0.0008
Residual	8	4.2586	0.5323		

**Variables en la ecuación**

Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet	0.2857	0.0542	0.8810	5.267	0.0008
Constante	0.7784	0.2133		3.650	0.0065

c) **Análisis de Varianza**

Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	12.0218	12.0218	18.5631	0.0026
Residual	8	5.1809	0.6476		

**Variables en la ecuación**

Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet	0.3247	0.0754	0.8356	4.308	0.0026
Constante	0.4159	0.3307		1.257	0.2440

Cuadro 6.- Análisis de varianza multivariado del número de infrutescencias producidas por genet en palmas de diferentes tamaños de *Reinhardtia gracilis* durante 3 períodos anuales (1988-89, 1989-90 y 1990-91).

Covarianza de la probabilidad de la producción de infrutescencias en relación con el tamaño del genet.

Covariable	B	Beta	Error estándar	t	P
Tamaño del genet	0.3880	0.9042	0.037	10.584	0.0005

Análisis de varianza

Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Dentro de grupos	25	7.56	0.30		
Regresión	1	33.87	33.87	112.03	0.0005
Constante	1	0.37	0.37	1.21	0.282
Tiempo	2	0.36	0.18	0.59	0.562

*Número promedio de frutos por infrutescencia*

El número promedio de frutos producidos por infrutescencia fué muy similar en los genets de diferente tamaño durante los 3 años. De acuerdo con el análisis de regresión lineal para cada uno de los 3 años, el número de frutos por infrutescencia no se relacionó significativamente con el tamaño de los genets (1988-89:  $r=0.1549$ ,  $P=0.3095$ ; 1989-90:  $r=0.0624$ ,  $P=0.6602$  y 1990-91:  $r=0.1720$ ,  $P=0.3232$ ). El número promedio de frutos producidos por una infrutescencia que proviene de un genet de cualquier edad

fue, entonces, de 5.8 frutos en 1988-89, de 4.53 frutos en 1989-90 y de 5.03 frutos en 1990-91 y, de acuerdo con el análisis de varianza, estos valores no difirieron significativamente entre sí ( $F=2.58$ ,  $P=0.80$ ).

*Fecundidad (número de frutos producidos por genet)*

La fecundidad de *Reinhardtia gracilis* aumentó con el tamaño de los genets (Fig. 4). Este patrón fue consistente para los 3 años del estudio. Los análisis de regresión mostraron una relación significativa entre la producción de frutos y el tamaño de los genets para cada uno de los 3 años (1988-89:  $r=0.8894$ ,  $P=0.0013$ ; 1989-90:  $r=0.9104$ ,  $P=0.0003$ ; 1990-91:  $r=0.9100$ ,  $P=0.0003$ , Cuadro 7). El resultado del análisis de varianza multivariado mostró que la fecundidad difiere significativamente entre genets de diferentes tamaños, pero no así entre años (Cuadro 8).

Con el objeto de determinar la fecundidad de un genet cuando se reproduce por primera vez (5-8 años), se hizo una regresión entre el número promedio de frutos producidos durante 3 años y la edad estimada de los genets. El resultado de este análisis mostró que la regresión lineal es fuerte y altamente significativa ( $y = -1.6772 + 0.3162x$ ;  $r=0.9669$ ,  $P=0.00005$ , Cuadro 9) y predice, por ejemplo, que la fecundidad de un genet de 8 años es de 0.85 frutos por genet por año. El valor promedio observado de la fecundidad de genets de esa edad es de 0.87 frutos genet por genet por año.

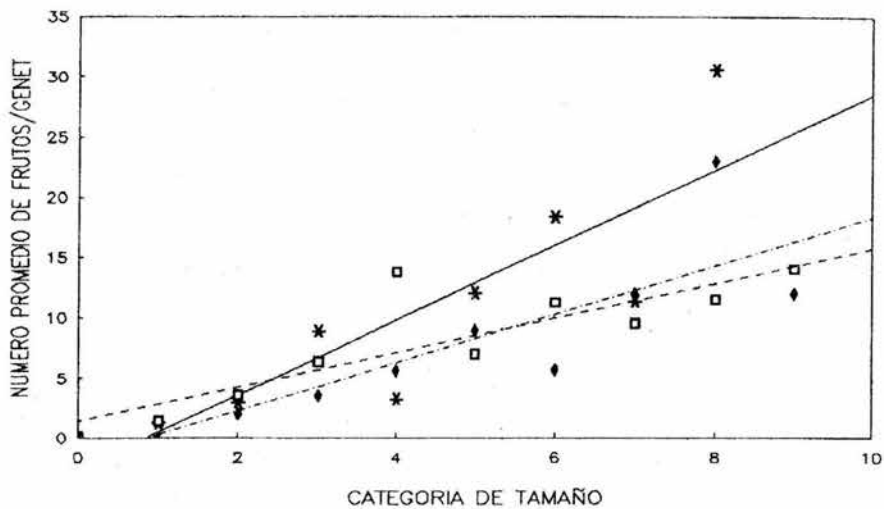


Figura 4.- Fecundidad (número promedio de frutos producidos por genet) de *Reinhardtia gracilis* en función del tamaño durante 3 años consecutivos: \* 1988-89, □ 1989-90 y ♦ 1990-91. Las curvas se ajustaron a un modelo lineal: 1988-89,  $y = -0.6490 + 2.4735x$ ; 1989-90,  $y = 0.1534 + 1.8188x$ ; 1990-91,  $y = -0.4490 + 1.4714x$

Cuadro 7.- Análisis de regresión entre la fecundidad y el tamaño de los genets de *Reinhardtia gracilis* durante a) 1988-89, b) 1989-90 y c) 1990-91.

a) Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	3567.4319	3567.4319	26.5085	0.0013
Residual	7	942.0370	134.5767		
Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet	2.4735	0.48041	0.88944	5.149	0.0013
Constante	-0.6490	1.26336		-0.514	0.6233

b) Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	2060.7021	2060.7021	38.7577	0.0003
Residual	8	425.3505	53.1688		
Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet	1.8188	0.2922	0.9104	6.226	0.0003
Constante	0.1534	0.7629		0.201	0.8457

c)

## Análisis de Varianza

Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	1274.2338	1274.2338	38.5565	0.0003
Residual	8	264.3880	33.0485		

## Variables en la ecuación

Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet	1.4714	0.2370	0.9100	6.209	0.0003
Constante	-0.4490	0.6180		-0.727	0.4882

Cuadro 8.- Análisis de varianza multivariado de la fecundidad de palmas de diferentes tamaños de *Reinhardtia gracilis* durante 3 periodos anuales (1988-89, 1989-90 y 1990-91).

Covarianza de la fecundidad en relación con el tamaño del genet.

Covariable	B	Beta	Error estándar	t	P
Tamaño del genet	2.0807	0.82162	0.289	7.207	0.0005

## Análisis de varianza

Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Dentro de grupos	25	468.91	18.76		
Regresión	1	974.13	974.13	51.94	0.0005
Constante	1	4.28	4.28	0.23	0.637
Tiempo	2	69.07	34.54	1.84	0.179

Cuadro 9 .- Regresión entre la fecundidad y la edad de los genets de *Reinhardtia gracilis*. Los valores de la fecundidad representan el promedio de 3 años (1988-89, 1989-90, 1990-91).

Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	2442.4707	2442.4707	114.7967	0.00005
Residual	8	170.2120	21.2765		

Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Edad del genet	0.3162	0.0295	0.9669	10.714	0.0000
Constante	-1.6772	0.5784		-2.900	0.0199

*Número de frutos producidos por genet reproductivo*

La producción de frutos (número promedio de frutos por genet reproductivo) se estimó con el promedio de 3 años de observación. En la Fig. 5 se observa que la producción de frutos aumenta linealmente con el tamaño de los genets ( $r=0.9835$ ,  $P=0.00005$ , Cuadro 10). Este resultado no es sorprendente ya que, como se vió, el número de infrutescencias producidas aumenta con el tamaño de los genets (Fig. 3), aunque el número de frutos producidos por infrutescencia no varía con el tamaño. Por lo tanto, el número de frutos depende del número de infrutescencias que produce un genet.

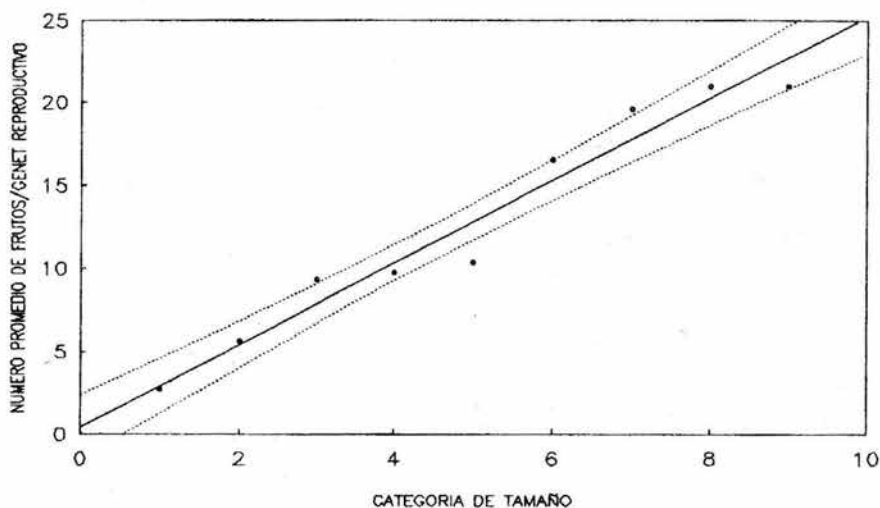


Figura 5.- Número promedio de frutos producidos por genet reproductivo de *Reinhardtia gracilis* en función del tamaño. Los valores representan el promedio de los frutos producidos durante tres años para cada categoría de tamaño. La curva se ajusto a un modelo lineal:  $y = 0.4353 + 2.4803x$ . Se muestran los límites de confianza, al 95%, de la recta ajustada.



Cuadro 10.- Análisis de regresión entre la producción de frutos y el tamaño de los genets reproductivos de *Reinhardtia gracilis*. Los valores de la producción de frutos representan el promedio de 3 años (1988-89, 1989-90 y 1990-91).

Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	1	507.5122	507.5122	236.5361	0.00005
Residual	8	17.1645	2.1456		

Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet	2.4803	0.1613	0.9835	15.380	0.00005
Constante	0.4353	0.8609		0.506	0.6268

El análisis de varianza multivariado para comparar la producción de frutos entre los 3 años no detectó diferencias significativas entre éstos, pero sí las mostró entre los diferentes tamaños de los genets (Cuadro 11).

#### PATRONES DE CRECIMIENTO

##### *Probabilidad anual de producir un ramet*

La probabilidad anual de producir un ramet (proporción de genets que produce un ramet en cada categoría de tamaño) no mostró un comportamiento definido ni entre tamaños, ni entre años. Por lo tanto, la probabilidad se estimó con el promedio de las

Cuadro 11.- Análisis de varianza multivariado de la producción de frutos en genets reproductivos de diferentes tamaños de *Reinhardtia gracilis*. El análisis se realizó usando el promedio de 3 períodos anuales (1988-89, 1989-90 y 1990-91).

Covarianza de la fecundidad en relación con el tamaño del genet.

Covariable	B	Beta	Error estándar	t	P
Tamaño del genet	2.2869	0.8191	0.320	7.138	0.0005

Análisis de varianza

Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Dentro de grupos	25	577.31	23.09		
Regresión	1	1176.67	1176.67	50.96	0.0005
Constante	1	2.63	2.63	0.11	0.738
Tiempo	2	111.07	55.53	2.40	0.111

probabilidades observadas durante 3 años (1988-89, 1989-90, 1990-91). La Figura 6 muestra la probabilidad promedio anual de producir un ramet en función del tamaño de los genets. Las plántulas (categoría 0) y los genets más grandes (con 9 ramets) no produjeron ramets, mientras que los genets que tienen de 1 a 8 ramets tuvieron probabilidades similares (0.15 - 0.3). La función que mejor describe la probabilidad que tiene un genet de cualquier tamaño de producir un ramet, es una función cuadrática  $y = 0.0161 + 0.1127x - 0.0126x^2$ ;  $r=0.9145$ ,  $P=0.0018$  (Cuadro 12).

De acuerdo con nuestras observaciones de campo, la edad a la que un genet produce un ramet por primera vez se encuentra entre los 5 y 8 años, cuando la altura promedio del tallo es de 36 cms.

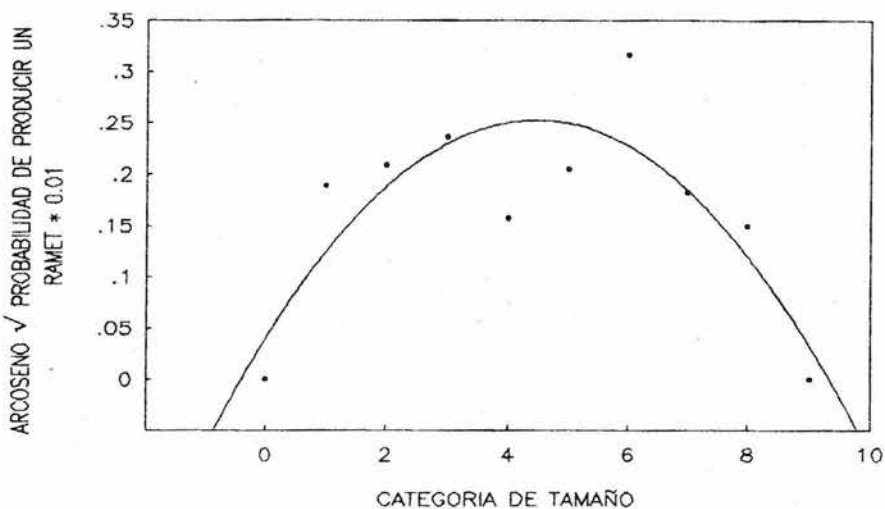


Figura 6.- Arcoseno de la  $\sqrt{\text{probabilidad de producir un ramet}}$  (proporción de genets que producen un ramet del total de genets en cada categoría de tamaño) en *Reinhardtia gracilis*. Los valores representan el promedio de la probabilidad de producir un ramet durante tres años, para cada categoría de tamaño. La curva se ajustó a una función cuadrática:  $y = 0.0161 + 0.1127x - 0.0126x^2$ .

Cuadro 12.- Análisis de regresión entre la probabilidad de producir un ramet y el tamaño de los genets de *Reinhardtia gracilis*. Los valores de la probabilidad de producir un ramet representan el promedio de 3 años (1988-89, 1989-90 y 1990-91).

Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	2	1.4265	0.7132	17.8791	0.0018
Residual	7	0.2792	0.0399		

Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet (x)	0.1127	0.0211	2.1650	5.332	0.0011
x <sup>2</sup>	-0.0126	0.0032	-1.5915	-3.920	0.0058
Constante	0.0161	0.0236		0.681	0.5179

#### Número de ramets producidos por genet

El número de ramets producidos por genet en las diferentes categorías de tamaño (el equivalente a la fecundidad) se estimó con el promedio de la producción de 3 años, de 1988 a 1991 (Fig. 7). Las plántulas y los genets en la categoría 9 no produjeron ramets (la probabilidad de producir un ramet fue de cero para estas dos categorías, Fig. 6). Las categorías intermedias produjeron un número similar de ramets. El modelo que mejor se ajusta a este comportamiento es una función cuadrática:

$$y = 0.0072 + 0.0741x - 0.007x^2; r=0.9192, P=0.0015 \text{ (Cuadro 13).}$$

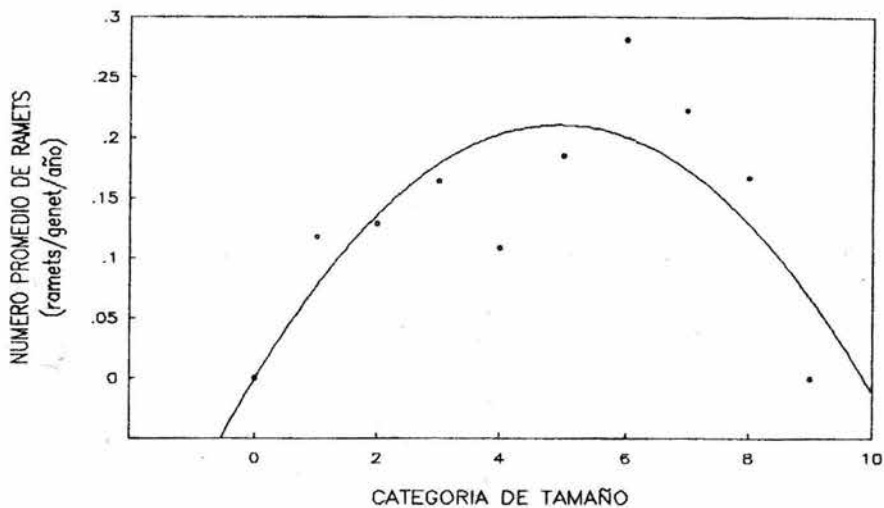


Figura 7.- Número promedio de ramets producidos por genet de *Reinhardtia gracilis* en función del tamaño. Los valores representan el promedio de los rametes producidos durante tres años, para cada categoría de año. La curva se ajustó a una función cuadrática:  
 $y = 0.0072 + 0.0741x - 0.0007x^2$

Cuadro 13.- Análisis de regresión de la producción de ramets y el tamaño de los genets de *Reinhardtia gracilis*. Los valores de la producción de un ramet son el promedio de 3 años (1988-89, 1989-90 y 1990-91).

Análisis de Varianza					
Fuente de variación	g.l.	suma de cuadrados	cuadrado medio	F	P
Regresión	2	0.8277	0.4139	19.060	0.0015
Residual	7	0.1520	0.0217		

Variables en la ecuación					
Variable	B	error estándar	Beta	t	P
Tamaño del genet (x)	0.0741	0.0156	1.8826	4.764	0.0020
x <sup>2</sup>	-0.007	0.0023	-1.1592	-2.933	0.0219
Constante	0.0072	0.0173		0.416	0.6900

#### Número de ramets producidos por genet vegetativo

El número de ramets producidos por genet "vegetativo" (genet que produce un ramet) fue de un ramet por genet por año. Este valor es el mismo para las diferentes categorías de tamaño y para los 3 años del estudio, excepto en 1990-91 cuando un genet de 2 ramets produjo 3 ramets en un solo año. Por lo tanto, el análisis multivariado no detectó diferencias significativas en la producción de ramets ni entre años ( $F=1.70$ ,  $P=0.2$ ), ni entre tamaños ( $F=1.29$ ,  $P=0.265$ ).

### *Actividad reproductiva*

Una manera de describir la actividad reproductiva de los genets es a través de la determinación del número de ramets que portan estructuras reproductivas. La Figura 8 muestra la distribución de frecuencias del número de ramets reproductivos. En esta figura sólo se incluyen a los genets potencialmente reproductivos, es decir, se han excluido a las plántulas. Estos valores son el promedio de las frecuencias de 3 años (1988-89, 1989-90 y 1990-91). El valor más alto (24.33) está representado por genets que tuvieron, por lo menos, un ramet reproductivo. La frecuencia de genets con dos ramets reproductivos disminuye en más de 50%. Las frecuencias de genets con más de dos ramets continúan disminuyendo hasta que encontramos que ningún genet tuvo más de 6 ramets con estructuras reproductivas.

### *Frecuencia reproductiva y de crecimiento*

La distribución de frecuencias del número de años en que los genets produjeron frutos o ramets se muestra en la Figura 9. Los resultados que se presentan representan 5 años de registros de la reproducción sexual (producción de frutos) y 3 años de crecimiento (producción de ramets) en palmas maduras. La mayor frecuencia reproductiva se registró para los genets maduros que se reprodujeron sexualmente durante 5 años consecutivos (35%). Por el contrario, la menor frecuencia reproductiva se registró para los genets que se reprodujeron solamente en uno de los 5 años de registro (5%). En contraste, los genets que nunca

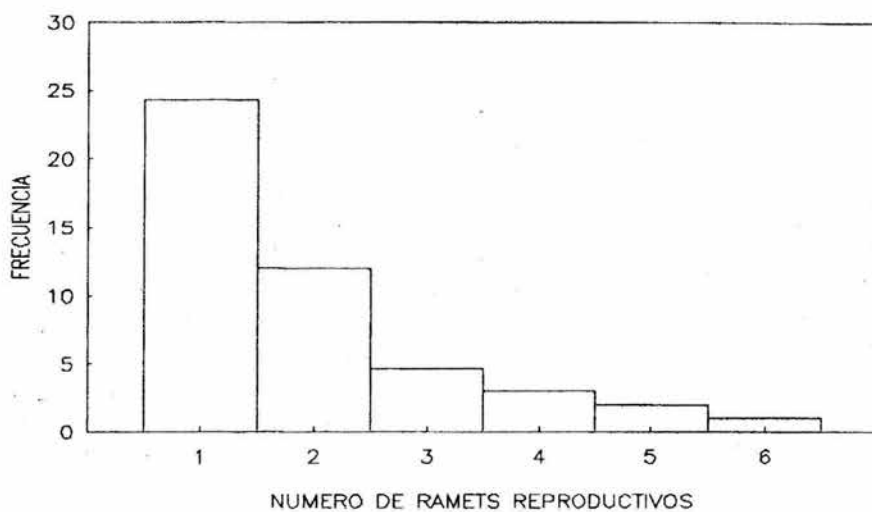


Figura 8.- Distribución de frecuencias del número de ramets que portan infrutescencias en la población de genets de *Reinhardtia gracilis*.





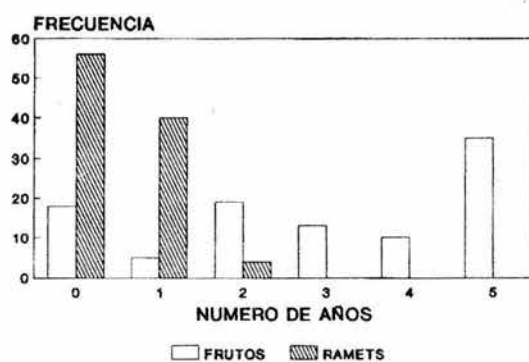


Figura 9.- Distribución de frecuencias del número de años que los genets de *Reinhardtia gracilis* producen frutos o ramets.

produjeron un ramet presentan la mayor frecuencia (56%), seguida de los genets que produjeron ramets sólo uno de 3 años (40%). Únicamente se registraron tres genets (4%) que produjeron ramets en 2 años y ninguno produjo ramets en tres años consecutivos. Es más frecuente que los genets se reproduzcan sexualmente a que produzcan ramets.

En los 5 años el 59% de la población adulta se reprodujo sexualmente por lo menos en una ocasión y el 41% restante no se reprodujo. En cuanto a la producción de ramets, el 30% de la población produjo ramets por lo menos una vez en 3 años, mientras que el 70% restante nunca lo hizo.

#### DISCUSION

Los componentes de la reproducción y del crecimiento en *Reinhardtia gracilis* tienen un patrón bien definido para cada proceso, pero difieren entre sí en varios aspectos. Los patrones de floración y de fructificación son claramente estacionales. Las flores abren sincrónicamente en el mes de septiembre. De las 10 especies de palmas de la estación de Los Tuxtlas, 3 florecen al finalizar la época de lluvias (septiembre). Estas especies son: *Reinhardtia gracilis*, *Geonoma oxycarpa* y *Chamaedorea tepejilote* (Ibarra-Manríquez 1988; Oyama 1990; Oyama, Dirzo e Ibarra-Manríquez 1992). La maduración de los frutos se inicia en enero, un par de meses antes de dar comienzo la época de "secas".

Los parámetros relacionados con la reproducción sexual muestran una fuerte dependencia con el tamaño de los genets.

Solamente el número de frutos producidos por infrutescencia no difiere significativamente con el tamaño. El mismo resultado fue obtenido por Piñero y Sarukhán (1982) para la palma *Astrocaryum mexicanum* que habita en el mismo sitio que *R. gracilis*. En estas dos especies la fecundidad depende del número de infrutescencias que se producen, el cual a su vez, depende del tamaño de los individuos. Por el contrario, *Cecropia obtusifolia*, especie pionera, muy abundante en la Estación de Los Tuxtlas, el número de frutos por infrutescencia aumenta con el tamaño de los individuos, particularmente en los individuos más viejos, por lo que en esta especie la fecundidad depende no sólo de las infrutescencias que puedan producirse, sino también de la cantidad de frutos que cada una de ellas produce (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992).

La fecundidad de *R. gracilis* se ajusta bien a las predicciones de Harper y White (1974) de que en las plantas perennes la fecundidad se incrementa con la edad. Es indudable que el patrón reproductivo de *R. gracilis*, medido como la probabilidad de reproducirse o como la fecundidad, es comparable con el de otras especies de palmas del sotobosque de la selva de Los Tuxtlas como *Astrocaryum mexicanum* (Piñero y Sarukhán 1982; Sarukhán, Martínez-Ramos y Piñero, 1984) y *Chamaedorea tepejilote* (Oyama 1987, 1992), y con el de otras especies de palmas estudiadas en otras regiones como la palma clonal *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora* en Panamá (De Steven 1989), *Iriarteia deltoidea* en Brasil (Pinard 1993) y *Rhopalostylis sapida* en Nueva Zelanda (Enright 1985, 1992). En todas estas especies, la capacidad reproductiva aumenta con el tamaño de las palmas.

Los patrones de reproducción y la variación en la reproducción dependen de la forma de crecimiento de las plantas, particularmente de los patrones de ramificación (Watkinson 1988). Las plantas que tienen un solo meristemo apical están restringidas a producir un número constante de hojas. El desarrollo de las inflorescencias en las axilas de las hojas y la producción foliar que ocurre sólo en el meristemo apical, limitan el número de inflorescencias que pueden producir las palmas (Watkinson y White 1985; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992). La reproducción en plantas con un solo meristemo apical aumenta muy rápido y posteriormente se asintotiza. Este patrón está en relación directa con la producción de hojas. El número de hojas se incrementa hasta obtener un número constante, el cual se alcanza cuando cada hoja que se produce reemplaza a una hoja que muere. En esta etapa la curva de la fecundidad se mantiene constante; la producción de semillas ya no se incrementa a pesar de que las plantas continúan creciendo y aumentando su biomasa. *Cocos nucifera* y *Elaeis guineensis* (Watkinson y White 1985) así como *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea tepejilote* (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992), son algunos ejemplos de palmas que presentan este comportamiento. En contraste, en las plantas ramificadas, con muchos meristemas, la fecundidad aumenta continuamente con el tamaño y con la edad de las plantas (Watkinson y White 1985). En *Cecropia obtusifolia*, por ejemplo, el número de yemas florales que pueden llegar a diferenciarse depende del número de ramas. Consecuentemente, la expansión de la copa, dada por el aumento en el número de ramas implica un

aumento en la fecundidad de esta especie (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992).

En *Reinhardtia gracilis* encontramos un patrón que combina el comportamiento de una palma con crecimiento monopódico y el comportamiento de una planta que tiene muchos meristemas capaces de diferenciarse en yemas florales. Los ramets individuales tienen un comportamiento similar al de las palmas aclonales con un meristemo apical. En contraste, el conjunto de ramets, es decir, el genet, se comporta como una planta ramificada. Como cada ramet produce, en promedio, una inflorescencia cuando se llega a reproducir, el número de inflorescencias que un genet puede producir es función directa del número de ramets. No en todos los ramets, sin embargo, se llega a diferenciar una yema floral. La estructura de la población de ramets dentro de cada genet, la disponibilidad de recursos y la competencia intra-ramets por recursos almacenados en la planta podrían explicar, en parte, este comportamiento. Del 59% de los genets maduros que se reprodujeron sexualmente, el 52% presentó por lo menos 1 ramet con estructuras reproductivas (Fig. 8). De ahí, la cifra disminuye considerablemente; sólo un genet tuvo 6 ramets que portaban frutos.

En relación con el número de semillas, *Reinhardtia gracilis* es una especie con una tasa de fecundidad baja, particularmente si se le compara con una clasificada como pionera (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992). El tamaño de la cosecha es más bajo que el de las otras especies de palmas del sotobosque de la selva de Los Tuxtlas, Ver. (Piñero y Sarukhán 1982; Sarukhán, Martínez-Ramos y Piñero 1984; Oyama 1987). El número de semillas que

produce un genet depende sólo del número de infrutescencias que produce, ya que el número de frutos por infrutescencia se mantiene constante.

En *Reinhardtia gracilis* la iniciación de la producción de ramets y de flores ocurren a la misma edad o tamaño, cuando el tallo alcanza alturas entre 25 y 50 cms, en el intervalo comprendido entre cinco y ocho años de edad. Al analizar el comportamiento individual de los genets se encontró, primero, que los genets que se reprodujeron sexualmente por primera vez (categoría 1) tenían una altura promedio menor que la de los genets que produjeron su primer ramet (27 y 36 cm, respectivamente) y, segundo, que algunos genets que ya habían producido un ramet (categoría 2), no se reprodujeron sexualmente. Una asociación similar entre la primera reproducción y la primera ramificación ha sido encontrada para *Cecropia obtusifolia* (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992).

Es interesante mencionar que los genets de *Reinhardtia gracilis* de la primera categoría que nunca se reprodujeron tienen alturas comprendidas entre 0 y 10 cm, lo que indica que estos genets son sexual y vegetativamente inmaduros. Se ha sugerido que la ramificación en *Cecropia obtusifolia* se dispara, o por un mecanismo interno dependiente del tamaño de los individuos, o por factores ambientales (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992). Es probable que los genets inicien uno u otro proceso cuando se rebase un cierto nivel de recursos en la planta (Eriksson 1988). Otra alternativa sería que la reproducción sexual y el crecimiento demanden diferentes recursos (Abrahamson 1980); en

tal caso, los niveles requeridos para que se efectúe uno u otro proceso no serían equivalentes (Eriksson 1988).

El comportamiento de *Reinhardtia gracilis* contrasta con los encontrados para *Podococcus barteri*, una palma clonal del sotobosque de una selva tropical lluviosa de Camerún (Bullock 1980) y para *Geonoma congesta* una especie clonal del sotobosque de una selva lluviosa de Costa Rica (Chazdon 1992). En estas especies la producción de un ramet empieza mucho antes que la reproducción sexual. La edad a la que ocurre la primera reproducción también contrasta con la de estas dos especies. *R. gracilis* alcanza la madurez sexual de un quinto a un cuarto de la edad en la que lo hacen *Podococcus barteri* y *Geonoma congesta*, respectivamente. De hecho, es la especie más precoz de todas las palmas estudiadas hasta el momento (Cuadro 14). De los árboles tropicales estudiados, *Cecropia obtusifolia* se reproduce entre tres y cinco años de edad y *Carica papaya* se reproduce al año de edad (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992).

El crecimiento de los genets tiene un patrón de comportamiento diferente del reproductivo. No se detectó una estacionalidad en la producción de ramets como ocurrió en la producción de flores o frutos. Los ramets se producen en cualquier época del año. *R. gracilis* es una especie de muy lento crecimiento. Los genets aumentan menos de 0.2 ramets por genet por año en cualquier categoría de tamaño (Fig. 7) y en cualquier año. Para *Geonoma congesta* y para *Podococcus barteri* (Bullock 1980), tampoco se encontró una correlación entre la producción de ramets y el tamaño de los individuos. En cambio, para *Oenocarpus*

*mapora* ssp. *mapora*, otra especie clonal del dosel alto de un bosque tropical húmedo en Panamá, la tasa de producción de ramets sí se correlaciona con el tamaño del genet. En esta especie la tasa de producción de ramets es, en promedio, de un ramet o menos cada año (De Steven 1989).

Cuadro 14.- Longevidad y edad a la que se alcanza la madurez sexual (en años) de especies de palmas estudiadas en diferentes regiones. En paréntesis los autores de los trabajos.

Especie	Longevidad	Edad de la primera reproducción
<i>Astrocaryum mexicanum</i> (Piñero y Sarukhán 1982)	140	23
<i>Geonoma congesta</i> ** (Chazdon 1992)	65	20
<i>Iriarteia deltoidea</i> (Pinard 1993)	96	55
<i>Podococcus barteri</i> ** (Bullock 1980)	63-74	27-36
<i>Pseudophoenix sargentii</i> (Duran 1992*)	132	64
<i>Reinhardtia gracilis</i> (este estudio)	64	5-8
<i>Rhopalostylis sapida</i> . (Enright 1985, 1992)	150-250	80-90

\* Promedio estimado de 6 sitios

\*\* Estimaciones efectuadas con los ramets

En contraste con el patrón reproductivo, sólo 15% de los adultos produjo un ramet en los 3 años, lo cual confirma el lento crecimiento de los genets individuales. Por otro lado, el 56% de



los adultos que nunca produjeron un ramet se encuentran distribuidos en las primeras 5 categorías de tamaño; de éstos, la mayor proporción (64%) se concentra en las primeras 2 categorías de tamaño. Resultados similares encontró De Steven (1989) en *Oenocarpus mapora*: menos del 40% de los genets juveniles y pre-reproductivos produjeron ramets en 5 años, mientras que casi todos los adultos produjeron por lo menos un ramet. Esto sugiere que durante las primeras etapas del ciclo de vida, los recursos generados en la planta deben ser preferente y simultáneamente destinados para el desarrollo del sistema de almacenamiento de recursos (rizoma) y para el crecimiento vertical del ramet hasta alcanzar la altura o el estado fisiológico para reproducirse o para producir otro ramet.

Por otro lado, al comparar el número de años en los que los genets produjeron estructuras reproductivas (frutos) o estructuras vegetativas (ramets), se encontró que la moda en la distribución de frecuencias fue de 5 años para la producción de frutos y de 0 años para la producción de ramets, respectivamente (Fig. 9). Es decir, la mayoría de los genets se reprodujo sexualmente y no produjo ramets durante el período de estudio. Esto parece indicar que el programa de desarrollo de la planta determina, por un lado, el tipo de meristemo que se va a desarrollar, y por otro, cómo se van a asignar los recursos entre las diferentes funciones de la planta (Watson 1986). Es probable que, debido a la integración clonal de los genets (Mendoza y Franco, 1992), la movilización de recursos almacenados en la planta determine que aumente la probabilidad de que un ramet se

reproduzca. El crecimiento clonal en esta especie no es un medio para propagarse vegetativamente, sino un medio para crecer, lo que le permite aumentar la probabilidad de reproducirse.

La ausencia de una relación entre la producción de ramets y el tamaño de los genets, así como la ausencia de variaciones temporales en esta variable, hacen suponer que la producción de un ramet depende más de las condiciones ambientales que del programa de desarrollo de la planta. El incremento en la producción foliar de *Reinhardtia gracilis* después de aplicar fertilizante alrededor de cada planta (Mendoza y Franco 1992), sugiere que esta palma tiene la capacidad de responder rápidamente a estímulos ambientales.

De la misma manera, pequeños cambios en el microclima lumínico deben tener un gran impacto en la tasa fotosintética de las plantas (Percy 1983). Estudios realizados con plantas del sotobosque de las selvas tropicales han mostrado que la reproducción y el crecimiento dependen fuertemente de la disponibilidad de luz (Percy 1983; Chazdon 1988). Se ha encontrado que la incidencia de rayos solares, sobre todo los de gran duración, causan un aumento en la capacidad reproductiva de las palmas de *Astrocaryum mexicanum* (Pérez-Ishiwara 1990). Simulaciones de la ganancia diaria de carbono llevadas a cabo por Chazdon (1986) en el sotobosque y en sitios abiertos de La Selva en Costa Rica, confirman que los rayos solares son un componente importante de la ganancia de carbono en el sotobosque. Siendo *Reinhardtia gracilis* una especie tolerante a la sombra, es razonable pensar que la incidencia de rayos solares sobre algún ramet en particular, estimule la tasa fotosintética de las

hojas de ese ramet. El crecimiento horizontal del genet logrado a través de la producción de ramets, por un lado, y el crecimiento vertical de los ramets debido a la producción de hojas, por el otro, favorecen la intercepción de luz en los dos planos. De Steven (1989) sugiere que *Oenocarpus mapora* explota de manera "oportunista" las aberturas del dosel de la selva, y que se ve particularmente favorecida en los ambientes perturbados por el viento. En esta especie, cuando las condiciones ambientales son favorables, aumenta no sólo la producción de ramets, sino también el crecimiento y la reproducción sexual de los ramets existentes (De Steven 1989). La variabilidad individual en los parámetros demográficos de esta especie apoya el hecho de que las especies se desarrollan en microsítios que difieren en las condiciones lumínicas (Sarukhán, Martínez-Ramos y Piñero 1984).

El patrón de frecuencias reproductivas de *Reinhardtia gracilis* difiere del encontrado en *Astrocaryum mexicanum* (Piñero y Sarukhán 1982) y en *Chamaedorea tepejilote* (Oyama 1990). El patrón reproductivo más frecuente en *Astrocaryum mexicanum* es el de las palmas que nunca se reprodujeron en 5 años consecutivos, mientras que el patrón más frecuente en *R. gracilis* es el de las palmas que se reprodujeron los 5 años consecutivos. En *Chamaedorea tepejilote* las frecuencias reproductivas de 1 a 4 años son, sin embargo, igualmente abundantes. Este resultado hace suponer que el rizoma y la integración clonal de la palma juegan un papel importante en el comportamiento observado. Chazdon (1991) se interroga sobre el papel del almacenamiento de

recursos en el amortiguamiento de los efectos de los herbívoros, de los daños físicos o de la disponibilidad de luz sobre el crecimiento y la reproducción de algunas especies de plantas clonales que habitan en el sotobosque de las selvas lluviosas. El hecho de no encontrar variaciones temporales en los patrones demográficos de *R. gracilis* sugiere que la función del rizoma es amortiguar dichas fluctuaciones de los parámetros ambientales. La acumulación de recursos en una estructura como el rizoma cuando las condiciones son favorables, le permitiría a esta especie hacer uso de ellos en caso de que las condiciones ambientales fueran desfavorables.

Para una especie ombrófila como *R. gracilis*, cualquier aumento en la cantidad de luz incidente debe ser utilizado para almacenar recursos en la planta, ya que aparentemente éstos no son utilizados de inmediato para crecer. Grime (1977) menciona que las plantas adaptadas a la sombra tienen tasas de crecimiento muy bajas y responden muy poco a incrementos en la cantidad de luz. Sin embargo, en estas especies es posible almacenar recursos como respuesta a cualquier incremento de luz, dada la baja tasa de crecimiento que presentan (Chapin, Schulze y Mooney 1990). Chazdon (1991) interpreta que la falta de un crecimiento aéreo obvio en las especies del sotobosque sometidas a mayor disponibilidad de luz, puede significar que estas especies distribuyan el exceso de fotosintatos hacia los sistemas de almacenamiento de carbohidratos.

Las características morfológicas, fisiológicas y arquitecturales de *Reinhardtia gracilis* explican, por un lado, las diferencias encontradas con respecto a los comportamientos de

*Astrocaryum mexicanum* (Piñero y Sarukhán 1982; Piñero, Martínez-Ramos y Sarukhán 1984) y de *Chamaedorea tepejilote* (Oyama 1987, 1990) en el sotobosque de la selva de Los Tuxtlas, y por otro, ayudan a interpretar el éxito de su permanencia en condiciones tan limitantes de luz (Chazdon 1991). En esta especie, el crecimiento y la reproducción del genet son dos procesos integrados. La producción de ramets aumenta el tamaño, la sobrevivencia a largo plazo y la fecundidad de los genets. En este contexto, la producción de ramets es una estrategia de crecimiento que tiende a maximizar la adecuación de los genets.

### **3. DEMOGRAFIA DE GENETS**

## INTRODUCCION

El uso de matrices de proyección (Leslie 1945, 1948, Lefkovitch 1965) en ecología de poblaciones no solo representa una herramienta muy útil en el análisis e interpretación de la demografía de organismos con historias de vida muy complejas (van Groenendael, de Kroon y Caswell 1988; Caswell 1989), sino también es una herramienta muy poderosa para comprender la evolución de historias de vida (Stearns 1992).

La construcción modular de las plantas, el crecimiento indeterminado y el crecimiento clonal de muchas especies vegetales son características que plantean serias dificultades en el análisis demográfico cuando se usan enfoques originalmente desarrollados para estudiar organismos unitarios (Harper 1977, Caswell 1985). Como la expresión de un genotipo puede variar considerablemente en respuesta a las condiciones cambiantes del medio ambiente, organismos de la misma edad pueden tener tasas de crecimiento diferentes, las cuales, en términos demográficos, generalmente se traducen en sobrevivencias y fecundidades diferentes.

Además de su estructura modular, las plantas con crecimiento clonal plantean otro problema en el análisis demográfico. Estas plantas tienen el potencial de incorporar nuevos individuos a la población a través de la producción de ramets (tallos, vástagos, retoños, etc.), además de, o en lugar de, el reclutamiento vía la producción de semillas. El tamaño y las tasas de crecimiento y de sobrevivencia de los ramets producidos vegetativamente son mayores

que en las plántulas (Sarukhán y Gadgil 1974; Bullock 1980; De Steven 1989).

Los organismos clonales pueden producir ramets que quedan fisiológicamente integrados o bien, que se separan para llevar una vida independiente. En cualquier instancia, el nacimiento y muerte de los ramets determinan el tamaño y el destino de un individuo genético o genet (Harper 1980). Estas características hacen que los organismos clonales exhiban una gran variación de tamaño. La plasticidad fenotípica y el crecimiento clonal complican, por lo tanto, el análisis de estas poblaciones.

Por lo anterior, los modelos matriciales que clasifican a los individuos por su edad (Leslie 1945; 1948) no pueden ser aplicados directamente a historias de vida complejas (van Groenendael, de Kroon, y Caswell 1988; Caswell 1989). Es por ello que la matriz de proyección de Lefkovitch (1965), que subdivide a la población en función de los estadios o tamaños de los individuos resulta más adecuada para organismos modulares, sobre todo si consideramos que el comportamiento demográfico de las plantas está más relacionado con su tamaño que con su edad (Harper 1977; Werner y Caswell 1977; Fiedler 1987; van Groenendael, De Kroon y Caswell 1988). Varios autores han adoptado estos modelos para analizar diferentes aspectos de la historia de vida de las plantas (por ejemplo Sarukhán y Gadgil 1974; Hartshorn 1975; Werner y Caswell 1977; Hubbell y Werner 1979; Enright y Ogden 1979; Bullock 1980; Bierzychudek 1982; Caswell 1982; Piñero, Martínez-Ramos y Sarukhán 1984).



En un estudio comparativo reciente realizado por Silvertown *et al.* (1993) sobre la demografía de 66 especies de plantas, 29 fueron de hábito clonal y de éstas, solamente 4 fueron especies leñosas. La dinámica de los ramets, y no de los genets, es lo que prevalece en estos estudios. Una parte de la dificultad estriba en reconocer individuos genéticos en la mayoría de las poblaciones clonales (Harper 1977) y otra en que el hábito clonal ha sido considerado como una molestia para su estudio y no como una adaptación interesante (Bierzychudek 1982).

Las plantas con crecimiento clonal pertenecen a especies con una amplia distribución geográfica (Silander 1985). Solamente en las zonas templadas desforestadas, el 70% son especies clonales (van Groenendael y de Kroon 1990). En el sotobosque de las selvas tropicales lluviosas abundan las plantas clonales y entre éstas, se encuentran muchas especies de palmas (Chazdon 1992). A pesar de ello, el número de investigaciones realizadas con especies arbóreas tropicales de hábito clonal es muy escaso. Las consecuencias demográficas del hábito clonal en las palmas tropicales han empezado a ser exploradas por Bullock (1980), De Steven (1989) y Chazdon (1991; 1992).

En este capítulo se presenta el primer estudio demográfico, basado en modelos matriciales de proyección, de una especie clonal que habita en una selva tropical lluviosa. El trabajo se centra en analizar la dinámica de poblaciones de genets de la palma *Reinhardtia gracilis*. Mientras que en la mayoría de las especies que se propagan vegetativamente se desconoce la identidad de los

individuos de la población, en *Reinhardtia gracilis* los clones (genets) se reconocen con relativa facilidad en el campo. En este trabajo nos propusimos contestar las siguientes preguntas:

- 1.- ¿Cuál es la tasa de crecimiento de una población de plantas con crecimiento clonal y cómo se compara ésta con la de otras especies de palmas?
- 2.- ¿Cómo se compara la distribución de tamaños de la población con la estructura de la población proyectada en el equilibrio?
- 3.- ¿Cómo son los patrones de crecimiento, reproducción y sobrevivencia de una palma con crecimiento clonal y cómo se comparan éstos con los de otras palmas?
- 4.- ¿Cuáles son los estadios del ciclo de vida de esta especie que más contribuyen al crecimiento de la población?

## MATERIALES Y METODOS

### *Descripción del Modelo*

Los modelos demográficos más simples describen los cambios que ocurren en el tamaño de una población como resultado de los nacimientos, muertes, inmigraciones y emigraciones. Los modelos exponencial y logístico consideran como equivalentes a todos los individuos de la población. Una manera más realista de analizar la dinámica de las poblaciones es reconocer la existencia de las diferencias entre los organismos que la integran, como por ejemplo, edad, tamaño, sexo, etc. Un modelo matricial que

reconoce estas diferencias fue originalmente formulado de manera independiente por Bernardelli (1941, en Caswell 1989), por Lewis (1942, en Caswell 1989) y por Leslie (1945) y, por haber sido mayormente explorado y difundido por este último, se le conoce como matriz de Leslie. Este modelo es una representación dinámica de las tablas de vida y ha sido utilizado muy frecuentemente, tanto en el estudio de la dinámica de poblaciones estructuradas por edad, como en los estudios sobre la teoría de la evolución de historias de vida.

El modelo básico en su forma matricial es:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$$

donde  $\mathbf{n}$  es un vector columna cuyos elementos son el número de individuos en cada categoría ( $\{\mathbf{n}_t = n_1, n_2, \dots, n_k\}$ ).  $\mathbf{A}$  es la matriz de Leslie que resume la contribución que un individuo promedio de una edad  $j$  hace a todas y cada una de las demás edades ( $i$ ) en el intervalo de tiempo ( $t$  a  $t+1$ ). Por lo tanto, la matriz tiene tantos renglones y columnas como edades tiene la población ( $k$ ):

$$\mathbf{A} = \{a_{ij}\} \text{ donde } i, j = 1, 2, \dots, k$$

Ya que el modelo describe el crecimiento poblacional durante el intervalo de tiempo  $t$  a  $t+1$  y predice la tasa a la cual la población crecería (de mantenerse invariables los elementos de la matriz), se conoce también como matriz de proyección.

La generalización del modelo de Leslie (1945; 1948), para cualquier categorización de los individuos de la población fue desarrollada por Lefkovitch (1965). En este modelo se clasifican

a los individuos de la población por categorías fenológicas o de tamaño y no por categorías de edad. El uso de matrices de transición es ideal para modelar el crecimiento de poblaciones estructuradas por estadios, ya que no supone una relación entre el tamaño del individuo y su edad (Caswell 1989). El modelo de Lefkovitch permite, entonces, que en el intervalo  $t$  a  $t+1$  los individuos puedan permanecer en la misma categoría, avanzar una o más categorías, regresar a otras categorías y propagarse por diversos medios (por ejemplo, por semillas o por propagación vegetativa).

#### *Estimación de la tasa finita de crecimiento*

Al igual que en el caso del modelo de Leslie, la multiplicación de la matriz de Lefkovitch por el vector que contiene la abundancia de cada una de las categorías de la población al tiempo inicial ( $n_0$ ), da como resultado el vector de abundancias al tiempo siguiente ( $n_1$ )

$$n_1 = An_0$$

Suponiendo que los coeficientes  $a_{ij}$  de la matriz  $A$  permanecen invariables, podemos repetir este proceso las veces que queramos:

$$n_2 = An_1 = A(An_0) = A^2n_0$$

$$n_3 = An_2 = A(AAn_0) = A^3n_0$$

.

.

.

$$o \quad n_t = A^t n_0$$

Aunque los valores  $a_{ij}$  en realidad varían entre las poblaciones y con el tiempo, analíticamente es ventajoso suponer que éstos son constantes. Esta razón es que, bajo esa suposición, el modelo tiene un comportamiento que permite averiguar varias propiedades de la población bajo estudio.

La primera de estas propiedades es que conforme  $t$  aumenta ( $t \rightarrow \infty$ ), la proporción de individuos en cada una de las categorías del vector  $n$  tiende a una constante, es decir, se alcanza una distribución estable de individuos en las categorías de la población. Algebráicamente, si

$$N_t = \sum n_{i,t} \text{ es el tamaño total de la población}$$

$$c_{i,t} = n_{i,t}/N_t = n_{i,t+1}/N_{t+1} = c_{i,t+1}$$

esto es, la proporción de individuos en la categoría  $i$ , al tiempo  $t$  ( $c_{i,t}$ ) es la misma que al tiempo  $t+1$  ( $c_{i,t+1}$ ).

La segunda propiedad es que, una vez alcanzada esta distribución estable de categorías, la población crece a una tasa constante, denotada por  $\lambda$ . En otras palabras, el producto de  $A$  por  $n_t$  se reduce a  $\lambda n_t$ , donde  $\lambda$  es un escalar. Esto también quiere decir que cada una de las  $k$  categorías de la población cambia a la misma tasa ( $\lambda$ ). Analíticamente, como lo demostraron tanto Leslie como Lefkovitch, se obtiene de la solución de la llamada ecuación característica:

$$|A - \lambda I| = 0$$

la cual dice que el determinante de la diferencia entre la matriz  $A$  y el producto de  $\lambda$  y la matriz idéntica ( $I$ ) debe ser igual a cero. La expansión de este determinante es un polinomio de grado

$k$  (donde  $k$  es el número de categorías en que la población ha sido dividida). Por lo tanto, este determinante tiene  $k$  soluciones posibles. Dada la naturaleza de la matriz de Lefkovitch (irreducible, no negativa; para una explicación de estas características véase, por ejemplo, Pielou (1977)), existe una sola  $\lambda$  ( $\lambda_1$ ), de entre las  $k$  posibles ( $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_k$ ), la cual es real y positiva. Por ser la solución de mayor valor se conoce también como raíz latente dominante o eigenvalor dominante. Las demás  $\lambda$ 's son negativas o complejas. La  $\lambda_1$  puede entonces adquirir valores asociados a los siguientes comportamientos poblacionales:  $0 \leq \lambda_1 < 1$  : la población disminuye a una tasa constante

$\lambda_1 = 1$  : la población permanece estable (constante):  $n_{t+1} = n_t$

$\lambda_1 > 1$  : la población crece a una tasa constante.

Aunque por su mayor valor la dinámica del sistema  $\mathbf{An}_t$  es rápidamente dominada por  $\lambda_1$ , esto no quiere decir que las otras carezcan de interés. En particular, el cociente  $\epsilon = \lambda/|\lambda_2|$ , conocido como cociente de amortiguamiento, está directamente relacionado con la rapidez con que la población alcanza la distribución estable de categorías y, en consecuencia, el valor de crecimiento  $\lambda_1$ . De manera similar, el ángulo en el plano complejo de la raíz compleja más grande está relacionado con el período de oscilación ( $P_i$ ) antes de alcanzar dicho equilibrio, de la siguiente manera:

$$P_i = 2\pi/\theta_i = 2\pi/\tan^{-1} \left( I(\lambda_i)/R(\lambda_i) \right)$$

donde  $\theta_i$  es el ángulo formado por  $\lambda_i$  en el plano complejo e

$I(\lambda_i)$  y  $R(\lambda_i)$  son las partes imaginaria y real de  $\lambda_i$ ,

respectivamente.

Asociados a cada  $\lambda$  existen un vector derecho ( $\mathbf{w}$ ) y un vector izquierdo ( $\mathbf{v}$ ), los cuales guardan las siguientes relaciones:

$$\mathbf{A}\mathbf{w}_i = \lambda_i\mathbf{w}_i$$

$$\text{y } \mathbf{v}_i\mathbf{A} = \lambda_i\mathbf{v}_i$$

En el caso de  $\lambda_1$ ,  $\mathbf{w}_1$  representa la estructura estable del vector  $\mathbf{n}$ , mientras que  $\mathbf{v}_1$  corresponde al vector que contiene los valores reproductivos de cada categoría (Caswell 1982). Estos vectores se conocen también como vectores latentes dominantes o eigenvectores derecho e izquierdo, respectivamente. El vector  $\mathbf{w}_1$  tiene una sola columna y  $k$  renglones, mientras que  $\mathbf{v}_1$  tiene un solo renglón y  $k$  columnas. Ya que, en la multiplicación de matrices, el producto de dos de ellas requiere que la segunda tenga tantos renglones como columnas tenga la primera y la dimensión de la matriz resultante tiene el número de renglones de la primera y el número de columnas de la segunda, el producto de  $\mathbf{v}_1$  por  $\mathbf{w}_1$ , es un escalar. Este resultado será de utilidad en el siguiente apartado.

### ***Análisis de sensibilidad y de elasticidad***

Dado que  $\lambda$  es una función de todas las entradas  $a_{ij}$  de la matriz de proyección  $\mathbf{A}$ , un cambio en cualquiera de las entradas producirá un cambio en  $\lambda$ . Si se define  $s_{ij}$  como la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en  $a_{ij}$ ,  $s_{ij}$  se puede estimar directamente de los eigenvectores de la matriz  $\mathbf{A}$ , como:

$$s_{ij} = \delta\lambda/\delta a_{ij}$$

$$= \mathbf{v}_i\mathbf{w}_j / \mathbf{v}^*\mathbf{w}$$

donde  $w_j$  es el  $j$ -ésimo elemento del eigenvector derecho  $w$  (distribución estable de tamaños),  $v_i$  es el  $i$ -ésimo elemento del eigenvector izquierdo  $v$  (valor reproductivo) y  $v*w$  significa el producto de los dos vectores (un escalar).

Esto produce una nueva matriz  $S$ , que contiene las sensibilidades de la tasa de crecimiento poblacional a los cambios producidos en cada uno de los elementos de la matriz  $A$ . Este análisis permite hacer comparaciones de la importancia que cada elemento de la matriz tiene sobre la  $\lambda$  de la especie bajo estudio (Caswell 1978).

El análisis de sensibilidad, como su nombre lo indica, mide la sensibilidad absoluta de  $\lambda$  a los cambios absolutos en los elementos de la matriz. Como la matriz de proyección combina probabilidades con fecundidades que se expresan en escalas diferentes, resulta interesante analizar el efecto proporcional de los cambios proporcionales en las entradas de la matriz. Los cambios proporcionales en la matriz, denominados elasticidades, se pueden calcular directamente de la matriz de transición como:

$$\begin{aligned} e_{ij} &= (a_{ij}/\lambda) (\delta\lambda/\delta a_{ij}) \\ &= \delta(\ln\lambda)/\delta(\ln a_{ij}) \end{aligned}$$

La suma de todos los elementos de la matriz de elasticidades es igual a 1 (de Kroon et al. 1986; Mesterton-Gibbons 1993).

$$\sum_{ij} e_{ij} = 1$$

Esto permite que las elasticidades puedan ser usadas para hacer comparaciones de la importancia relativa que los parámetros



de la matriz tienen entre especies, o entre poblaciones de una sola especie, o entre diferentes vías dentro del ciclo de vida de la especie (De Kroon et al. 1986). Asimismo, las elasticidades pueden ser utilizadas para hacer comparaciones entre los diferentes componentes del ciclo de vida: fecundidad, transición y permanencia de la misma especie (Durán 1992) o de diferentes especies (Silvertown et al. 1993).

### *Presiones de selección*

Otro aspecto interesante de evaluar en los modelos de las matrices de proyección son las presiones de selección sobre la transición ( $G_i$ ) y la permanencia ( $S_i$ ). Caswell (1986) mostró que es posible determinar la sensibilidad de  $\lambda$  a cualquier variable que afecte las tasas vitales. Con base en el teorema de Lande que justifica el uso de  $\lambda$  como medida de la adecuación, Caswell (1989) concluyó que la sensibilidad es comprable con el gradiente de selección sobre esa variable. La presión de selección sobre un carácter es la sensibilidad de la adecuación ( $\lambda$ ) a cambios en ese carácter (Stearns 1992). Para estimar las presiones de selección, las probabilidades de permanencia ( $S_{ii}$ ) y de transición a categorías subsecuentes ( $G_{ij}$ ) (ver Fig. 1) pueden expresarse en función de la probabilidad de permanencia de un individuo de la clase  $i$  ( $\sigma_i$ ) y de la probabilidad de transición para un individuo sobreviviente en esa misma clase ( $\tau_i$ ) como:

$$P_i = \sigma_i(1 - \tau_i)$$

$$G_i = \sigma_i\tau_i$$

Las presiones de selección sobre  $\sigma_i$  y  $\tau_i$  se pueden calcular de la siguiente manera:

$$\delta\lambda/\delta\sigma_i = w_i (1-\tau_i)v_i + \tau_iv_{i+1} / \mathbf{v}^*\mathbf{w}$$

$$\delta\lambda/\delta\tau_i = w_i\sigma_i (v_{i+1} - v_i) / \mathbf{v}^*\mathbf{w}$$

donde  $w_i$  es el  $i$ -ésimo elemento de la distribución estable de estadios  $\mathbf{w}$ , y  $v_i$  es el  $i$ -ésimo elemento del valor reproductivo  $\mathbf{v}$ . La probabilidad de sobrevivir  $\sigma_i$  afecta tanto a la probabilidad de crecer, como a la probabilidad de quedar en la misma categoría de tamaño. La presión de selección sobre la transición es una función del valor reproductivo en ambas categorías de tamaño y de la abundancia relativa de individuos en esas categorías. La presión de selección sobre la transición  $\tau_i$  puede tener valores negativos cuando el valor reproductivo disminuye en las últimas categorías de tamaño. Esto significa que la selección favorece la disminución de la sobrevivencia de los individuos en esa categoría con el valor reproductivo menor, hasta que esa categoría desaparece del ciclo de vida.

Una discusión mucho más amplia del método matricial en el estudio de la dinámica de las poblaciones puede consultarse en Caswell (1989).

#### ***Límites de confianza de la tasa finita de crecimiento $\lambda$***

Las estimaciones de las tasas vitales (fecundidad, transición y permanencia) en la matriz de transición están sujetas a incertidumbre debido a errores de muestreo. Como  $\lambda$  es una función de las entradas de la matriz, también hay una cierta incertidumbre

asociada con la estimación de  $\lambda$ . La relación no lineal que existe entre la tasa de crecimiento de la población y las tasas vitales de la matriz dificulta asignar límites de confianza a las tasas de crecimiento poblacional (Caswell 1989; Alvarez-Buylla y Slatkin 1991; 1993). Existen dos enfoques para resolver el problema. Uno supone que los errores de las estimaciones de los elementos de la matriz de proyección son pequeños y, por lo tanto, los errores resultantes de las estimaciones de  $\lambda$  también son pequeños. Este método analítico, se basa en los eigenvalores de la fórmula de sensibilidad para determinar la varianza en las estimaciones de la tasa de crecimiento poblacional y utiliza la teoría de la distribución normal para transformar esta varianza en el error estándar de  $\lambda$  (Caswell 1989; Alvarez-Buylla y Slatkin 1991; 1993).

El segundo enfoque se basa en métodos de computación intensivos para inferir la distribución de  $\lambda$  bajo diferentes suposiciones. Dentro de este enfoque existen dos métodos: uno es el método de remuestreo ("bootstrap" y "jackknife") que consiste en muestrear repetidamente a los individuos de la muestra original, calculando para cada subconjunto el valor de  $\lambda$ . Estos métodos sólo se aplican a poblaciones cuyas cohortes de individuos se pueden seguir durante toda su vida (Caswell 1989; Alvarez-Buylla y Slatkin 1991; 1993). El otro método es el de las simulaciones Monte Carlo, el cual se puede aplicar a cualquier situación pero requiere hacer ciertas suposiciones acerca de la distribución de los errores. Este método parte del supuesto que se conoce la distribución conjunta de las tasas vitales aunque en realidad se

supone que cada una de éstas es independiente. De esa supuesta distribución se toma un conjunto de las tasas vitales y se calcula el valor de  $\lambda$ . Si el proceso se repite un número considerable de veces se pueden inferir la media, la varianza y la distribución de  $\lambda$  (Alvarez-Buylla y Slatkin 1991; 1993).

Alvarez-Buylla y Slatkin (1993) proponen usar el método analítico para estimar los intervalos de confianza de  $\lambda$  si los coeficientes de variación de las estimaciones de las entradas de la matriz son menores de 50%. En el caso en que los coeficientes de variación sean muy altos, es preferible utilizar las simulaciones Monte Carlo para estimar los intervalos de confianza de  $\lambda$ . Si no es posible realizar las simulaciones, el método analítico puede proporcionar una estimación aproximada de los límites de confianza de  $\lambda$ .

### *Construcción de la matriz*

Para construir la matriz de proyección es conveniente elaborar una representación gráfica del ciclo de vida de la especie (Hubbell y Werner 1979; Caswell 1989). La gráfica no sólo resume el ciclo de vida, sino que es una síntesis de los elementos de la matriz. En la Figura 1 se muestran las gráficas del ciclo de vida y las matrices de transición correspondientes, para dos poblaciones estructuradas por tamaños. En la primera (a) se muestra a una población con un ciclo de vida simple (aclonal) y en la segunda (b) se muestra a una población con un ciclo de vida más complejo (clonal). Los cuadros (nodos) en las gráficas representan los

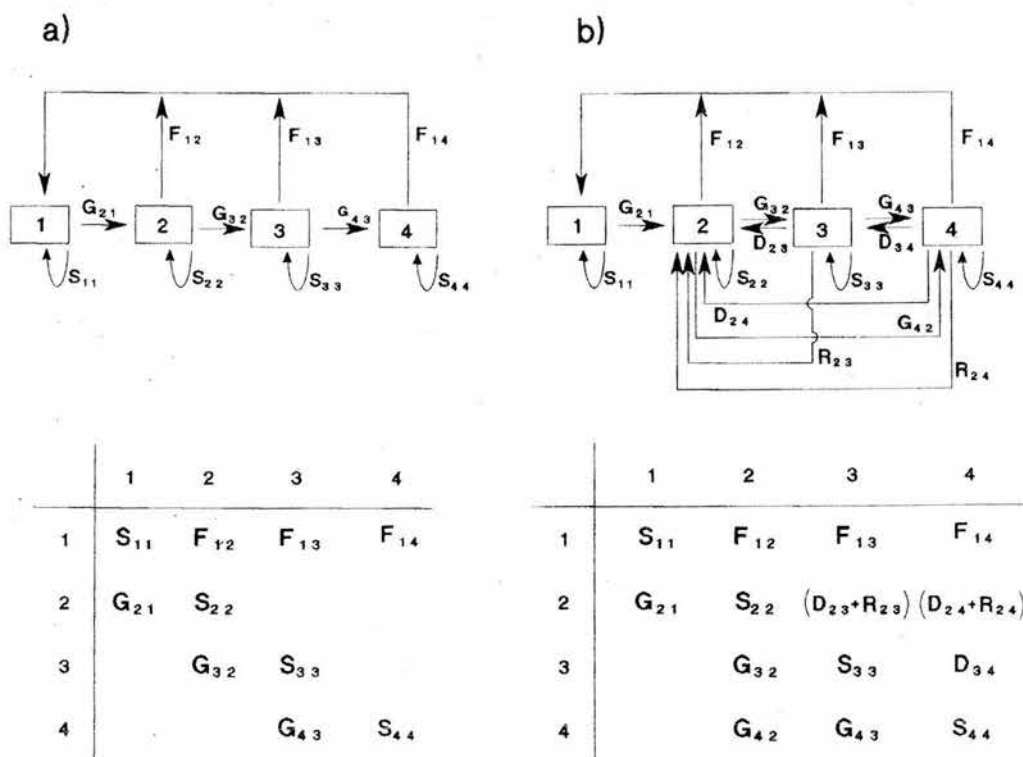


Figura 1. Gráficas del ciclo de vida de una especie a) aclonal y de una especie b) clonal y las matrices de transición correspondientes a estas poblaciones estructuradas por estadios fenológicos o tamaños. Los cuadros representan las categorías de la población y las flechas representan las transiciones entre categorías. Estas transiciones (letras con subíndices) representan las entradas de la matriz.  $G_{ij}$  = probabilidad de transición de la categoría  $j$  a la categoría  $i$ ;  $S_{ij}$  = probabilidad de permanencia en la misma categoría;  $F_{ij}$  = contribución reproductiva de la categoría  $j$  a la categoría  $i$ ;  $D_{ij}$  = probabilidad de retroceder de la categoría  $j$  a la categoría  $i$  y  $R_{ij}$  = contribución por ramets (propagación vegetativa) de la categoría  $j$  a la categoría  $i$ . Los coeficientes  $a_{23}$  y  $a_{24}$  contienen 2 procesos, la probabilidad de retroceder de las categorías 3 y 4 a la categoría 2 ( $D_{23}$  y  $D_{24}$ ) y la producción de ramets por las categorías 3 y 4 ( $R_{23}$  y  $R_{24}$ ).

diferentes estadios del ciclo de vida y en ellos va implícito el número de individuos en cada categoría. Las flechas (aristas) denotan las contribuciones que un individuo promedio en la categoría  $j$  hace a la categoría  $i$  en un intervalo de tiempo ( $t$  a  $t+1$ ) previamente establecido. Estas contribuciones pueden ser transiciones hacia otras categorías, permanencias en la misma categoría, reproducción o propagación. En la Fig. 1a, los individuos en la categoría de tamaño  $i$  sobreviven y permanecen en la misma categoría con una probabilidad ( $S_i$ ), o sobreviven y pasan a la siguiente categoría de tamaño  $i+1$  con una probabilidad ( $G_i$ ) en un intervalo de tiempo. Los individuos se reproducen a una tasa promedio individual ( $F_i$ ), contribuyendo con nuevos individuos a la categoría 1 (recién nacidos).

El ciclo de vida de la Fig. 1b, representa el ciclo de vida de una especie con crecimiento clonal. Estos organismos tienen dos formas de contribuir con nuevos individuos a la población. Un individuo de la categoría  $i$  contribuye con nuevos individuos a la categoría 1 vía reproducción sexual ( $F_i$ ), o contribuye con nuevos individuos a otras categorías (en este caso la categoría 2) vía propagación vegetativa ( $R_i$ ). Además, en estos organismos, un individuo en una categoría  $i$ , puede sobrevivir y pasar a la siguiente categoría ( $i+1$ ), o sobrevivir y pasar a otras categorías subsecuentes ( $i+2, i+3...i+m$ ) con una probabilidad  $G_{i+1, i}; G_{i+2, i}; \dots; G_{i+m, i}$ , en un intervalo de tiempo. De manera similar, un individuo en la categoría  $i$  puede sobrevivir y retroceder a la categoría de tamaño anterior  $i-1$ , o sobrevivir y retroceder varias

categorías  $i-2$ ,  $i-3$ , etc., con probabilidades  $D_{i-1, i}$ ;  $D_{i-2, i}$ ;  $D_{i-m, i}$ , en un intervalo de tiempo.

Con la información del destino que cada uno de los individuos muestreados tiene en un intervalo de tiempo y con la ayuda de la gráfica del ciclo de vida, se posible estimar los elementos de la matriz. Frecuentemente la fecundidad tiene valor de cero en las primeras categorías de tamaño (individuos pre-reproductivos). Asimismo, otros elementos de la matriz pueden tener un valor de cero.

#### *Clasificación de los genets*

Con la finalidad de clasificar a los individuos (clones) de la población en categorías de tamaño, se realizó un análisis de agrupamiento (cluster analysis), para lo cual se utilizó el paquete estadístico SPSS V.2 (1988). Con el objeto de que el análisis distinguiera y, por lo tanto, clasificara a los individuos en diferentes tamaños, se declararon algunas variables que suponemos reflejan, de alguna manera, el tamaño de los genets. Las variables elegidas fueron el número de tallos vivos, el número total de hojas, la longitud total de los tallos y la altura del tallo más viejo.

De acuerdo con el resultado de este análisis, se distinguieron cuatro categorías de tamaño o fases fenológicas que se pueden describir más fácilmente por el número de ramets: la primera está constituida por palmas que presentan un solo tallo con una altura menor o igual a 25 cms. En esta categoría se incluyen, además, a

las plántulas recién emergidas que aún no tienen un tallo definido. La segunda categoría comprende a las palmas que tienen como máximo dos tallos y la altura del tallo más alto se encuentra entre 25 y 85 cms. Las siguientes dos categorías tienen entre uno y tres tallos más que los clones de la categoría inmediata anterior. Así, los clones de la categoría tres tienen tres, cuatro ó cinco ramets y los de la categoría cuatro tienen seis, siete u ocho ramets. Si alguno de los genets de la población llegara a tener más de ocho ramets, se utilizaría el mismo criterio, es decir, si llegara a tener entre uno y tres tallos más que en la categoría anterior, pasaría a ocupar la categoría cinco y así sucesivamente. Eliminamos de este estudio un individuo registrado con 16 tallos ya que el máximo número de ramets por debajo de este genet en los sitios de muestreo fue de ocho.

El tiempo de permanencia en el primer estadio (1) se estimó con base en el número de cicatrices en los tallos individuales, el número de hojas vivas y la tasa de producción foliar anual (Sarukhán 1978). El tiempo de permanencia de un genet en esa categoría es el tiempo requerido para formar el número de cicatrices que tiene en el tallo de hasta 25 cms de altura, incluyendo a las hojas vivas. El tiempo de duración en las siguientes categorías se estimó con base en la tasa de producción anual de tallos. Para la categoría 2, por ejemplo, el tiempo de permanencia es el tiempo requerido para que un individuo que tiene un tallo forme otro ramet, mientras que para las siguientes categorías es el tiempo para producir de uno a tres ramets, es



decir, es la adición de los tiempos para producir uno, dos y tres tallos.

Con base en estos tiempos, se estimó la edad promedio de los genets en cada una de las categorías de tamaño. Al tiempo de permanencia en la primera categoría se le adicionaron cinco años. Por observaciones de campo hemos encontrado que cinco años es el tiempo promedio que una plántula permanece, desde que emerge, hasta que empieza a formar un tallo visible. La edad de la segunda categoría es la suma de la estimación del tiempo de permanencia en su categoría más la edad de la categoría inmediata anterior. Así, sucesivamente, se calcularon las edades de las diferentes categorías de tamaño. Desde luego estas son edades aproximadas ya que se ignora, a no ser que se desentierre el rizoma, el número de tallos que cada genet ha producido durante toda su vida. Por lo tanto, estas edades serían las edades mínimas promedio en cada categoría de tamaño.

Cuadro 1.- Tiempo de permanencia en cada categoría y la edad promedio aproximada de las cuatro categorías de tamaño de la población de *Reinhardtia gracilis*. Los tamaños de muestra se encuentran en paréntesis.

Categoría de Tamaño	Tiempo de Permanencia (años)	Edad (años)
1 (76)	3.1375	8.1375
2 (24)	7.7882	15.9257
3 (32)	21.8017	37.7274
4 (10)	13.0974	50.8248

### *Construcción de la matriz de proyección de Reinhardtia gracilis*

Para construir las matrices de transición se utilizaron los datos obtenidos en el período comprendido entre junio de 1988 y junio de 1991. Se construyeron 3 matrices que corresponden a los 3 años de estudio (1988-89, 1989-90 y 1990-91). Cada matriz se construyó individualmente con los registros obtenidos anualmente, considerando para ello el número de frutos producidos por categoría, el número de semillas germinadas, el número de frutos que permanecen en la planta, así como las distribuciones de tamaño registradas al inicio de cada año de observación.

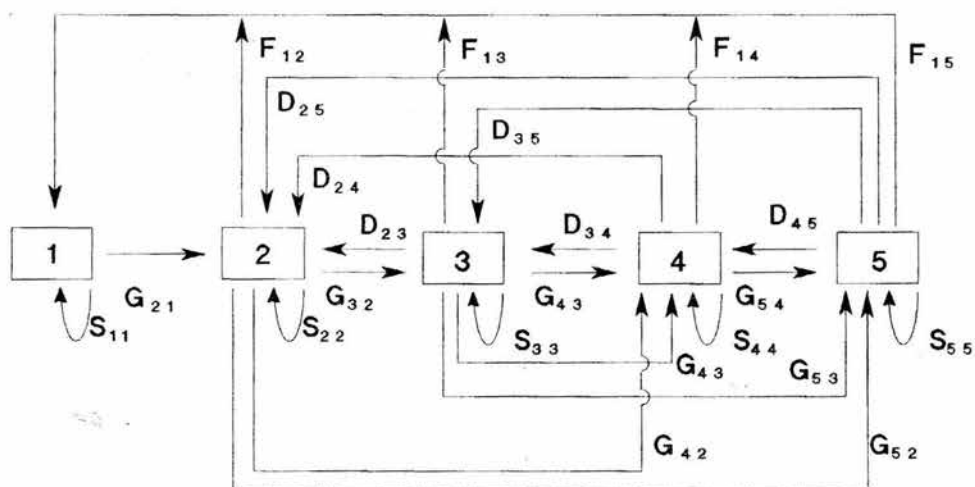
La fecundidad  $a_{1j}$  se determinó de manera directa contando el número de frutos producidos por cada genet. La contribución de semillas por categoría es, por lo tanto, el promedio de frutos producidos por genet en una cierta categoría de tamaño ( $j$ ). La probabilidad de transición de semilla a plántula se determinó como el cociente del número total de semillas que germinaron (plántulas que se registraron en el intervalo) entre el número total de semillas producidas. Dado que una proporción de semillas puede permanecer en las palmas por un período mayor de un año, se consideró ésta como la fracción de semillas que no germina y que constituye entonces un "banco de semillas".

Las probabilidades de permanencia y de transición se calcularon de manera directa con los datos de los registros anuales. Los elementos de la diagonal principal en el intervalo  $t$  a  $t+1$  se calcularon como la proporción de individuos que sobreviven de un año al siguiente y que permanece en la misma

categoría de tamaño  $a_{ii} = n'_{i(t+1)}/n_{i(t)}$ , donde  $n'_{i(t+1)}$  corresponde solamente a aquellos individuos que ya habían sido contados en esa categoría al tiempo anterior; es decir, no incluye individuos provenientes de otras categorías y que ingresaron a ella en el intervalo  $t \rightarrow t+1$ . La probabilidad de transición de una categoría a otra en el intervalo  $t$  a  $t+1$  se determinó como la proporción de individuos de una categoría ( $j$ ) que, habiendo sobrevivido, al inicio del siguiente intervalo se encuentran ya en otra categoría ( $i$ ),  $a_{ij} = n_{i(t+1)}/n_{j(t)}$  (donde  $n_{i(t+1)}$  incluye sólo individuos que ya habían sido contados en  $n_{j(t)}$ ).

La representación gráfica de la historia de vida siguiendo el modelo de Hubbell y Werner (1979) de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas y los elementos de la matriz de transición correspondientes se muestran en la Figura 2. La población está constituida por las 4 categorías fenológicas o de tamaño mencionadas en el Cuadro 1, más la categoría de semillas. Incluyendo a esta última, las categorías iniciales fueron: (1) semillas; (2) juveniles; (3), (4) y (5) tres categorías de adulto. A partir de 1989-90 un individuo de la última categoría (5) pasó a formar parte de la categoría 6 (> 8 ramets). Excepto por las semillas, en las que la transición siempre es a la siguiente categoría, todos los demás coeficientes de la matriz pueden adoptar valores positivos.

Al construir la matriz nos encontramos con que, en ocasiones, alguna de las entradas de la matriz correspondiente a  $G$  tenía valores iguales a 0. Esto es consecuencia de números bajos de



	1	2	3	4	5
1	S <sub>11</sub>	F <sub>12</sub>	F <sub>13</sub>	F <sub>14</sub>	F <sub>15</sub>
2	G <sub>21</sub>	S <sub>22</sub>	D <sub>23</sub>	D <sub>24</sub>	D <sub>25</sub>
3		G <sub>32</sub>	S <sub>33</sub>	D <sub>34</sub>	D <sub>35</sub>
4		G <sub>42</sub>	G <sub>43</sub>	S <sub>44</sub>	D <sub>45</sub>
5		G <sub>52</sub>	G <sub>53</sub>	G <sub>54</sub>	S <sub>55</sub>

Figura 2. Gráfica del ciclo de vida y matriz de transición de los genets de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver. Los cuadros representan las diferentes categorías de tamaño definidas en el texto y las flechas representan las transiciones [permanencias (S<sub>ii</sub>), decrecimientos (D<sub>i,i+x</sub>) y progresiones (G<sub>i+x,i</sub>)] y las fecundidades (F<sub>ij</sub>).

individuos en las categorías correspondientes y/o de distribuciones de tamaños sesgados hacia el extremo inferior en ellas. Para evitar esta situación, la cual implicaría que los individuos no podrían proceder más allá de esa categoría, se estimó el tiempo que se requeriría para que una palma transitara por cada categoría de tamaño (Cuadro 1). Posteriormente se hizo la suposición que la distribución de individuos dentro de cada categoría era uniforme, lo que implica que todos tienen la misma probabilidad de pasar a la siguiente categoría de tamaño. Con esta información se procedió a estimar el porcentaje de individuos que, en un lapso de un año, pasaría a la siguiente categoría de tamaño. Este porcentaje, multiplicado por la probabilidad de sobrevivir, nos dió el valor positivo esperado del correspondiente coeficiente de la matriz. Asimismo, cuando la probabilidad estimada de permanencia en la última categoría era igual a 1.0, lo cual sucedía cuando no se observaba mortalidad en los individuos de la última categoría, se calculó el coeficiente  $a_{66}$  ( $0 < a_{66} < 1$ ), tal que  $a_{66}^x < 0.00005$ , es decir  $a_{66}^x = 0$ , considerando cuatro cifras significativas ( $x$  = tiempo estimado de permanencia en esa categoría (Cuadro 1). Esto se logra obteniendo logaritmos de ambos lados, es decir:

$$\text{Si } a_{66}^x = 0.00004$$

$$x \log a_{66} = \log 0.00004$$

$$aa_{66} = 10^{(\log 0.00004/x)}$$

La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), la estructura estable de tamaños ( $w$ ), el valor reproductivo ( $v$ ), así como las

matrices de sensibilidad y de elasticidad se obtuvieron utilizando el programa elaborado por la Dra. Elena Alvarez-Buylla. Con el programa de Enright y Watson (1992) se calcularon, además de los parámetros anteriores, las presiones de selección sobre la sobrevivencia y el crecimiento (Caswell 1986).

Los intervalos de confianza de la tasa finita de crecimiento poblacional al 95% de significancia, se estimaron mediante métodos analíticos y mediante simulaciones Monte Carlo (Alvarez-Buylla y Slatkin 1991; 1993). Se usó el segundo método cuando los errores en las estimaciones de las tasas vitales eran grandes. Ambas estimaciones fueron hechas con el programa elaborado por la Dra. Alvarez-Buylla para tal propósito. Los valores de  $\lambda$  obtenidos para cada año de estudio se compararon entre sí utilizando sus respectivos límites de confianza. Si el valor de  $\lambda$  entra dentro de los límites de confianza del otro valor con el cual se comparan, las diferencias no son significativas ( $P=0.05$ ). Asimismo, los valores observados de  $\lambda$  para los 3 años se compararon con el valor de la unidad, que supone sería el valor de  $\lambda$  cuando la población se encuentra en equilibrio. El valor de 1.0 debe quedar incluido dentro del valor de  $\lambda$  con sus respectivos límites de confianza con el cual se compara para que las diferencias no sean significativas ( $P=0.05$ ).

Mediante pruebas de  $G^2$  (prueba de razones de verosimilitud, Zar 1984), se compararon la distribución estable de categorías ( $w$ ) y la distribución de categorías al inicio de cada período (1988-89, 1989-90 y 1990-91). Asimismo, se usó el índice de

desemejanza de Keyfits (citado en Bierzychudek 1982) que mide las diferencias entre los porcentajes de individuos en la distribución estable de tamaños y la distribución observada para cada categoría de tamaño. La sumatoria de las diferencias que resulten positivas en cada categoría de tamaño ofrece una medida del porcentaje de individuos que están en la categoría "equivocada".

Una vez obtenida la matriz de elasticidades, éstas se sumaron por columna para obtener la contribución de cada categoría al crecimiento de la población. También se sumaron las elasticidades del primer renglón (F), de la diagonal principal (S), de la subdiagonal (G) y las que se encuentran por encima de la diagonal principal (D) de la matriz, para determinar la contribución que cada parámetro hace al crecimiento de la población. En el texto se utilizan indistintamente sobrevivencia como sinónimo de permanencia y progresión o crecimiento como sinónimos de transición.

## RESULTADOS

### *Tasa finita de crecimiento poblacional y estructura estable de edades de la población.*

Cada matriz de proyección (1988-89, 1989-90 y 1990-91) se iteró 256 veces para obtener la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y la estructura estable de tamaños ( $w$ ). Las matrices de transición correspondientes se muestran en el Cuadro 2.

En el Cuadro 3 se muestran los valores de  $\lambda$  con sus respectivos límites de confianza al 95% estimados para los tres

Cuadro 2.- Matrices de transición de la población de genets de *Reinhardtia gracilis* obtenidas para los tres años de estudio: a) 1988-89, b) 1989-90 y c) 1990-91.

a)

	1	2	3	4	5
1	0.06540	0.02630	3.00000	7.50000	17.50000
2	0.04910	0.70280	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.09980	0.87500	0.06250	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.08330	0.88200	0.20000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.02430	0.70000

b)

	1	2	3	4	5	6
1	0.19830	0.23810	2.88000	8.58060	10.8750	14.0000
2	0.02610	0.79760	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.01190	0.84000	0.03230	0.00000	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.16000	0.93550	0.12500	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.03230	0.86040	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.01460	0.46150

c)

	1	2	3	4	5	6
1	0.24660	0.00000	1.08700	5.45450	8.33330	12.0000
2	0.04790	0.73560	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.09980	0.90070	0.03030	0.00000	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.05580	0.90910	0.33330	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.06060	0.65210	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.01460	0.46150



años de estudio. Los valores de  $\lambda$  se encuentran entre 1.01 y 1.04. De acuerdo con la estimación de los límites de confianza, los valores de  $\lambda$  de los tres años no difieren significativamente del valor de 1.0, como tampoco difieren entre años.

La Fig. 3 compara la distribución estable de tamaños ( $w$ ) y la distribución inicial para cada año analizado. En todos los casos, la forma de las distribuciones es muy semejante. El resultado de la prueba de  $G^2$  muestra que en ninguno de los 3 años analizados las diferencias fueron significativas (1988-89, g.l.=4,  $G^2=5.89$ ,  $P>0.10$ ; 1989-90, g.l.=5,  $G^2=4.54$ ,  $P>0.25$ ; 1990-91, g.l.=5,  $G^2=7.44$ ,  $P>0.10$ )

Cuadro 3.- Tasas de crecimiento ( $\lambda$ ) y sus límites de confianza estimados para una población de genets de *Reinhardtia gracilis* en la estación de Los Tuxtlas, Ver. Se presentan los valores correspondientes a 3 años consecutivos.

Año	$\lambda$	Límites de confianza	
1988-89	1.0366	±	0.0494
1989-90	1.0123	±	0.0361
1990-91	1.0396	±	0.0561

En el Cuadro 4 se muestran los índices de desemejanza de Keyfitz, los cuales representan las diferencias de los porcentajes ( $\Delta$ ) de los individuos en cada categoría de tamaño entre las dos distribuciones, la estable y la inicial. Este análisis sólo muestra la magnitud, que es muy pequeña (<10%), de las diferencias entre ambas distribuciones, diferencias que, como mencionamos anteriormente, no fueron estadísticamente significativas.

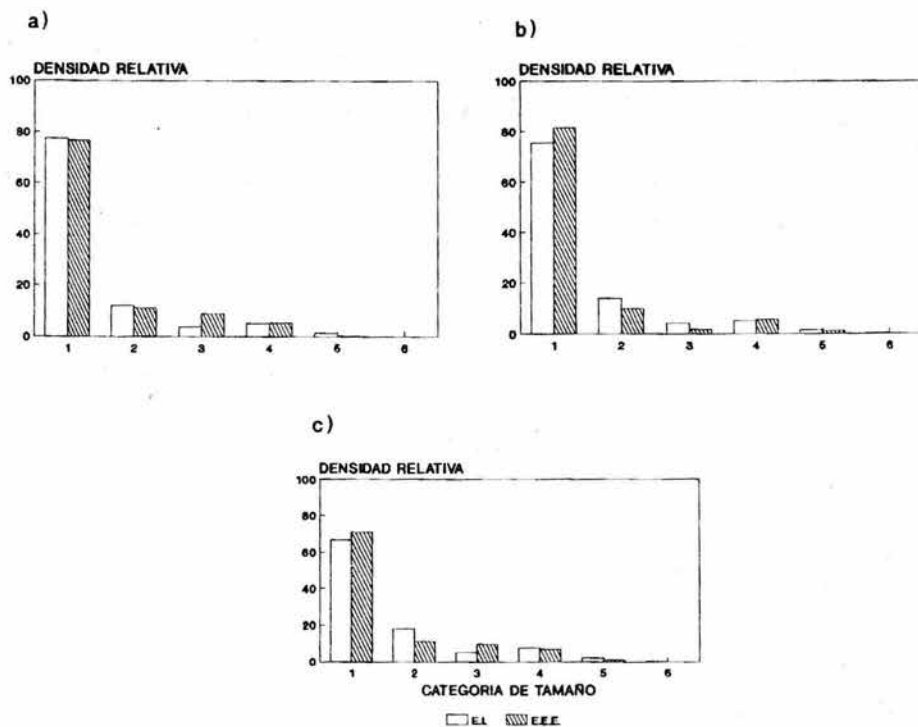


Figura 3.- Comparación entre la estructura inicial (E.I.) y la estructura estable de estadios (E.E.E.) en *Reinhardtia gracilis* en: a) 1988-89, b) 1989-90 y c) 1990-91.

Cuadro 4. Diferencias ( $\Delta$ ) entre la distribución estable de edades y la distribución observada al inicio de cada intervalo de tiempo para cada categoría de tamaño en una población de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver. México.

Año	Categoría de tamaño	Distribución estable (%)	Distribución observada (%)	$\Delta$ (%)*
1988-89	1	74.62	77.50	
	2	10.98	12.04	
	3	8.80	3.8	5.00
	4	5.23	5.07	0.16
	5	0.38	1.58	
				$\Sigma = 5.16$
1989-90	1	81.73	75.49	6.24
	2	9.94	13.82	
	3	1.71	4.11	
	4	5.44	5.10	0.34
	5	1.16	1.32	
	6	0.03	0.16	
				$\Sigma = 6.58$
1990-91	1	71.34	66.82	4.52
	2	11.24	18.08	
	3	9.55	5.26	4.29
	4	6.79	7.55	
	5	1.06	2.06	
	6	0.03	0.23	
				$\Sigma = 8.81$

\* Para la sumatoria se consideran solamente los valores positivos.

### **Análisis de elasticidad**

La importancia relativa que tienen los diferentes elementos de la matriz sobre la tasa finita de crecimiento de la población se observa en las matrices de elasticidad que corresponden a los 3 años de observación (Cuadro 5). En la Fig. 4 se muestran las elasticidades de los cuatro componentes de las matrices, en función del tamaño de las palmas para los 3 años. Las elasticidades de los parámetros S, F y D aumentan con la edad hasta alcanzar un máximo y posteriormente disminuyen. Este máximo se presenta en la categoría 4. Aunque con cierta variación, las elasticidades del parámetro G parecen similares entre las categorías 1 a 3, para posteriormente disminuir.

Comparando las elasticidades de todos los parámetros correspondientes por categoría de tamaño se observa que la tasa de crecimiento de la población es más sensible a cambios en las categorías 3 y 4 que a cambios en cualquier otra categoría de tamaño. La aportación de las elasticidades en estas dos categorías al valor de  $\lambda$  es, de acuerdo con el promedio de los 3 años, de 30% y 46%, respectivamente.

De acuerdo con la Fig. 5,  $\lambda$  es más sensible a cambios en la permanencia que a cambios en cualquier otro parámetro. El patrón es consistente para los tres años. El promedio de las elasticidades obtenidas durante los tres años muestra que la elasticidad de la permanencia es del 82%. El promedio de las elasticidades de la fecundidad y del decrecimiento a categorías inferiores son muy semejantes, ya que ambas contribuyen de manera similar al valor de

Cuadro 5.- Matrices de elasticidad de la población de genets de *Reinhardtia gracilis* obtenidas para los tres años de estudio: a) 1988-89, b) 1989-90 y 1990-91.

---

a)	1	2	3	4	5
1	0.00338	0.00020	0.01829	0.02717	0.00458
2	0.05023	0.10574	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.05003	0.35158	0.01492	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.04666	0.29353	0.00480
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.00938	0.01950

b)	1	2	3	4	5	6
1	0.00320	0.00047	0.00097	0.00916	0.00247	0.00008
2	0.01315	0.04884	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.01268	0.15308	0.01873	0.00000	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.03044	0.56632	0.01608	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.01864	0.10552	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00008	0.00007

c)	1	2	3	4	5	6
1	0.01070	0.00000	0.00631	0.02253	0.00538	0.00020
2	0.03442	0.08325	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.03442	0.26394	0.00631	0.00000	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.03442	0.39867	0.02285	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.00284	0.04783	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00020	0.00016

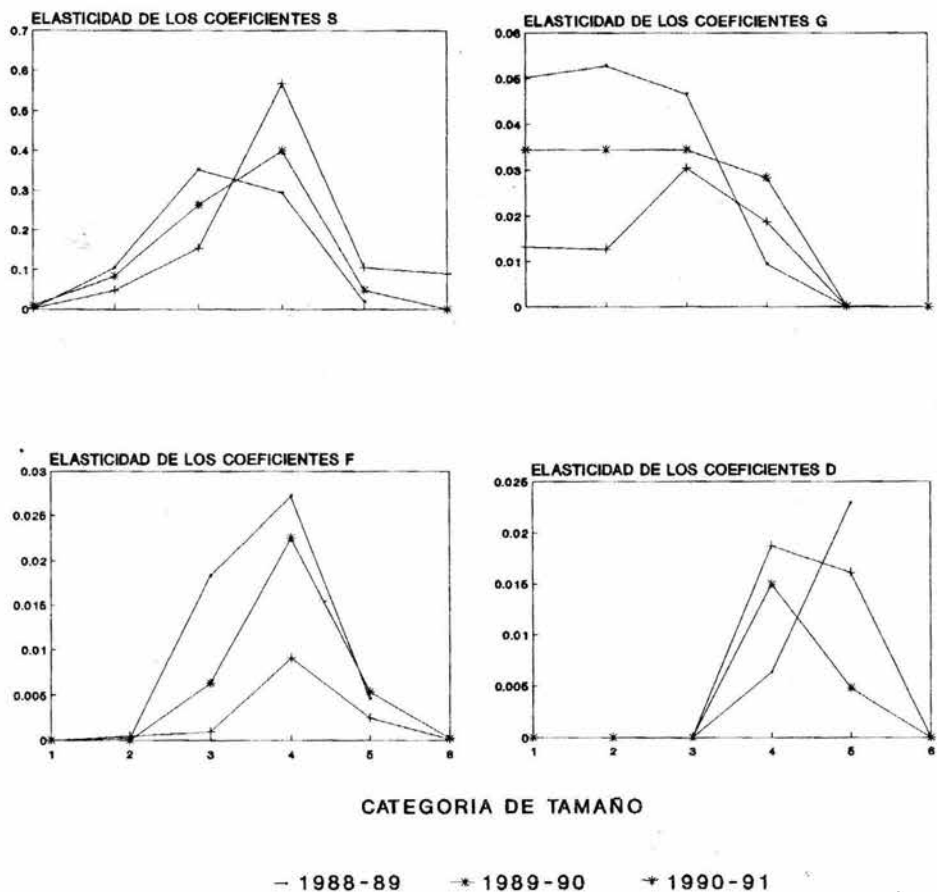
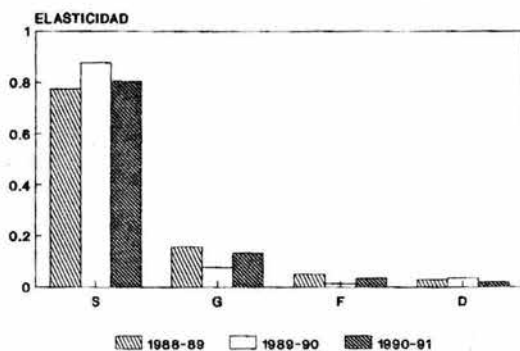


Figura 4. Elasticidades de los diferentes componentes (S, G, F y D) de la matriz de proyección por categoría de tamaño en genets de *Reinhardtia gracilis* para cada uno de los 3 años de estudio.



**Figura 5.- Importancia relativa de los parámetros demográficos sobre la tasa de crecimiento poblacional para cada uno de los 3 años de estudio.  
 S = permanencia; G = transición;  
 F = fecundidad y D = decrecimiento.**

$\lambda$  (3.2% y 2.8%, respectivamente), mientras que la transición muestra una contribución intermedia (12%). Los individuos que en un intervalo de tiempo retroceden a la categoría de tamaño anterior contribuyen a la permanencia de los individuos de esa categoría. Por lo tanto, si añadimos el 2% de la elasticidad del decrecimiento al valor de la permanencia, la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en la permanencia aumenta a 84.8%. Las elasticidades de la transición y de la fecundidad fueron mayores para el período de 1988-89 y menores en 1989-90. En este último período las elasticidades en la permanencia son las más altas. El decrecimiento tiene la elasticidad más baja en 1990-91.

#### *Valor reproductivo*

El valor reproductivo en función del tamaño de los individuos (Fig. 6) aumenta hasta la categoría 3, se mantiene constante en las siguientes dos categorías y posteriormente decae en la última categoría de tamaño.

#### *Presiones de Selección*

Las presiones de selección sobre la permanencia y la transición de palmas de diferentes tamaños para los tres años del estudio se muestran en la Fig. 7. Las presiones de selección sobre la permanencia aumentan con la edad hasta la categoría 4 y posteriormente disminuyen. En lo que se refiere a las presiones de selección sobre la transición, éstas son muy similares en las primeras tres categorías y posteriormente disminuyen hasta tener



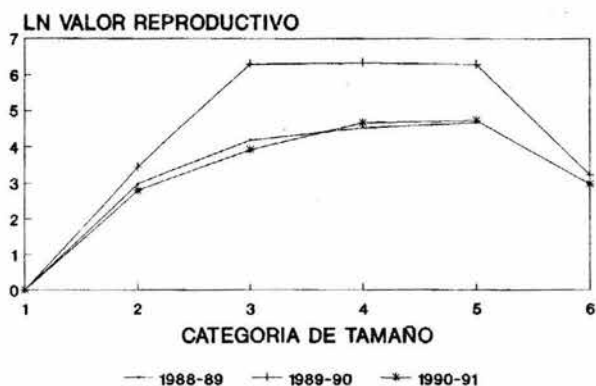


Figura 6.- Valor reproductivo en función del tamaño de los genets de *Reinhardtia gracilis* para cada uno de los 3 años de estudio. El valor reproductivo de cada categoría se calculó después de ajustar el valor de la categoría 1 = 1.0.

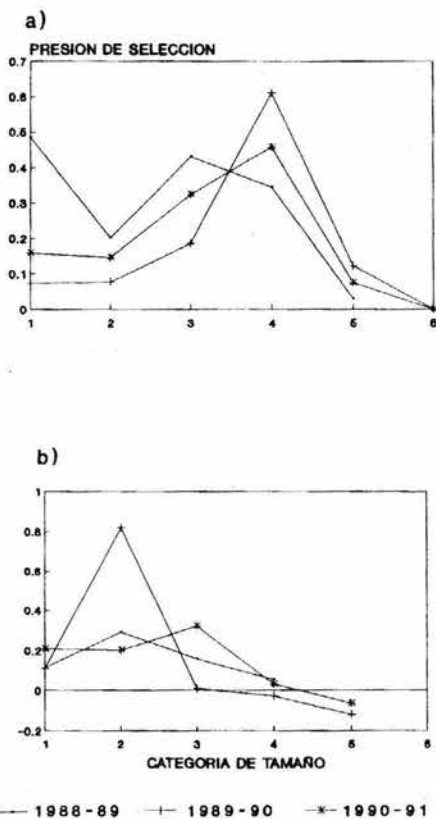


Figura 7.- Presiones de selección sobre a) la tasa de sobrevivencia y b) la tasa de crecimiento en cada categoría de tamaño en genets de *Reinhardtia gracilis* para cada uno de los 3 años de estudio. La ordenada no tiene dimensiones y refleja la importancia de cada elemento en una escala aritmética.

valores negativos en la últimas categorías. Estos patrones se mantienen para los dos últimos años; en el primer año hay una fuerte presión en la categoría 2 a pasar a la siguiente categoría de tamaño, mientras que la categoría tres tiene un valor de 0. Durante ese mismo período hay una fuerte presión sobre la categoría 4 a permanecer en la misma categoría de tamaño (Fig. 7a).

#### DISCUSION

Los valores de la tasa finita de incremento poblacional calculados para la población de *Reinhardtia gracilis* son ligeramente mayores, pero no difieren estadísticamente del valor esperado para una población en equilibrio. Como era de esperarse, esta palma se comporta como las especies perennes que habitan en los bosques cerrados, las cuales tienen valores de  $\lambda$  cercanos a 1.0 (Enright y Ogden 1979; Enright y Watson 1991). El equilibrio demográfico de esta especie es más sensible a la permanencia que a la transición y a la fecundidad (Fig. 4). El patrón demográfico y de historia de vida de *Reinhardtia gracilis* la ubica como una especie competitiva, tolerante al estrés de acuerdo con la clasificación de Enright y Watson (1991), basada en las estrategias de historia de vida de las plantas de Grime (1977) y en la importancia relativa de la sobrevivencia al valor de  $\lambda$ . Silvertown et al. 1993, con base en el mismo principio, colocarían a esta especie dentro del triángulo crecimiento-sobrevivencia-fecundidad, más o menos

equivalente al triángulo de estrategias de historia de vida de Grime (1977), en los ejes sobrevivencia (L)-crecimiento (G), cerca del vértice donde la sobrevivencia=1.0 (Fig. 8). En este espacio se concentran casi todas las especies leñosas que habitan en los bosques y todas las especies de palmas que tienen a la sobrevivencia como componente principal en su adecuación. Los parámetros demográficos de las especies de palmas son muy semejantes. Aunque hay variaciones temporales en el comportamiento demográfico de *Reinhardtia gracilis*, éstas son muy pequeñas.

En relación con otras seis especies de palmas analizadas mediante matrices de proyección (Cuadro 6), los valores de  $\lambda$  para *Reinhardtia gracilis* y para estas especies se encuentran cercanos a 1.0, tienen poca variación intrapoblacional y la permanencia es el elemento más importante para el crecimiento de la población.

El patrón de comportamiento demográfico de *Reinhardtia gracilis* es comparable con el de otras especies de palmas y árboles tropicales, en donde la mortalidad se concentra en las etapas tempranas (semilla-plántula) y posteriormente se mantiene constante en las etapas adultas (Bullock 1980; Piñero, Martínez-Ramos y Sarukhán 1984; Oyama 1987, 1990; De Steven 1989; Peters 1991; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992; Pinard y Putz 1992). En *Reinhardtia gracilis* los cambios numéricos más importantes ocurren en la etapa de plántulas. Aproximadamente el 5% de las semillas producidas se establecen como plántulas. Aparentemente las restricciones impuestas por el ambiente físico afectan más al establecimiento de las plántulas que las

- 1 *A=Astrocaryum mexicanum*
- 2 *I=Iriartea deltoidea*
- 3 *Pb=Podococcus barteri*
- 4 *Ps=Pseudophoenix sargentii*
- 5 *R=Rhopalostylis sapida*
- 8=*Reinhardtia gracilis* 1988-89
- 9=*Reinhardtia gracilis* 1989-90
- 0=*Reinhardtia gracilis* 1990-91

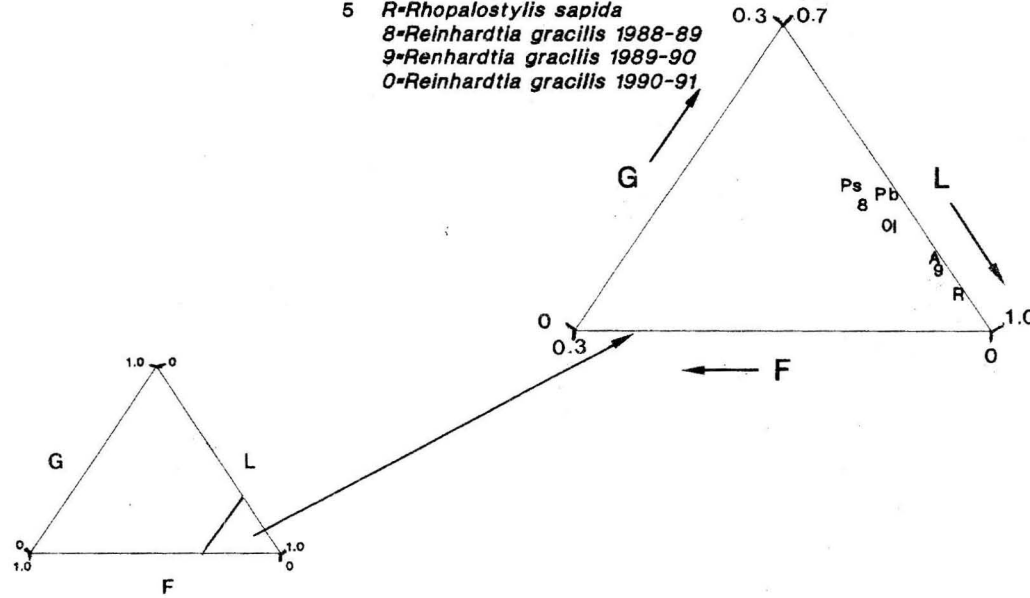


Figura 8. Distribución de 6 especies de palmas en el espacio del triángulo G-L-F propuesto por Silvertown et al. (1993). G=crecimiento, F=fecundidad, L=sobrevivencia. Los números 8, 9 y 0 corresponden a los 3 años de estudio de *Reinhardtia gracilis*. 1.- Piñero et al. 1984; 2.- Pinard 1993; 3.- Bullock 1980; 4.- Durán. 1992; 5.- Enright & Watson 1992.

Cuadro 6. Valores estimados de  $\lambda$  para poblaciones de palmas que habitan en diferentes ambientes. \*Especies con crecimiento clonal. \*\*Especie no tropical.

Especie	$\lambda$	Fuente
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	0.9932 - 1.018*	Piñero et al. (1984)
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	0.9699 - 1.1232	Oyama, (1987)
<i>Iriartea deltoidea</i>	0.9894 - 1.0166	Pinard (1993)
<i>Podococcus barteri</i> *	1.0125	Bullock (1989)
<i>Pseudophoenix sargentii</i>	1.0009 - 1.1417	Durán (1992)
<i>Rhopalostylis sapida</i> **	1.007	Enright y Watson (1992)
<i>Reinhardtia gracilis</i> *	1.0220 - 1.0663	Este estudio

\* El valor máximo de 1.0399 dado por Piñero et al. (1984) es consecuencia de un error en uno de los coeficientes de la matriz de la población C. Este valor ha sido corregido por Silvertown et al. (1993)

restricciones impuestas por los dispersores y por la germinación. En esta especie no parece haber dispersión de semillas, a pesar de que los colores de las infrutescencias muestran el síndrome de dispersión por aves. Los frutos permanecen en la planta por períodos prolongados de tiempo, lo que hace suponer que los procesos de defaunación en la zona son los responsables de la falta de remoción de frutos en la planta (Miranda y Dirzo, 1991). Sin embargo, se encontraron semillas de *Reinhardtia gracilis* en los abasones de un ejemplar de *Heteromys desmarianus* (R. Dirzo, com. pers.), lo que podría indicar que algunos de los frutos son depredados una vez que caen al suelo. Desde luego, es necesario

hacer estudios detallados al respecto. Por otro lado, la viabilidad de las semillas es cercana al 100% (A. Mendoza datos no publicados) y, sin embargo, es poco frecuente encontrar plántulas en el campo. La caída de hojarasca y el subsecuente enterramiento de las plántulas podrían ser una de las principales causas de mortalidad en esta etapa, sobre todo cuando disminuye la precipitación pluvial y consecuentemente, aumenta la caída de hojarasca y los procesos de descomposición se vuelven más lentos. *Reinhardtia gracilis* es, además, particularmente sensible a cambios en la humedad relativa del aire (A. Mendoza, observ. pers.). La caída de ramas y objetos del dosel superior pueden ser también causas importantes de la mortalidad de las plántulas de esta especie (Aide 1987; Gartner 1989; Clark y Clark 1989).

El equilibrio demográfico de esta especie no sólo se manifiesta en los valores de  $\lambda$  cercanos a 1.0, sino en la ausencia de diferencias significativas entre las estructuras estables de tamaños y las estructuras observadas al inicio de cada uno de los 3 años. Este resultado sugiere que: i) las tasas de sobrevivencia y de crecimiento observadas durante estos tres años han prevalecido sin mayores modificaciones en el pasado; ii) los sitios donde se encuentra la población no han sufrido disturbios o la tasa de disturbio ha sido constante, de tal forma que la población se ha mantenido en el equilibrio que ahora encontramos; iii) suponiendo la existencia de disturbios en estos sitios en el pasado, éstos no tuvieron un efecto sobre la dinámica de la población. No podemos concluir, sin embargo, que el comportamiento observado se mantenga

invariable en otros sitios de la selva de Los Tuxtlas. De acuerdo con lo observado por Martínez-Ramos et al. (1988), la dinámica del bosque impone fuertes presiones a las poblaciones existentes en el sotobosque. No descartamos, por lo tanto, la posibilidad de que las variaciones espaciales ocasionadas por la dinámica de la selva repercutan en el comportamiento demográfico de esta especie.

La permanencia de los individuos de la categoría de tamaño 4 contribuye más a la tasa de crecimiento de la población que cualquier otra categoría; cambios en la permanencia de estos individuos ocasionarían una desestabilización en la población. La permanencia de los individuos en esta categoría se refuerza, en parte, por dos factores. Uno es el hecho de que las elasticidades en la transición son mayores para las tres primeras categorías (Fig. 4). Las presiones de selección en favor de la sobrevivencia de los individuos en la categoría cuatro, por un lado, y la transición de las palmas de la tres primeras categorías (Fig. 6), por otro, lo confirma. Esto significa que si las palmas en las primeras 3 categorías tienen una alta tasa de crecimiento, rápidamente alcanzan el tamaño de un individuo reproductivo (categorías 3 y 4). Por otro lado, los individuos en las categorías de tamaño 4 y 5 tienen una probabilidad mayor de retroceder a categorías inferiores que los individuos de otras categorías de tamaño. Esto implica que regresarían a las categorías 3 y 4, con lo cual repondrían, en caso de haberlo, pérdidas de individuos en estas categorías. De esta manera, las categorías 3 y 4 mantienen un número constante de individuos, lo



que se refleja en las altas tasas de sobrevivencia, sobre todo de la categoría 4. Por otro lado, la categoría 4 es, además, la que más aporta a la fecundidad de la población. Aunque la contribución de este parámetro al crecimiento de la población es muy baja, la participación de esta categoría es importante. Los mecanismos de crecimiento y de retroceso observados en esta especie tienden a mantener a los genets en el tamaño donde se maximiza el valor  $\lambda$ , con lo cual se garantiza la sobrevivencia y la fecundidad de los individuos en la categoría de tamaño 4.

Los individuos en la categoría de tamaño 5, por el contrario, muestran tasas de crecimiento bajas. Las presiones de selección negativas en el crecimiento de esta categoría (Fig. 6) son una consecuencia del valor reproductivo bajo de los individuos de la categoría 6 (Fig. 7). El crecimiento debe minimizarse si el valor reproductivo no se incrementa al pasar de una categoría de tamaño a otra (Caswell 1985). La disminución en el valor reproductivo de esta categoría y la presión de selección negativa sobre el crecimiento de la categoría 5 parecen ser una evidencia de que la categoría 6 tiende a desaparecer (Caswell 1986). Enright y Watson (1991) interpretan que la disminución en el valor reproductivo de la palma *Rhopalostylis sapida* puede deberse a que las palmas en esa categoría son biológicamente viejas, y algo semejante podría ocurrir en *Reinhardtia gracilis*.

Es interesante que la elasticidad de la permanencia varía menos con el tiempo que las elasticidades de la transición, decrecimiento y fecundidad (Fig. 4). Es probable que los recursos

disponibles sean utilizados preferentemente para el mantenimiento de los individuos. Por el contrario, la fecundidad, la transición y el decrecimiento de los genets de la población deben depender más de las variaciones temporales y espaciales en las condiciones ambientales. Si éstas fueran favorables, las palmas podrían almacenar recursos que posteriormente serían destinados al crecimiento y a la fecundidad. Si, por el contrario, los recursos fueran insuficientes, entonces debería incrementarse la competencia entre ramets por los recursos disponibles. Esto ocasionaría una disminución en la producción de semillas y/o un incremento en la mortalidad de los ramets (muy probablemente los más viejos o los más dañados serían los más afectados). Estos resultados sugieren que hay un mecanismo denso-dependiente que regula el tamaño de los genets de *Reinhardtia gracilis*, el cual seguramente se favorece por la integración clonal de esta especie (Mendoza y Franco 1992). Si bien es cierto que sólo con el análisis de elasticidad (de Kroon et al. 1986) se pueden evaluar las contribuciones relativas de los diferentes parámetros demográficos a la tasa de incremento poblacional, éstas podrán ser interpretadas integralmente si se conocen las relaciones fisiológicas entre los ramets (Price, Marshall y Hutchings 1992).

#### **4. DEMOGRAFIA DE RAMETS**

## INTRODUCCION

El concepto de que las plantas y los clones conforman una metapoblación constituida por unidades repetitivas de construcción (módulos) que nacen, crecen, se reproducen y mueren (White 1979; Harper 1981), ha hecho posible el desarrollo de métodos para modelar la dinámica de poblaciones vegetales (Sarukhán y Gadgil 1974; Callaghan 1976, 1984; van Groenendael 1986; Huenneke y Marks 1987; Svensson y Callaghan 1988; Eriksson 1988).

Cada módulo dentro de la población tiene una edad o pertenece a un estado, lo cual le confiere una probabilidad de sobrevivir y una fecundidad específica (Bazzaz y Harper 1977). Las matrices de transición se pueden adaptar fácilmente para modelar la dinámica poblacional de los módulos, donde el tamaño y no la edad es más importante en determinar la probabilidad de sobrevivir o de reproducirse (McGraw y Antonovics 1983; Huenneke y Marks 1987; Cooper y McGraw 1988). Desde los primeros trabajos realizados para estudiar la dinámica de poblaciones de plantas (Usher 1966, 1969; Sarukhán y Gadgil 1974; Hartshorn 1975; Werner y Caswell 1977), las matrices de transición se han usado para modelar la dinámica de poblaciones, tanto de especies leñosas como de especies herbáceas (ver Silvertown *et al.* 1993), a veces con tal refinamiento como la clasificación de individuos por sexo y por tamaño en *Chamaelirium luteum* (Meagher 1982) y en *Arisaema serratum* (Kinoshita 1987), o por tamaño y edad (van Groenendael y Slim 1988; McGraw 1989).

En las poblaciones clonales, los cambios numéricos que ocurren a nivel de los genets tienen consecuencias demográficas completamente diferentes de las que ocurren a nivel de ramets. Las tasas de natalidad y de mortalidad de los genets afectan el tamaño de una población de genets y tiene repercusiones ecológicas y evolutivas importantes. Las tasas de natalidad y mortalidad de los ramets afectan el tamaño y, por lo tanto, la adecuación del genet individual. Una de las generalizaciones que han surgido de los estudios relacionados con plantas clonales, es que la dinámica de poblaciones de estas especies está determinada por el nacimiento y muerte de los ramets; el reclutamiento de nuevos genets a través de la reproducción sexual es un evento muy poco frecuente (Sarukhán y Gádgil 1974; Fetcher y Shaver 1983; Callaghan 1984; Cook 1985; Pitelka, Hansen y Ashmun 1985; Huenneke 1987; Huenneke y Marks 1987; Tissue y Nobel 1988). Los ramets de muchas especies clonales reciben recursos que se producen en otros ramets ya establecidos (Newell 1982; Noble y Marshall 1983; Hartnett y Bazzaz 1983; Callaghan 1984; Slade y Hutchings 1987a, 1987b). En las primeras etapas de desarrollo los ramets dependen casi por completo del abastecimiento proporcionado por otros ramets, con lo cual se mejoran las probabilidades de un establecimiento exitoso (Sarukhán y Harper 1973; Callaghan 1984; Pitelka y Ashmun 1985; Slade y Hutchings 1987b). Por ejemplo, mientras que el 42% de los ramets producidos vegetativamente por *Carex bigelowii* sobrevive hasta llegar a adultos (Callaghan 1976), las probabilidades de

sobrevivir de las semillas de *Hieracium floribundum* es de solamente 0.00005 (Thomas y Dale 1975) y la de las semillas de *Agave deserti* es de  $8.33 \times 10^{-7}$  (Nobel 1977). La pérdida del contacto físico entre los ramets padres y los ramets hijos disminuye el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia de éstos últimos, particularmente si la separación ocurre en etapas tempranas del desarrollo del ramet hijo (Hartnett y Bazzaz 1983).

Con base en el concepto de que las plantas tienen dos niveles de estructura poblacional (Harper y White 1974), en este capítulo se hace una descripción del comportamiento demográfico de los ramets de *Reinhardtia gracilis*. Con ello se pretende relacionar la dinámica de la población de los ramets con la dinámica de la población de los genets (Capítulo 3), de manera que se puedan identificar características de historia de vida de los ramets que puedan ser críticas en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia de los genets de esta palma. Asimismo, se intenta evaluar la importancia relativa de la reproducción sexual y de la propagación vegetativa en el crecimiento de la población. Para modelar el crecimiento poblacional de los ramets se utilizó el modelo de transición de Lefkovitch (1965) y se hizo un análisis para evaluar las contribuciones relativas (elasticidades) de los diferentes componentes de la matriz al valor de la tasa finita de crecimiento poblacional, tal y como se describió en el Capítulo 3.

## MATERIALES Y METODOS

El análisis de la demografía de los ramets (tallos) de *Reinhardtia gracilis* se realizó utilizando los individuos de la población de genets, incluyendo a las plántulas, descritos en el capítulo anterior, para lo cual se marcaron todos los tallos presentes en cada genet. Se llevaron a cabo 3 censos por año (junio, septiembre y enero), durante los cuales se registraron el nacimiento y muerte de los tallos, así como la producción de hojas nuevas. Asimismo, se registró el origen de cada tallo nuevo, ya sea por crecimiento vegetativo (producción de ramets) o por reproducción sexual (establecimiento de plántulas). En las épocas de floración (septiembre) y de fructificación (enero) se registraron, en cada tallo, el número de estructuras reproductivas correspondientes. El nacimiento y muerte de los tallos, así como la producción foliar se registraron durante el mes de (junio). El estudio se inició en 1988 y se llevó a cabo durante 3 años consecutivos. En los resultados se reportan como los períodos de 1988-89, 1989-90 y 1990-91. El número total de tallos al inicio de cada período fueron de: 1988-89, N=302; 1989-90, N=307; 1990-91, N=306.

### *Clasificación de los ramets*

Para el análisis demográfico de los ramets, éstos se dividieron en intervalos de 0.25 m de altura. Las plántulas, plantas que no han formado un tallo, se consideraron como una categoría

independiente. Un análisis de elasticidad preliminar mostró que la etapa crítica en la sobrevivencia de los tallos se encuentra en las transiciones de: i) semilla a plántula y ii) de plántula a ramet con un tallo formado y con una altura entre 0 y 0.25 m. Una vez que una plántula empieza a formar un tallo (categoría de 0-25 cm), la elasticidad de la sobrevivencia es muy similar a la de un tallo de la misma categoría pero producido por otro ramet. Por esta razón se decidió que los tallos originados de una semilla o aquéllos originados de otro tallo, con una altura entre 0 y 0.25 m, se agruparan en una sola categoría de tamaño. Además, el análisis se vuelve más complicado si se siguen independientemente las rutas de un tallo originado de semilla y la de un tallo originado de otro tallo.

#### *Estimación de la edad de los tallos*

La edad de los ramets se determinó combinando datos de dos fuentes diferentes. Primero, fuera de los sitios de estudio, se cosecharon genets de diferentes tamaños. A todos los tallos cosechados se les midió la altura total y se les contaron el número de hojas y el número de cicatrices foliares. Para facilitar la medición de la longitud de todos los entrenudos en el tallo, se desprendieron todas las hojas vivas. Segundo, se determinó la producción de hojas en tallos de diferentes edades utilizando los datos de los 3 censos anuales. De acuerdo con la proposición de Sarukhán (1978), se puede estimar la edad de una palma con crecimiento monopódico si se conoce la tasa de



producción foliar anual de individuos de diferentes alturas, el número de cicatrices foliares en el tronco y el número de hojas vivas. La edad es, entonces, el tiempo requerido para formar el número total de cicatrices foliares y el de hojas presentes.

En el caso de *Reinhardtia gracilis* no fue posible estimar de esa manera la edad de los tallos que tienen crecimiento monopódico, ya que la producción foliar no es una función lineal de la altura del tallo. Un análisis de varianza de la producción foliar en las diferentes categorías de altura del tallo (categorías de 25 cm de altura), mostró que los tallos de la categoría de altura más pequeña y los de las categorías más grandes producen significativamente menos hojas que las categorías de altura intermedias ( $F=15.1377$ ,  $p=0.00005$ ). Los tallos en estas categorías producen, en promedio, 1.93 hojas anuales, mientras que los de las categorías intermedias producen, en promedio, 2.55 hojas anuales.

Por lo anterior, se estimó la edad de los ramets haciendo una modificación a la proposición de Sarukhán (1978). Primero, se contaron las cicatrices foliares en los tallos cosechados y se determinó el número promedio de cicatrices foliares encontradas en cada intervalo de altura de 25 cm. Segundo, se estimó la producción foliar promedio de tres años de observación en los tallos de diferentes categorías de 25 cm de altura. Con estos dos valores se determinó el tiempo que los tallos permanecen en cada intervalo de altura. La edad de un tallo determinado es,

entonces, la suma de los tiempos de permanencia en cada uno de los intervalos de 25 cm.

Dado que la variabilidad individual en la producción foliar determina la variación en el tiempo de permanencia en cada intervalo de altura, se estimaron las edades máximas y mínimas de los tallos en cada categoría de edad. Se utilizaron los percentiles de 1/4 y de 3/4 en las distribuciones de la producción foliar de los tallos en cada intervalo de altura para estimar los tiempos de permanencia mínimo y máximo en cada intervalo de altura. Con éstos se determinaron las edades mínimas y máximas de los ramets como lo propuso Chazdon (1992).

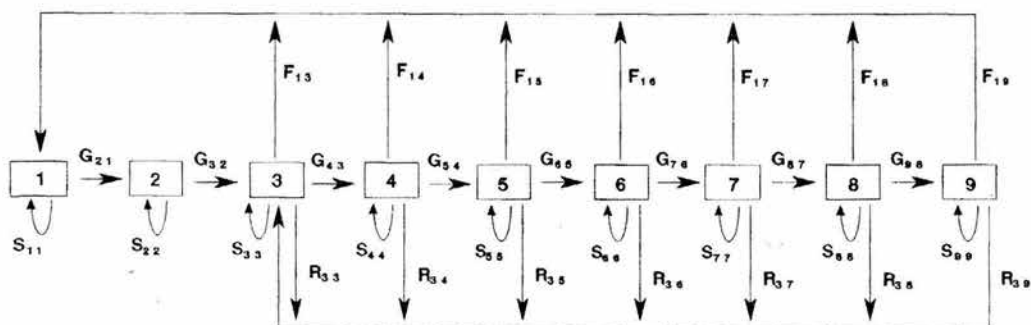
En observaciones de campo y de laboratorio hemos encontrado que una semilla que germina permanece como plántula por lo menos 5 años, durante los cuales no se observan cicatrices foliares. Estas plantas se distinguen fácilmente por la ausencia de tallo y la morfología foliar particular. Por ello, para estimar con mejor precisión las edades reales de los tallos, se sumaron 5 años a las edades calculadas.

#### *Construcción de la matriz de proyección*

Para construir la matriz de proyección de los ramets de *Reinhardtia gracilis* se siguieron los mismos procedimientos y se utiliza la misma terminología que para la construcción de las matrices de proyección de los genets (Capítulo 3). Para la población de ramets se construyeron 3 matrices de proyección correspondientes a los períodos 1988-89, 1989-90 y 1990-91. Cada

matriz se construyó de manera individual con el número promedio de frutos producidos por ramet en cada categoría de tamaño, el número de frutos que permanecen en el tallo por más de un año, el número de semillas germinadas al año siguiente de haber sido producido, el número promedio de ramets producidos por tallo en cada una de las categorías en un año, y el número de tallos en cada categoría de tamaño.

La fecundidad y las transiciones (permanencias y progresiones) de los ramets de diferentes tamaños se estimaron de la misma manera que para los genets (Capítulo 3). La representación gráfica de la historia de vida, propuesta por Hubbell & Werner (1979), de los ramets de *Reinhardtia gracilis* y los elementos de la matriz de transición correspondiente (Fig. 1), muestran que las categorías de tamaño iniciales están constituidas por: semillas (categoría 1), plántulas (categoría 2), y 7 categorías de ramets. La categoría 3 incluye, como ya mencionamos, a los ramets que tienen un tallo definido con una altura comprendida entre 0 y 25 cm y que provienen ya sea de una semilla o de otro ramet. A partir de esta categoría los tallos pueden contribuir al crecimiento de la población con tallos producidos vía reproducción sexual ( $F = \text{Fecundidad}$ ), o vía propagación vegetativa ( $R = \text{Ramets}$ ), como lo indican las flechas correspondientes. Por lo demás, el ciclo de vida es muy sencillo. Los ramets pueden permanecer en la misma categoría de tamaño con una probabilidad  $S_{ii}$ , o transitar a la siguiente categoría de tamaño con una probabilidad  $G_{i-1, i}$ . Igualmente, las semillas



	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	$S_{11}$		$F_{13}$	$F_{14}$	$F_{15}$	$F_{16}$	$F_{17}$	$F_{18}$	$F_{19}$
2	$G_{21}$	$S_{22}$							
3		$G_{32}$	$(S_{33} + R_{33})$	$R_{34}$	$R_{35}$	$R_{36}$	$R_{37}$	$R_{38}$	$R_{39}$
4			$G_{43}$	$S_{44}$					
5				$G_{54}$	$S_{55}$				
6					$G_{65}$	$S_{66}$			
7						$G_{76}$	$S_{77}$		
8							$G_{87}$	$S_{88}$	
9								$G_{98}$	$S_{99}$

Figura 1. Gráfica del ciclo de vida y matriz de transición de los ramets de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver. Los cuadros representan las diferentes categorías de la población definidas en el texto y las flechas representan las transiciones entre categorías [permanencias ( $S_{ii}$ ) y progresiones ( $G_{i+1,i}$ )], las fecundidades ( $F_{ij}$ ) y la propagación vegetativa ( $R_{ji}$ ).

pueden germinar establecerse como plántulas en un lapso de un año con una probabilidad  $G_{21}$ , o permanecer en el tallo progenitor, y por lo tanto, quedan como banco de semillas en la planta  $S_{11}$ . Las semillas que caen al suelo germinan dentro del siguiente año o mueren; por lo tanto, no existe un banco de semillas en el suelo.

Para estimar un valor más real del coeficiente  $S_{99}$  cuando la probabilidad observada de permanecer en la última categoría de tamaño era igual a 1.0, se siguió el mismo procedimiento que para la población de genets (Capítulo 3), de acuerdo con el tiempo de permanencia de los tallos en cada categoría de tamaño (Cuadro 1).

Las matrices de sensibilidad y de elasticidad, la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y sus límites de confianza, la estructura estable de estadios y el valor reproductivo, se estimaron siguiendo los procedimientos descritos en el Capítulo 3. Asimismo, se usaron los mismos análisis estadísticos descritos en el Capítulo 3 para hacer comparaciones de las estructuras de tamaño de la población al inicio del estudio y en el equilibrio, así como para hacer comparaciones de las elasticidades de los diferentes componentes demográficos y para hacer comparaciones de las elasticidades de las diferentes categorías de tamaño sobre la tasa finita de crecimiento de la población.

Por otro lado, se estimaron algunos parámetros demográficos dependientes de la edad, como son la sobrevivencia a una edad específica ( $l_x$  = probabilidad de sobrevivir a la edad  $x$ ); la fecundidad promedio de un tallo de edad  $x$  ( $f_x$  = número de hijos producidos por un organismo promedio de edad  $x$  en un intervalo de

tiempo); la tasa neta reproductiva ( $R_0$  = número promedio de hijos producidos por un organismo durante su vida); el tiempo de generación ( $T$  = lapso promedio que transcurre entre el nacimiento de los padres y el nacimiento de los hijos) y la edad a la primera reproducción, o edad promedio de la maduración, ( $E(\alpha_j)$  = edad mínima a la cual se reproducen los individuos de una población). Los parámetros poblacionales se obtuvieron con el programa Stagecoach elaborado por Cochran y Ellner (1992). Estos autores mostraron que, a partir del modelo de transición por estadios o tamaños, se pueden derivar fórmulas simples y directas para obtener todas las medidas de las características de historia de vida de poblaciones clasificadas por edad. Las fórmulas para obtener la sobrevivencia y la fecundidad en poblaciones estructuradas por tamaños pueden incluir diferentes tipos de recién nacidos y de crecimiento clonal. Con estas funciones es posible construir una tabla de vida completa, basada en edades, y obtener todos los parámetros que se derivan de ella.

Con los parámetros demográficos obtenidos con las fórmulas desarrolladas por Cochran y Ellner (1992) es posible también hacer comparaciones entre la historia de vida de aquellos organismos producidos clonalmente y aquellos producidos sexualmente. Para ello, se estimaron los parámetros demográficos considerando los dos tipos de recién nacidos: los que se originan de una semilla ( $F_{1i}$ ) y los que se producen por propagación vegetativa ( $R_{3i}$ ). Es decir, en este trabajo consideramos la producción de ramets como un tipo de nacimiento y no como fisión, sensu Cochran y Ellner (1992).

## RESULTADOS



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

### *Estructura de la población de ramets*

La distribución de frecuencias del tamaño de los tallos se muestra en la Figura 2. Las dos primeras categorías son las más abundantes en la población. La primera categoría está constituida por las plántulas (sin tallo) y la segunda es la de los tallos con una altura hasta de 0.25 m. La frecuencia de ésta última es mayor que la de la primera debido a que una parte de los tallos proviene de la transición de las plántulas y otra parte proviene del nacimiento de los tallos producidos por otros tallos. A partir de estas dos categorías, la abundancia de los tallos en las otras categorías decrece monótonicamente.

### *Estimación de la edad de los ramets*

En el Cuadro 1 se muestran el tiempo de permanencia en cada categoría y la edad correspondiente de los ramets. El tiempo de permanencia en las distintas categorías de tamaño es similar en las cuatro categorías que tienen alturas de 0 a 1 m. En la siguiente categoría se incrementa el tiempo de permanencia y posteriormente se mantiene constante. De acuerdo con estos resultados, un ramet cuya altura es mayor de 1.75 m ha vivido alrededor de 40 años. No se han encontrados tallos mayores de 2 m.

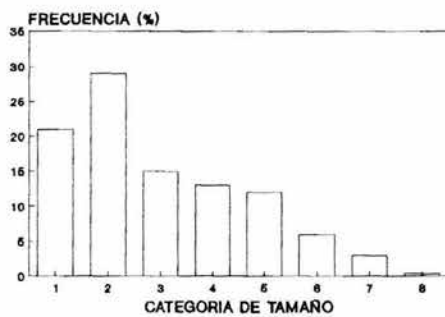


Figura 2.- Distribución de frecuencias del tamaño de los ramets de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Veracruz, México



Cuadro 1.- Número de cicatrices foliares, producción foliar (hoja por ramet por año), tiempo de permanencia en cada categoría de tamaño y edad promedio de los ramets de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver.

Categoría de altura (cm)	Cicatrices foliares	Producción foliar	Tiempo de permanencia (años)	Edad (años)
0			5.0	5.0
0 - 25	8.7	2.8	3.1	8.1
26 - 50	9.0	2.9	3.1	11.3
51 - 75	9.7	2.7	3.6	14.8
76 - 100	10.4	2.7	3.8	18.6
101 - 125	12.5	2.3	5.4	24.0
126 - 150	12.5	2.4	5.3	29.3
151 - 175	12.5	2.4	5.3	34.5
176 - 200	12.5	2.4	5.3	39.8

En el cuadro 2 se muestra la edad de los ramets de diferentes alturas, así como las edades mínima y máxima estimadas con los percentiles de 1/4 y 3/4 de la distribución de la producción de hojas. Debido a las variaciones en la producción foliar, las edades mínima y máxima de los ramets con una altura comprendida entre 1.75 y 2.0 m son de 36 y 46 años, respectivamente.

Cuadro 2.- Edad media, edad mínima y edad máxima de los ramets de *Reinhardtia gracilis* de diferentes categorías de tamaño.

Categoría de altura (cms)	Edad mínima (años)	Edad (años)	Edad máxima (años)
0		5.0	
0 - 25	7.7	8.1	8.5
26 - 50	10.4	11.3	12.3
51 - 75	13.7	14.8	16.5
76 - 100	17.1	18.6	20.9
101 - 125	21.8	24.0	27.2
126 - 150	26.5	29.2	33.4
151 - 175	31.2	34.5	39.7
176 - 200	35.9	39.8	45.9

### *Tasa finita de crecimiento poblacional y estructura estable de la población*

La matriz de transición para cada año de estudio (1988-89, 1989-90 y 1990-91) se iteró 256 años para obtener la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) de los ramets. Las matrices de transición correspondientes se muestran en el Cuadro 3.  $\lambda$  y sus límites de confianza al 95%, obtenidos mediante los métodos propuestos por Alvarez-Buylla y Slatkin (1991; 1993), se presentan en el Cuadro 4. Los valores de  $\lambda$  son muy similares entre sí para los 3 años analizados. Al comparar los valores de  $\lambda$  y sus respectivos límites de confianza entre sí, encontramos que los 3 valores de  $\lambda$  quedan comprendidos dentro de los límites de confianza correspondientes. Asimismo, el valor de la unidad, que supone que la población está en equilibrio, entra dentro de los límites de confianza de los tres valores de  $\lambda$ . Por lo anterior, las tasas de crecimiento poblacional no difieren significativamente ni entre años ni del valor de la unidad, lo que significa que la población de ramets se mantiene en el equilibrio demográfico, es decir, el nacimiento de nuevos ramets, por cualquiera de los modos de producción compensa la mortalidad de los tallos.

Cuadro 3.- Matrices de transición de la población de ramets de *Reinhardtia gracilis* obtenidas durante tres años de estudio: a) 1988-89, b) 1989-90, c) 1990-91.

a)	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0.06540	0.00000	0.53490	2.15590	2.61540	<b>4.64710</b>	3.29410	2.70000
2	0.04910	0.51610	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.24190	<b>0.80240</b>	0.08990	0.07690	0.01940	0.05880	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.22090	0.51110	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.46670	0.76920	0.00000	0.00000	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.15380	0.67650	0.00000	0.00000
7	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.26470	0.70590	0.00000
8	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.17650	0.80000

b)	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	0.19610	0.00000	0.53760	2.42960	3.05880	3.27590	2.33330	0.90910	0.50000
2	0.02810	0.64290	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.10710	<b>0.98880</b>	0.09520	0.05880	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.05380	0.78570	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.16670	0.78430	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.17650	0.65520	0.00000	0.00000	0.00000
7	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.27590	0.66670	0.00000	0.00000
8	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.14290	0.36360	0.00000
9	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.54550	0.14600

c)	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	0.24660	0.00000	0.15240	1.21050	1.38300	2.67860	3.00000	1.14290	1.60000
2	0.04790	0.46940	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.22450	<b>0.78100</b>	0.10530	0.04260	0.14290	0.04550	0.00000	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.20950	0.65790	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.28950	0.57450	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.36170	0.67860	0.00000	0.00000	0.00000
7	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.32140	0.77270	0.00000	0.00000
8	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.22730	0.57140	0.00000
9	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.28570	0.60000

En 1988-89, el 9% de los coeficientes en negritas corresponde a la propagación vegetativa ( $R_{33}$ ), mientras que el 91% corresponde a la sobrevivencia ( $S_{33}$ ). En 1989-90 y 1990-91, el 4% corresponde a la propagación vegetativa ( $R_{33}$ ) y el 96% corresponde a la sobrevivencia ( $S_{33}$ ), ver Fig. 1.

Cuadro 4.- Tasa de crecimiento ( $\lambda$ ) y sus límites de confianza estimados para la población de ramets de la palma *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver. Se muestran los valores para 3 años consecutivos (1988-89, 1989-90 y 1990-91).

Año	$\lambda$	límites de confianza
1988-89	1.045	0.0468
1989-90	1.035	0.0472
1990-91	1.031	0.0855

La comparación entre la estructura inicial (EI) y la estructura estable de estadios (EEE) de la población de ramets para los 3 años de estudio se muestra en la Figura 3. En el primer año la estructura observada es muy similar a la estructura esperada; en cambio, en 1989-90 y en 1990-91 la densidad relativa de los ramets en las primeras categorías parece difererir entre la población inicial y la población proyectada en el equilibrio. La prueba de razones de verosimilitud (Zar 1984) para comparar las estructuras muestran que éstas no difieren significativamente ni en 1988-89 ( $G=2.91$ , g.l.=7,  $0.75 > P < 0.90$ ,  $n=782$ ), ni en 1989-90 ( $G=14.11$ , g.l.=8,  $0.05 > P < 0.10$ ,  $n=766$ ). En 1990-91, sin embargo, la estructura estable de categorías es significativamente diferente de la estructura inicial de la población ( $G=23.0$ , g.l.= 88,  $0.001 > P < 0.005$ ,  $n=598$ ). La estructura de tamaños proyectada en el equilibrio predice encontrar un número mayor de individuos en la categoría de semillas y un número menor en la categoría 3 que aquéllos registrados al comienzo de 1990.

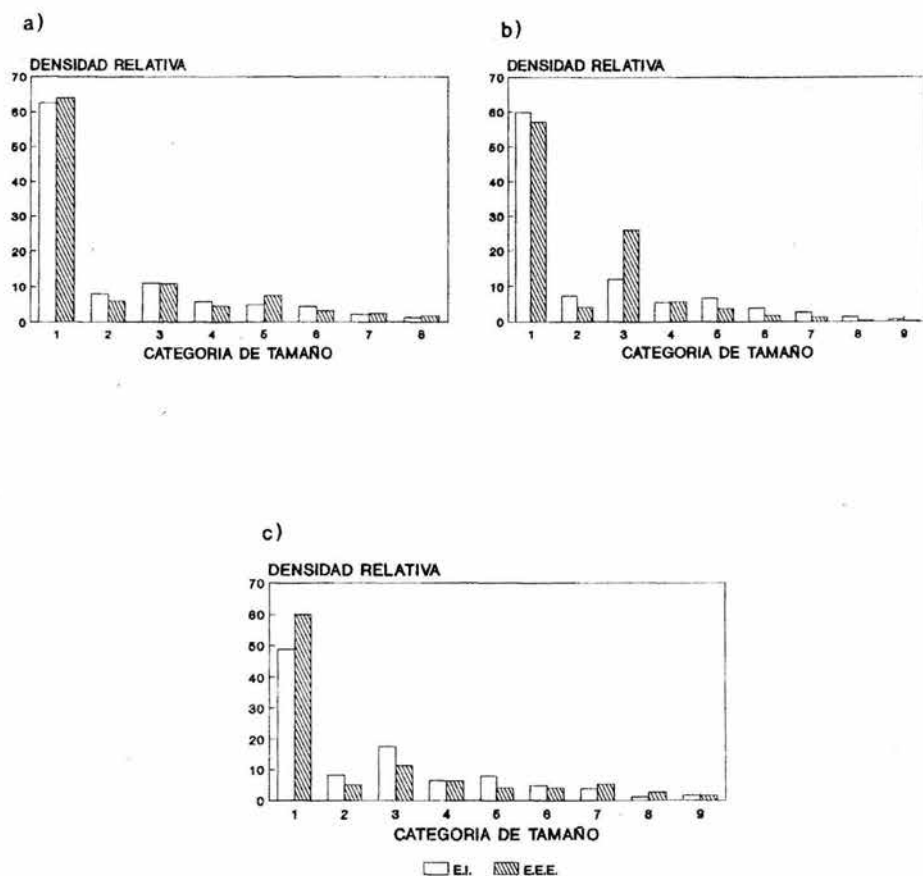


Figura 3.- Comparación entre la distribución inicial (E.I.) y la distribución estable de estadios (E.E.E.) en: a) 1988-89, b) 1989-90 y c) 1990-91 de los ramets de *Reinhardtia gracilis*.

### *Análisis de elasticidad*

Las matrices de elasticidad correspondientes a los 3 años de estudio se muestran en el Cuadro 5. Estas elasticidades muestran la importancia relativa de los diferentes elementos de la matriz original sobre la tasa finita de crecimiento poblacional. La Figura 4 muestra las elasticidades de los cuatro componentes de la matriz en función de las categorías de tamaño de los ramets para los 3 años de estudio. Los valores de elasticidad aumentan con el tamaño de los ramets, alcanzan un pico en la categoría 3 (ramets de hasta 0.25) y posteriormente disminuyen. La elasticidad del parámetro  $F$ , sin embargo, es muy variable entre las categorías de tamaño y entre años, mostrando picos en las categorías 3 (1989-90), 5 (1988-89) y 7 (1990-91). Las elasticidades de la propagación vegetativa ( $R$ ) son más variables entre años a partir de la categoría 4 que en las categorías más pequeñas, aunque tienden a mostrar una moda en la categoría 3. Las elasticidades de la sobrevivencia ( $S$ ) y de la transición ( $G$ ) muestran variaciones temporales pero un patrón similar durante los 3 años de estudio. Las elasticidades de la permanencia y de la transición en el período 1989-90 son más pequeñas que para los otros 2 años, excepto la elasticidad de la permanencia de la categoría 3 que tiene un valor particularmente alto.

Si comparamos la importancia de las diferentes categorías de tamaño, encontramos que  $\lambda$  es más sensible a cambios en la categoría 3 que a cualquier otra categoría. Esta categoría contribuye 48% al valor de  $\lambda$ . Las siguientes categorías, en

Cuadro 5.- Matrices de elasticidad de la población de ramets de *Reinhardtia gracilis* durante tres años de estudio: a) 1988-89, b) 1989-90 y c) 1990-91.

a)	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0.00301	0.00000	0.00416	0.00694	0.01423	0.01055	0.00583	0.00344
2	0.04515	0.04403	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.04515	<b>0.27260</b>	0.01263	0.01827	0.00192	<b>0.00454</b>	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.07834	0.07496	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.05878	0.16377	0.00000	0.00000	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.02628	0.04821	0.00000	0.00000
7	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.01381	0.02873	0.00000
8	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00344	0.01122

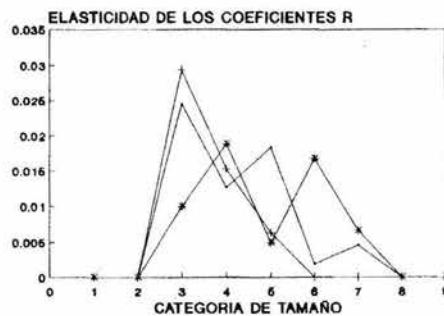
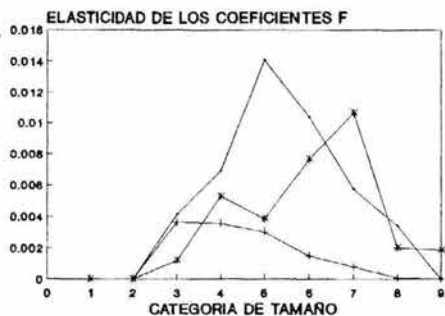
  

b)	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	0.00294	0.00000	0.00365	0.00357	0.00299	0.00149	0.00079	0.00007	0.00002
2	0.01257	0.02063	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.01257	<b>0.73353</b>	0.01526	0.00627	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.03045	0.09605	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.01163	0.03641	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00237	0.00409	0.00000	0.00000	0.00000
7	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00088	0.00160	0.00000	0.00000
8	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00009	0.00005	0.00000
9	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00002	0.00000

c)	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	0.01022	0.00000	0.00119	0.00529	0.00384	0.00764	0.01066	0.00201	0.00187
2	0.03249	0.02718	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
3	0.00000	0.03249	<b>0.24860</b>	0.01884	0.00484	0.01667	0.00662	0.00000	0.00000
4	0.00000	0.00000	0.07827	0.13816	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
5	0.00000	0.00000	0.00000	0.05414	0.06819	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
6	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.04546	0.08764	0.00000	0.00000	0.00000
7	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.02115	0.06337	0.00000	0.00000
8	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00388	0.00482	0.00000
9	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00187	0.00260

En 1988-89, el 9% de los coeficientes en negritas corresponde a la propagación vegetativa ( $R_{33}$ ), mientras que el 91% corresponde a la sobrevivencia ( $S_{33}$ ). En 1989-90 y 1990-91, el 4% corresponde a la propagación vegetativa ( $R_{33}$ ) y el 96% corresponde a la sobrevivencia ( $S_{33}$ ), ver Fig. 1.



— 1988-89    + 1989-90    \* 1990-91

Figura 4.- Elasticidades de los diferentes componentes (S, G, F y D) de la matriz de proyección por categorías de tamaño de los ramets de *Reinhardtia gracilis* para cada uno de los 3 años de estudio.



orden de importancia, son la 4 y la 5, las cuales contribuyen con 16 y 13%, respectivamente.

La contribución total de cada parámetro al valor de  $\lambda$  se muestra en la Figura 5, donde se aprecia que la permanencia es el parámetro que más contribuye al valor de  $\lambda$ , seguido por la transición y finalmente por la clonalidad y la fecundidad. De todos los componentes de la matriz, la clonalidad es el que menos variaciones presentó durante los 3 años. El comportamiento de los componentes de la matriz es muy similar para el primer y tercer año. Sin embargo, durante el período de 1988-89 la importancia de la permanencia sobrepasa los valores de los otros años, mientras que la transición y la fecundidad se encuentran por debajo de los valores obtenidos durante los otros 2 años. El promedio de las elasticidades obtenidas durante los 3 años muestra que la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en la permanencia es de 71%, seguida de la transición que es de 20%. Lambda es menos sensible a cambios en la clonalidad (6%) y en la fecundidad (3%).

### ***Valor reproductivo***

La curva que describe el valor reproductivo en función del tamaño de los ramets (Fig. 6) muestra que el valor reproductivo se incrementa con el tamaño hasta alcanzar un máximo en la categoría 3, para posteriormente mantenerse más o menos constante en las siguientes categorías y finalmente disminuir en las últimas categorías.

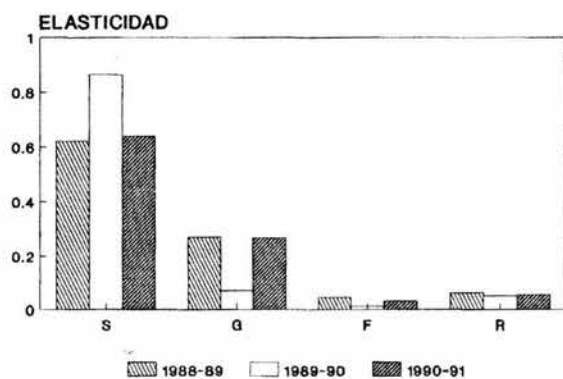


Figura 5.- Importancia relativa de los parámetros demográficos sobre la tasa de crecimiento poblacional para cada uno de los 3 años de estudio. S = permanencia; G = transición; F = fecundidad; R = propagación vegetativa.

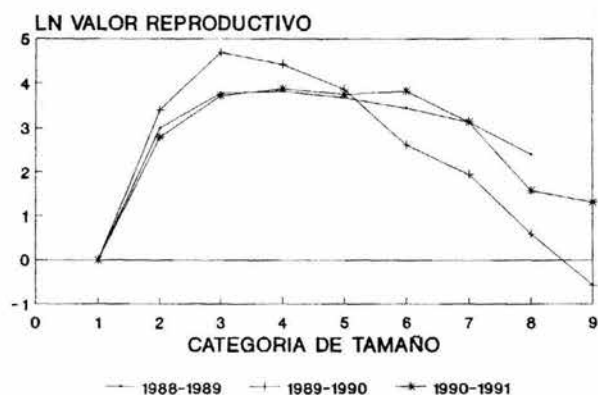


Figura 6.- Valor reproductivo en función del tamaño de los ramets de *Reinhardtia gracilis* para cada uno de los 3 años de estudio. El valor reproductivo se calculó después de ajustar el valor de la categoría 1 a 1.0.

### *Presiones de selección*

En la Figura 7 se muestran las presiones de selección sobre la permanencia y sobre la transición en función del tamaño de los ramets para los 3 años de estudio. Las presiones de selección sobre la sobrevivencia aumentan hasta la categoría 3 y posteriormente disminuyen hasta tener valores muy cercanos a cero en la última categoría de tamaño durante los 3 años. Las presiones de selección sobre la transición de los ramets tiene el valor más alto en la primera categoría y posteriormente los valores disminuyen hasta tener valores iguales o menores que cero a partir de la categoría 4. Este patrón se conserva durante los 3 años para todas las categorías. Durante 1989-90, sin embargo, la categoría 3 presenta los valores más altos en la presión de selección a permanecer y los valores más pequeños en las presiones a transitar a la siguiente categoría de tamaño.

### *Mortalidad*

El porcentaje de mortalidad obtenido con el promedio de tres años de estudio muestra que en la categoría de semillas se concentra el mayor porcentaje. Este disminuye drásticamente hasta la categoría 3; posteriormente se mantiene más o menos constante en las siguientes 3 categorías. A partir de la categoría 6 la tasa de mortalidad aumenta gradualmente hasta la última categoría de tamaño (ramets con una altura entre 1.50 y 1.75 m). Frecuentemente cuando los ramets alcanzan una altura aproximada de 1.5 m, se doblan y poco tiempo después mueren (A. Mendoza, obsv.

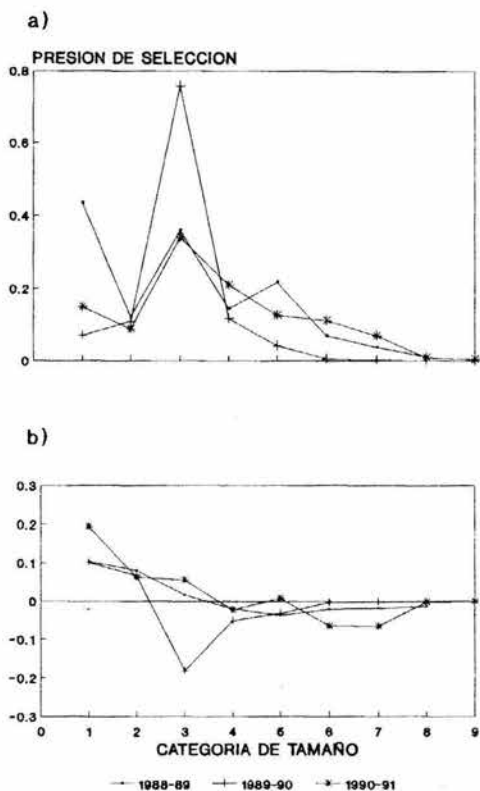


Figura 7.- Presiones de selección sobre a) la tasa de sobrevivencia y b) la tasa de crecimiento, en cada categoría de tamaño de los ramets de *Reinhardtia gracilis* para cada uno de los 3 años de estudio. La ordenada no tiene dimensiones y refleja la importancia de cada elemento en una escala aritmética.

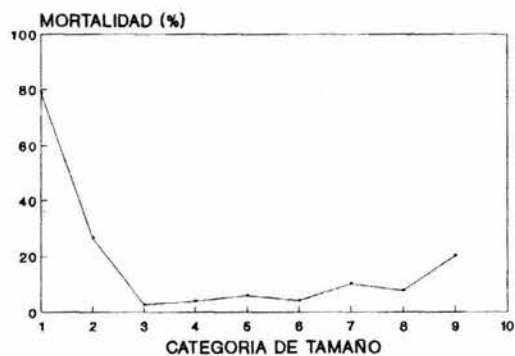


Figura 8.- Porcentaje de mortalidad en función del tamaño de los ramets de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver.

pers). Por el contrario, las causas más frecuentes de mortalidad en los ramets de tamaño intermedio son los accidentes causados por caída de ramas de árboles más altos.

*Curvas de sobrevivencia y fecundidad y tasa neta de reproducción en función de la edad de los ramets*

La fecundidad en función de la edad de los ramets se incrementa hasta la edad de 11 años y posteriormente se mantiene constante (Fig. 9). Durante los 11 primeros años la fecundidad de los ramets producidos por propagación vegetativa es mayor que la fecundidad de los ramets producidos por semilla. A partir de esa edad, las curvas de fecundidad de los ramets producidos por propagación vegetativa y de los producidos por semillas se asintotizan y adquieren los mismos valores. De manera similar, la probabilidad de sobrevivir de los ramets producidos por propagación vegetativa es mayor que aquélla de los ramets producidos por semilla durante los primeros 11 años. En este lapso, la curva de sobrevivencia de los ramets producidos vegetativamente es similar a la curva Tipo I de Deevey, con una alta sobrevivencia durante los primeros años y una caída repentina de la sobrevivencia al final del período. En contraste, la curva de sobrevivencia de los ramets producidos por semilla durante los primeros 11 años es del Tipo III, con una alta mortalidad durante los primeros años y posteriormente una mortalidad constante. Una vez sobrepasados los 11 primeros años, la sobrevivencia de los ramets producidos por semilla se iguala con la sobrevivencia de los

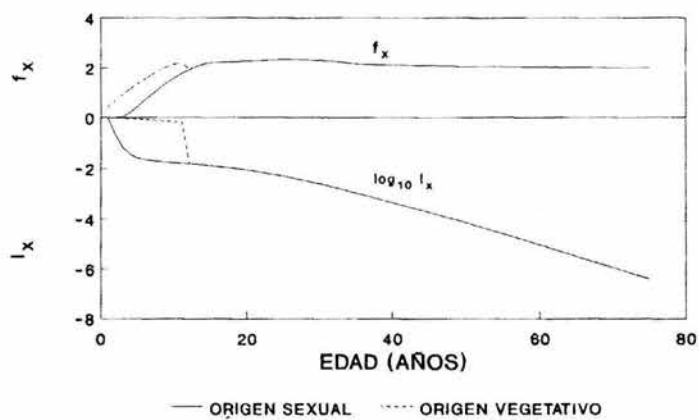


Figura 9.- Fecundidad ( $f_x$ ) y sobrevivencia ( $l_x$ ) en función de la edad de los ramets de *Reinhardtia gracilis* originados por semilla o por propagación vegetativa.



ramets producidos por propagación vegetativa. A partir de esa edad la sobrevivencia de ambos tipos de ramets disminuye a una tasa constante. La imposibilidad de distinguir la procedencia de los ramets cuando éstos rebasan los primeros 11 años, explica por qué los ramets producidos por semilla y los producidos por propagación vegetativa tienen la misma sobrevivencia a partir de esa edad. La curva de sobrevivencia de la población de ramets en conjunto, (incluyendo la sobrevivencia de los ramets producidos vegetativamente y los producidos por semillas), es una curva de Tipo III de Deevey, igual que la curva de sobrevivencia de los ramets producidos sexualmente.

Son notables las diferencias encontradas en la tasa neta de reproducción entre los dos tipos de ramets. En el Cuadro 5 se aprecia que la tasa neta de reproducción ( $R_0$ ) de los ramets producidos por propagación vegetativa es 47 veces mayor que la de los ramets producidos por semilla. Los ramets producidos vegetativamente alcanzan la madurez sexual ( $E \alpha_j$ ) al año de haberse producido, mientras que los ramets producidos por semilla se empiezan a reproducir, en promedio, a la edad de 4.39 años (Cuadro 5). Asimismo, el tiempo de generación (T) es más corto para los ramets producidos vegetativamente que para los ramets producidos sexualmente. Otro aspecto interesante derivado de este análisis es que la probabilidad de que un ramet producido por semilla llegue a reproducirse (Pr) es de 2%, mientras que esta probabilidad para un ramet producido por propagación vegetativa es de 100% (Cuadro 5).

Cuadro 5.- Parámetros de historia de vida de los ramets de *Reinhardtia gracilis* producidos por semilla (S) y los producidos por propagación vegetativa (R), obtenidos de la matriz de transición estructurada por tamaños con el programa Stagecoach (Cochran y Ellner 1992). La matriz de transición utilizada en este caso fué el promedio de las 3 matrices correspondientes a los 3 años de estudio.

	S	R
$R_0$	0.567	26.993
T	16.352	12.961
Desviación standard de T	7.847	7.663
E ( $\alpha_j$ )	4.391	1.000
Pr	0.021	1.000

**Valor reproductivo en función de la edad de los ramets**

El valor reproductivo contrasta entre los ramets producidos por semilla y los ramets producidos por propagación vegetativa (Fig. 10). En el primer caso, el valor reproductivo aumenta con la edad hasta alcanzar un pico a la edad de 8 años. A partir de esta edad el valor reproductivo disminuye ligeramente y posteriormente se mantiene constante con la edad. En contraste, el valor reproductivo de los ramets producidos por propagación vegetativa alcanza el valor más alto los dos primeros años y posteriormente el valor reproductivo disminuye con la edad. Cuando los ramets tienen 12 años, las curvas de los valores reproductivos de ambos tipos de ramets se igualan y disminuyen monotónicamente.

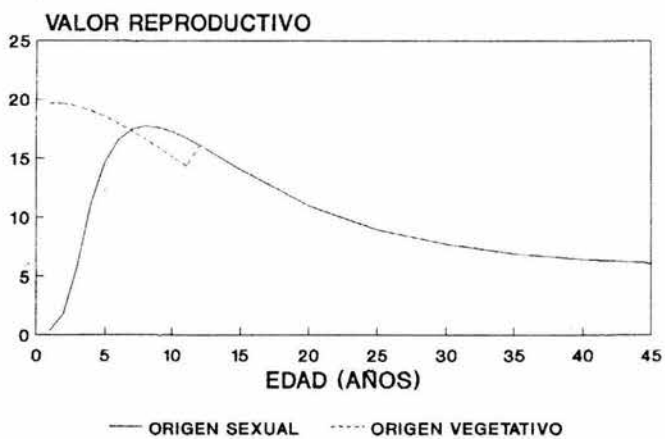


Figura 10.- Valor reproductivo en función de la edad de los ramets de *Reinhardtia gracilis* originados por semilla o por propagación vegetativa.

## DISCUSION

Los ramets de *Reinhardtia gracilis* muestran una distribución de tamaños típica (Fig. 2), es decir, una distribución con un mayor número de individuos pequeños que hace posible la regeneración de la población. La estabilidad de la población está dada por los valores de la tasa finita de incremento poblacional,  $\lambda$ , cercanos a uno (Cuadro 4). En este sentido, el comportamiento de los ramets es semejante al de los genets de esta especie (Capítulo 3) y al de las especies perennes de bosque cerrados estudiadas hasta ahora (Enright y Ogden 1979; Enright y Watson 1991).

El equilibrio demográfico de los ramets se manifiesta también en la similitud entre la estructura inicial de tamaños (EI) y la estructura estable de estadios (EEE). Es probable que las diferencias encontradas entre la estructura estable de tamaños y la estructura observada en 1990-91 se deban al comportamiento demográfico mostrado durante el año anterior. En la Figura 3 encontramos que durante 1989-90 la abundancia de ramets en la categoría 3 es menor que lo que predice el modelo, aún cuando las diferencias entre ambas estructuras no son significativas ( $G=14.11$ , g.l.=8,  $P>0.05$ ). La matriz de transición para 1989-90 (Cuadro 3), muestra que la probabilidad de transición de las categorías 2 a la 3 fué 50% menor que la de los otros dos años. De acuerdo con observaciones de campo, 1989- 90 fué un año particularmente seco. En el Capítulo 2 se mencionó que las plántulas son muy sensibles a

cambios en la humedad relativa y sugerimos que la sequía podría ser una posible causa de muerte de las plántulas. Sin embargo, la mortalidad de las plántulas en 1989-90 (25%) fue similar a la observada en 1988-89 (24%), y ambos porcentajes fueron menores a las observados durante 1990-91 (31%). Es probable, entonces, que el efecto de la sequía en la categoría de plántulas se haya manifestado hasta 1990-91.

Como resultado de la alta sobrevivencia registrada en 1989 en la categoría 3 y el aumento en la probabilidad de transición de la categoría 2 a la 3 en relación con el año anterior, la categoría 3 inició el período 1990-91 con un número mayor de ramets. La abundancia relativa de los ramets en la categoría 3 al inicio de 1990 fue mayor que lo que predice la estructura estable de tamaños (Fig. 3). Asimismo, el hecho de que el número de semillas registrado al inicio del período 1990-91 sea menor de lo que se esperaría en la estructura estable de tamaños, sugiere que la sequía también afectó a los ramets adultos, reduciendo su fecundidad. Ello sugeriría que los ramets tienen un período de reajuste fisiológico que de alguna manera repercute en su comportamiento demográfico al término de un año y se traduce en cambios en la estructura poblacional, sin alterar el valor de  $\lambda$ .

El modelo predice que cualquier cambio en la categoría de tamaño 3 produciría grandes efectos en la tasa finita de crecimiento poblacional.  $\lambda$  es más sensible a cambios en esta categoría ( $e = 0.48$ ), que a cambios en cualquier otra categoría de tamaño. Cabe recordar que la categoría 3 está integrada por ramets

con una altura comprendida entre 0 y 25 cms, que se originan tanto por propagación vegetativa, como por reproducción sexual. En relación con las diferentes categorías de tamaño, los porcentajes más altos de las elasticidades de la sobrevivencia (56%), de la progresión (31%) y de la propagación vegetativa (38%) se encuentran en la categoría de tamaño 3. Asimismo, los ramets de esta categoría tuvieron el valor reproductivo más alto (Fig. 6), por lo que no fue sorprendente encontrar una alta elasticidad en la sobrevivencia y por lo tanto, una fuerte presión de selección sobre la misma (Fig. 7).

De acuerdo con las estimaciones de la edad, los ramets de la categoría 3 tienen aproximadamente 11 años de edad. El análisis demográfico por edades (Cochran y Ellner, 1992), muestra que durante los primeros 11 años de vida de los ramets hay diferencias entre la historia de vida de los ramets producidos por semilla y la de los ramets producidos por propagación vegetativa. La curva de sobrevivencia de los ramets producidos por propagación vegetativa durante los primeros 12 años es del Tipo I de Deevey (1947), mientras que la de los ramets producidos sexualmente es una curva Tipo III. El hecho de que la sobrevivencia sea mayor para los primeros que para los segundos, sugiere que una mayor proporción de recursos maternos se destina hacia los ramets producidos por propagación vegetativa que hacia los ramets producidos sexualmente. Callaghan (1984) sugirió que en las plantas clonales ha evolucionado una estrategia de reproducción vegetativa, la cual hace posible que haya un período de cuidado "post-natal" que

aumenta la sobrevivencia de los ramets hijos. Se ha demostrado que el movimiento de agua (Raphael y Nobel 1986) y de carbohidratos (Tissue y Nobel 1988) a través de las conexiones que se establecen entre ramets, mejora el crecimiento y probablemente la sobrevivencia de los ramets producidos en *Agave deserti*. El período de dependencia puede variar desde unas semanas, como en *Solidago canadensis* (Hartnett y Bazazz 1983), a unos meses como en *Fragaria chiloensis* (Alpert y Mooney 1986) o incluso años, como en *Agave deserti* (Raphael y Nobel 1986), en *Typha latifolia* (Dickerman y Wetzel 1985) y en *Populus tremuloides* (Cook 1985). Incluso, las conexiones pueden persistir durante toda la vida, como en *Carex bigelowii* (Callaghan 1976). Aunque la longitud del período de dependencia por recursos varía entre especies, la sobrevivencia de los ramets que aún están fisiológicamente integrados a la planta progenitora es mayor que la de los ramets que pierden la conexión (Callaghan 1984; Pitelka y Ashmun 1985).

La existencia de esta estrategia se refuerza si consideramos, además, que el 100% de los ramets producidos vegetativamente alcanza la madurez sexual a la edad de un año. En contraste, sólo el 2% de los ramets producidos por semilla llega a reproducirse y el evento se presenta hasta alcanzar los 5 años. La mayor fecundidad de los ramets producidos vegetativamente en relación con los ramets producidos sexualmente contribuye a ampliar estas diferencias (Fig 9). Asimismo, el hecho de encontrar el valor reproductivo más alto en el primer año de vida de un ramet producido vegetativamente (Fig. 10), sugiere que éstos son

subsidiados con nutrimentos provenientes de otros ramets, mientras que los ramets producidos sexualmente dependen solamente de los recursos de la semilla. Como consecuencia de la alta sobrevivencia y de la precocidad en la reproducción de los ramets producidos vegetativamente, la tasa neta reproductiva es considerablemente mayor ( $R_0 = 26.993$ ) que la de los ramets producidos sexualmente ( $R_0 = 0.56673$ ). Es probable que la integración fisiológica de los ramets de *Reinhardtia gracilis* (Mendoza y Franco 1992) contribuya al éxito en la sobrevivencia y en la fecundidad de los ramets producidos por propagación vegetativa. No es exagerado, por lo tanto, suponer que las elasticidades de la sobrevivencia, de la transición y del crecimiento vegetativo de la categoría 3 sean aportadas, en gran medida, por los ramets producidos vegetativamente.

Mediante el uso de marcadores radioactivos Ginzo y Lovell (1973) y Newell (1982) han mostrado la existencia de integración fisiológica en clones de *Ranunculus repens* y de *Viola blanda*, respectivamente. Tanto el movimiento de fotosintatos para ayudar al establecimiento de los ramets nuevos, como la redistribución de los recursos provenientes de los tallos seniles, contribuyen a esta integración fisiológica (Cook 1985). En una planta clonal los productos derivados del metabolismo son transportados dentro del clon hacia sitios activos de crecimiento, de la misma manera que los recursos minerales de las hojas viejas son transportados hacia las hojas jóvenes del meristemo apical a medida que aquéllas envejecen (Chapin 1980). El mantenimiento de las conexiones entre



ramets permite la conservación de nutrientes mediante la translocación de los ramets seniles hacia los nuevos, en contraste con la mayoría de las plantas que dependen del reciclaje de la caída de hojarasca y de la descomposición (Callaghan 1980). Esto es particularmente importante en ambientes pobres en nutrientes. En la tundra, por ejemplo, la estación de crecimiento fría y corta limita la fotosíntesis, y el frío combinado con suelos pobres, limita la entrada de nutrientes (Callaghan 1984).

La curva de sobrevivencia Tipo III (Deevey 1947) de la población de ramets de *Reinhardtia gracilis* (incluyendo propagación vegetativa y producción de semillas) difiere de las curvas encontradas para otras especies clonales. La mayoría de las curvas de sobrevivencia reportadas en la literatura son del Tipo I (Bernard 1976; Noble, Bell y Harper 1979), o intermedias entre las del tipo I y las del Tipo II (Watson 1979; Fetcher y Shaver 1983). Si solamente se considera la producción de ramets vía propagación vegetativa, la curva de sobrevivencia resultante es más parecida a las reportadas en la literatura; durante los primeros 12 años los ramets tienen una curva de sobrevivencia Tipo I que se convierte en una curva tipo II a partir de esa edad.

Los valores de las elasticidades de la propagación vegetativa y de la fecundidad muestran que *Reinhardtia gracilis* no se comporta estrictamente como una especie clonal. El crecimiento de la población de ramets no depende exclusivamente de la propagación vegetativa como en las especies leñosas de *Alnus incana* y de *Betula nana* (Cuadro 6), y como en la mayoría de las especies herbáceas

Cuadro 6 .-  $\lambda$  y elasticidades (E) de la fecundidad (f), del crecimiento clonal (r), de la permanencia (s), y de la progresion (p), estimados de la población de ramets de 5 especies leñosas con crecimiento clonal. Datos tomados de Silvertown et al. 1993.

	$\lambda$	$E_f^{**}$	$E_r$	$E_s$	$E_p$
<i>Alnus incana</i>	0.971	0.0	0.0615	0.7411	0.1974
<i>Betula nana</i>	0.992	0.0	0.1421	0.6740	0.1840
<i>Calluna vulgaris</i>	2.995	0.2874	0.0008	0.2029	0.5089
<i>Podococcus barteri</i>	1.013	0.0081	0.0404	0.8191	0.1325
<i>Reinhardtia gracilis</i> *	1.026	0.0309	0.0524	0.7046	0.2120

\* Datos obtenidos de la matriz promedio de 3 años de este estudio.  $E_f^{**} = E_1 + E_2$  ( $E_1$  = Elasticidad del reclutamiento de semillas al banco de semillas);  $E_2$  = Elasticidad del reclutamiento de plántulas, en Silvertown et al. 1993).

perennes (ver Tabla 1, Silvertown et al. 1993). Tampoco depende exclusivamente de la reproducción sexual como en *Calluna vulgaris* (Cuadro 5), que muestra un comportamiento atípico de las especies clonales. En *Reinhardtia gracilis* la propagación vegetativa y la reproducción sexual contribuyen de manera similar al valor de  $\lambda$  (3-5%). En esta especie, la reproducción sexual es un proceso que permite mantener la diversidad genética de la población, mientras que el hábito clonal es un proceso de crecimiento del genet, más que un método de propagación vegetativa (aunque, en sentido estricto, la propagación vegetativa también es crecimiento del genet). De Steven (1989) y Chazdon (1992) llegan a conclusiones similares para dos especies de palmas clonales, una (*Oenocarpus mapora* spp. *mapora*) del dosel superior de un bosque húmedo de Panamá, y otra (*Geonoma congesta*), del sotobosque de un bosque tropical lluvioso de Costa Rica. A diferencia de estas especies,

*Podococcus barteri*, otra palma clonal tropical, tiene un comportamiento más parecido al de las especies clonales, en las cuales el valor de la elasticidad de la propagación vegetativa es mayor que el de la elasticidad de la fecundidad (Cuadro 6 y ver Tabla 1 en Silvertown *et al.* 1993). El crecimiento de la población de ramets de *Podococcus barteri* depende más de la propagación vegetativa que de la reproducción sexual. Es probable que la forma de crecimiento individual y el grado de integración fisiológica entre los ramets determinen, en gran medida, el comportamiento observado en las dos especies de palmas. *Podococcus barteri* produce estolones que eventualmente se separan de la palma progenitora y los ramets hijos llevan una vida independiente (Bullock 1980); en contraste, *Reinhardtia gracilis* produce ramets que permanecen fisiológicamente integrados (Mendoza y Franco 1992). Mientras que a unas especies la propagación vegetativa les permite explorar nuevos microambientes, a otras, como *Reinhardtia gracilis*, les ayuda a incrementar el tamaño de los genets con lo que se maximiza su adecuación (Capítulo 2).

## **5. INTEGRACION CLONAL**

## PRESENTACION

Este capítulo contiene resultados adicionales a los presentados en el artículo de Mendoza y Franco (1992) el cual se anexa. El objetivo del trabajo y los materiales y métodos son los mismos que los descritos en el artículo. Los resultados que presentamos cubrieron aspectos del crecimiento de los ramets (producción, abscisión y cambio neto de hojas) en los genets sometidos a experimentación. En este capítulo se presentan evaluaciones del crecimiento y de la reproducción del genet. El crecimiento se estimó cuantificando las tasas de natalidad, de mortalidad y del cambio neto de ramets ( $\text{ramet individuo}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). La fecundidad se estimó como el número de frutos producidos por individuo en cada tratamiento. Los resultados se reportan para los años 1988-89 y 1989-90. Los análisis estadísticos se realizaron de la misma manera que los presentados anteriormente, para lo cual se utilizó el paquete SPSS/PC+ Advanced Statistics V2.0 (1988).

La numeración de Cuadros y Figuras presentados en este capítulo siguen la secuencia de la numeración presentada en Mendoza y Franco (1992). En esta sección se utiliza la palabra conectados para referirnos a los ramets cuyas conexiones no fueron cortadas, en lugar de la palabra intactos que se había utilizado en Mendoza y Franco (1992).

## INTEGRACIÓN CLONAL EN UNA PALMA TROPICAL

Ana Mendoza\*, Miguel Franco\*

### Resumen

*Reinhardtia gracilis* es una palma clonal que habita en el sotobosque de una selva tropical lluviosa en Veracruz, México.

Con el objeto de investigar el grado de integración fisiológica de los ramets de esta especie, se diseñó un experimento que combina tratamientos de defoliación, separación física de las conexiones entre ramets y fertilización del suelo. Las respuestas de las plantas en la producción, abscisión y cambio neto de hojas se registraron durante los dos años posteriores a la aplicación de los tratamientos.

La separación física de los ramets, la defoliación y la fertilización del suelo incrementaron la ganancia neta de hojas en los ramets de las palmas a las que no se les cortaron las conexiones. El tratamiento más severo se encontró en las palmas desconectadas que no fueron ni defoliadas ni fertilizadas. Estos resultados sugieren que la integración clonal en esta palma permite soportar las frecuentes perturbaciones producidas por la caída de ramas y hojas del dosel superior.

**Palabras claves:** *Palmae*, *Reinhardtia*, clonal, integración, fertilización, defoliación, separación de ramets, producción, abscisión.

### INTÉGRATION CLONALE D'UN PALMIER TROPICAL

### Résumé

*Reinhardtia gracilis* est un palmier clonal du sous-bois d'une forêt tropicale pluvieuse de Veracruz, México. Cette espèce forme des clones. Pendant les deux années qui ont suivi l'application des traitements, on a enregistré les réponses des plantes dans la production, l'abscission et le changement net des feuilles.

L'étude du degré d'intégration physiologique des axes composant le clone procède par un traitement combiné de défeuillage, de séparation physique des axes et de fertilisation du sol. Il en résulte un gain net de production foliaire chez les axes qui n'ont pas été séparés, alors que les axes séparés témoins s'avèrent être les plus affectés par le traitement. Ces résultats suggèrent que l'intégration clonale de ce palmier lui permet de supporter les perturbations fréquentes dues à la chute de branches et de feuilles de la canopée.

**Mots clés:** *Palmae*, *Reinhardtia*, clonal, intégration, fertilisation, défeuillage, séparation des axes, production, abscission.

## CLONAL INTEGRATION IN A TROPICAL PALM

## Abstract

*Reinhardtia gracilis* is an understory clonal palm in the tropical rain forest of Veracruz, México. In order to investigate the degree of physiological integration of ramets in this species, an experiment combining defoliation, physical separation of ramets, and soil fertilization was conducted. Plants' responses on leaf production, leaf abscission and leaf net change were registered during two years since the beginning of the experiment.

Defoliation, severing of ramet connections and soil fertilization increased leaf net gain of ramets in intact palms. The most severe treatment was found in undefoliated unfertilized severed palms. These results suggest that integration in this palm allows it to withstand the continuous disturbance produced by falling debris from the overstorey.

**Key words:** *Palmae*, *Reinhardtia*, clonal, integration, fertilization, defoliation, severing of ramets, production abscission.

## 1. INTRODUCCIÓN

A pesar que se desconoce el número total de plantas con crecimiento clonal, hay evidencia que son plantas ecológicamente exitosas, tanto por su abundancia, como por su amplia distribución geográfica (Silander, 1985). En el caso de las selvas lluviosas tropicales, las plantas clonales son muy comunes en el sotobosque (Chazdon, 1992a). Sin embargo, gran parte del conocimiento de la biología de estas especies es aún insuficiente (Hutchings & Bradbury, 1986).

Una característica común a todas las plantas con crecimiento clonal es el hecho de que son organismos capaces de duplicar otro individuo sin intervención de la reproducción sexual. El crecimiento clonal en plantas se lleva a cabo por la acción coordinada de células que forman un meristemo, o por la formación asexual de semillas sin fertilización (Cook, 1985). Cualquiera que sea el mecanismo de crecimiento clonal (rizomas, estolones, chupones, vástagos, semillas asexuales, etc.), los 'ramets' que se producen son unidades funcionales idénticas al 'genet' que los produce (excepto por posibles mutaciones somáticas) y tienen todas las estructuras necesarias para llevar una vida independiente si se separan de la planta progenitora (Cook, 1985). El 'genet', por lo tanto, es el individuo que proviene de un solo cigoto y es capaz de reiterar su estructura morfológica en un conjunto de 'ramets' potencialmente independientes (Harper, 1977).

Implícito en la producción de nuevos ramets están las conexiones que se forman entre éstos y los ramets ya establecidos. Estas conexiones sirven para transportar agua y nutrientes necesarios para el desarrollo de los nuevos ramets (Alpert & Mooney, 1986) antes que éstos se independicen. Una vez establecidos los nuevos ramets, las conexiones se pueden romper y dejar de funcionar, pueden persistir sin funcionar y volverse funcionales solo cuando se daña parte del genet, o pueden persistir y permanecer funcionales (Pitelka & Ashmun, 1985; Hartnett & Bazzaz, 1983). El grado de integración fisiológica o de independencia entre los ramets de un genet determinará el grado de respuesta a las condiciones del medio ambiente.

Los estudios acerca de la ecología y la fisiología de la integración en las plantas clonales se han hecho principalmente con plantas herbáceas perennes, y la mayoría reportan resultados obtenidos bajo condiciones de invernadero y sólo

algunos bajo condiciones naturales o seminaturales. Estos estudios se han llevado a cabo utilizando básicamente dos enfoques. El primero consiste en utilizar marcadores químicos para determinar la translocación de recursos entre los diferentes ramets (Ginzo & Lovell, 1973a; 1973b; Callaghan, 1984; Alpert & Mooney, 1986), mientras que el segundo consiste en hacer manipulaciones experimentales de los ramets y evaluar cómo afectan éstas al crecimiento, a la reproducción y a la sobrevivencia (Hartnett & Bazzaz, 1983; 1985; Pitelka & Ashmun, 1985; Schmid & Bazzaz, 1987; Schmid *et al.* 1988; Slade & Hutchings, 1987a; 1987b; Chazdon, 1992b).

Por otro lado, los estudios relacionados con la manipulación de plantas clonales se han llevado a cabo principalmente en zonas de clima templado. En contraste, sólo se conoce el trabajo de Chazdon (1992b) realizado en una selva tropical lluviosa con la palma clonal *Geonoma congesta*. Esta especie del sotobosque de la selva se encuentra sujeta a pérdidas foliares y a daños físicos provocados por la caída de ramas y otros objetos del dosel superior. En general, las plantas que habitan en el sotobosque de las selvas tropicales se enfrentan constantemente a la dinámica de perturbación natural del bosque, la cual constituye uno de los factores de mortalidad más importantes de estas plantas (Aide, 1987; Gartner, 1989; Clark & Clark, 1991; Chazdon, 1992a; 1992b).

Considerando la abundancia del hábito clonal en especies del sotobosque de las selvas tropicales lluviosas y la frecuencia de perturbaciones naturales en estos ecosistemas, sobre todo por caídas de árboles y ramas, en el presente estudio nos propusimos determinar el grado de integración fisiológica de los ramets de la palma *Reinhardtia gracilis* en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México, siguiendo el enfoque de manipulación experimental.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### a) Descripción de la zona de estudio y de la especie

El sitio de estudio es un bosque tropical lluvioso localizado en la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" en el Estado de Veracruz, México (18°36'N, 95°07'W). La temperatura anual promedio es de 24°C y la precipitación total es de aproximadamente 4,600 mm. Otros aspectos de la geología, suelos, clima y vegetación en el área han sido reportados por Lot-Helgueras (1976) e Ibarra-Manríquez & Sinaca (1987). El sotobosque de la selva está ocupado por diferentes especies de palmas entre las cuales destacan, *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea tepejilote*, *C. oblongata*, *C. ernesti-augusti*, *Bactris trichophylla* y *Reinhardtia gracilis*.

*Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* es una palma monoica (Fig. 1), que produce tallos aéreos delgados que crecen a partir de un rizoma subterráneo que se encuentra a una profundidad aproximada de 10 cms (Fig. 2). La reiteración programada de meristemas axilares tiene como consecuencia la producción de nuevos tallos que poseen la habilidad de formar raíces adventicias. Aparentemente, en esta especie no hay descomposición de las conexiones entre los tallos parentales y los tallos hijos. Un genet puede tener hasta 25-30 ramets (aunque no es lo común), los cuales no rebasan 2 metros de altura. El número total de ramets que tiene un genet y, por lo tanto, la distinción entre dos o más genets cercanos, sólo es posible si se desentierra superficialmente el rizoma.



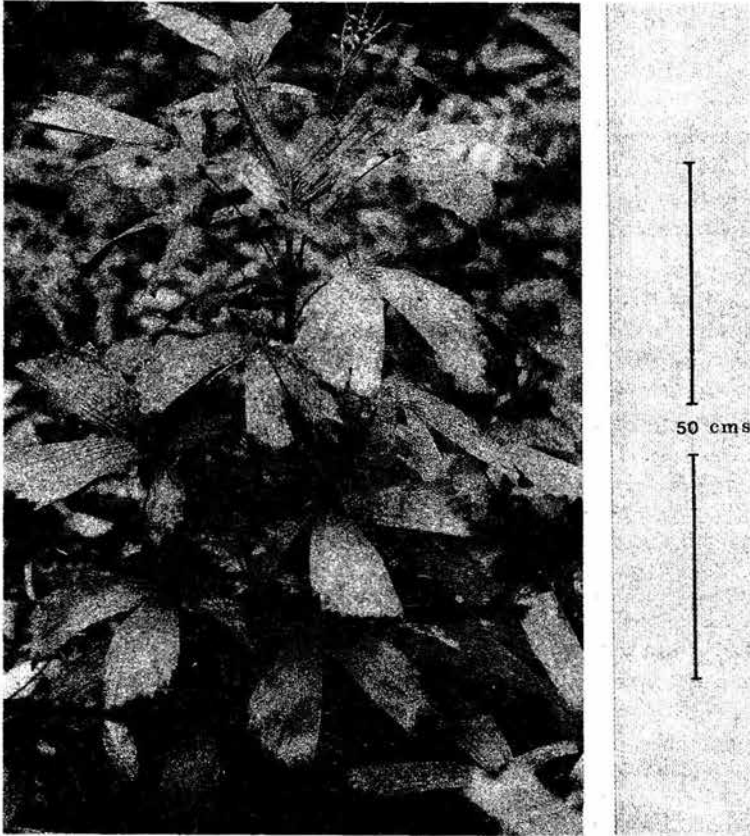


Fig. 1 - Individuo (genet) de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

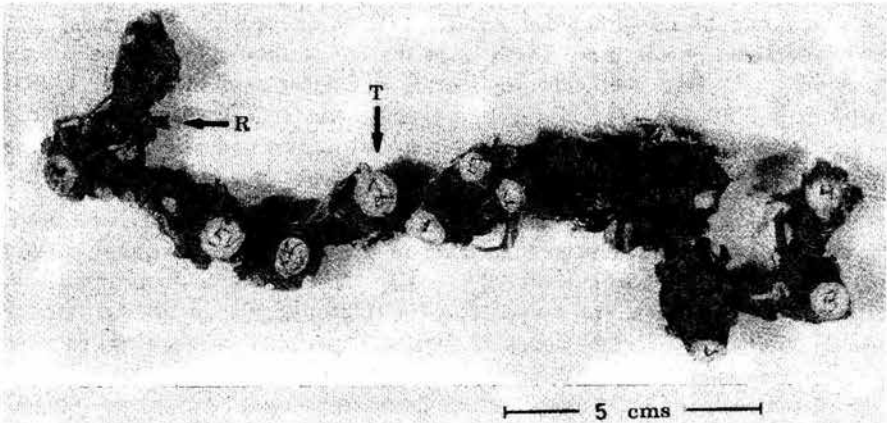


Fig. 2 - Rizoma subterráneo de una palma adulta de *Reinhardtia gracilis*. Las flechas indican la posición de un tallo (T) o ramet y la posición de una raíz (R).

La especie florece en el mes de septiembre y generalmente produce una inflorescencia por tallo, la cual se desarrolla en la axila de la segunda o tercera hoja más joven, aunque en ocasiones produce hasta dos inflorescencias por tallo. Cada inflorescencia contiene flores masculinas y flores femeninas, las cuales probablemente son polinizadas por viento. Los frutos aparecen en el mes de enero y tardan en madurar de 4 a 6 meses. Después de madurar, los frutos pueden permanecer en la planta hasta por un año. Aunque las características de los frutos y de la infrutescencia sugerirían un síndrome de dispersión ornitófila, es sorprendente que no haya remoción por aves. Hay evidencia de que algunos componentes de la fauna de vertebrados del sotobosque han desaparecido o están drásticamente reducidos en sus poblaciones (Miranda & Dirzo, 1991). Ya que algunos de éstos pudieran actuar como dispersores de propágulos de plantas en este estrato, es posible que la ausencia de remoción en *R. gracilis* pueda explicarse, en parte, por este proceso de defaunación. Las semillas germinan doce meses después de haber caído al suelo. Una descripción más detallada de la especie se encuentra en Ibarra-Manríquez (1988).

#### b) Descripción del diseño experimental

El estudio se inició en junio de 1988 y tuvo una duración de dos años. Es un experimento que combina tratamientos de defoliación, separación física de las conexiones entre ramets y fertilización del suelo. Los tratamientos de defoliación consistieron en remover una de cada dos hojas de un tallo determinado, de manera que se removiera el 50% del área foliar total. Las láminas foliares se cortaron en la base del pecíolo.

La edad relativa de los ramets se determinó en base a la longitud de los tallos, de manera que el tallo que presentaba mayor altura se le consideraba como el ramet más viejo. Se llevaron a cabo los siguientes tratamientos de defoliación:

1) Se defoliaron a todos los ramets de un genet. A este tratamiento se le denomina "genet" (G).

2) Se defoliaron a todos los ramets jóvenes de un genet, excepto al ramet más viejo. A este tratamiento se le denomina "ramets jóvenes" (J).

3) Se defolió solamente al ramet más viejo, dejando intactos a todos los otros ramets. Este tratamiento se denomina "ramet más viejo" (V).

Por otra parte, se formó un grupo de plantas que no fueron defoliadas. Anidado dentro de este grupo se hicieron dos tratamientos más:

4) El tratamiento de "fertilización" (F) que consistió en aplicar, alrededor de cada planta, 4 bolsas de papel con 12.5 grs. cada una de un fertilizante comercial conteniendo 25% de N, 12% de P, 7% de K y micronutrientes. El fertilizante se colocó en bolsas de papel con el objeto de que no se lavara con la primera lluvia, sino que fuera siendo utilizado lentamente a medida que se descomponiera la bolsa de papel en la que se encontraba colocado.

5) El tratamiento sin fertilizante o "control" (C).

En cada uno de estos tratamientos hubo 2 niveles del tercer factor. En el primer nivel se cortaron las conexiones del rizoma que unen entre sí a los ramets, de manera que cada ramet individual quedara física y fisiológicamente separado del

resto de los ramets del genet. Para separar a los ramets fue necesario desenterrar la parte superior del rizoma y cortar, con tijeras de podar, las partes del rizoma que unían entre sí a dos tallos. Este procedimiento se siguió para todos los tallos que componían un genet y posteriormente el rizoma se cubrió nuevamente con tierra. En el segundo nivel, se dejaron intactas las conexiones entre los ramets.

El tamaño de la muestra en cada tratamiento fue de 10 palmas o genets. El número de ramets en cada tratamiento varió de acuerdo con el número de ramets que cada genet tenía al empezar el experimento. La hoja más joven de cada ramet se marcó con una cinta de plástico de color, de manera que, al siguiente registro, se pudiera saber el número de hojas que cada ramet había producido en el intervalo. El procedimiento se repetía con un plástico de color diferente. Asimismo, en cada registro se anotaba el número total de hojas presentes y el número de hojas muertas en cada ramet.

Para analizar la producción, abscisión y cambio neto de hojas por ramet durante los dos años después de aplicados los tratamientos, se realizó un análisis de varianza multivariado con 2 factores (defoliación y separación de ramets) y un tercer factor (fertilización) anidado dentro del nivel de defoliación en el cual la defoliación fue igual a cero. Al mismo tiempo, ya que las plantas fueron tomadas de una población natural y éstas no siempre presentaban el mismo tamaño, se decidió incorporar, además, el tamaño de las plantas (número de hojas remanentes inmediatamente después de la defoliación) como una covariable. Dada la variación en el tamaño original de las plantas, se decidió utilizar el 10% como el nivel mínimo de significancia (e.g. Schmid *et al.*, 1988). Los análisis estadísticos se realizaron usando el paquete SPSS/PC+ Advanced Statistics V2.0 (1988).

## RESULTADOS

Los análisis de varianza multivariados de la producción, abscisión y cambio neto de hojas para los dos años después de iniciado el experimento mostraron que los efectos principales (fertilización, defoliación separación) resultaron significativos, mientras que las interacciones (separación x fertilización; separación x defoliación) no tuvieron un efecto significativo. Por esta razón, sólo se presentan los análisis con los efectos principales (Cuadros 1 y 2). Asimismo, el efecto del tamaño inicial de las plantas sobre la producción, la abscisión y el cambio neto foliar fue significativo para los dos años.

De acuerdo con los resultados de los análisis univariados (Cuadro 1), el fertilizante incrementó la producción foliar en 1989 ( $p = 0.030$ ) y en 1990 ( $p = 0.022$ ). Las plantas a las cuales se les aplicó el fertilizante (F) produjeron más hojas que las plantas control (C) (Figs. 3a y b). Durante el primer año, las palmas fertilizadas que quedaron intactas fueron las que más hojas produjeron, mientras que durante el segundo año las plantas fertilizadas, tanto separadas como intactas, produjeron más hojas que las palmas control. El fertilizante, sin embargo, no tuvo un efecto significativo sobre la abscisión foliar durante los dos años (Figs. 3c y d).

Covarianza de la producción y abscisión foliar en relación con el número de hojas remanentes inmediatamente después de la aplicación de los tratamientos.

Variable	Beta	B	Error estándar	t	p
P 1989	0.21036	0.05192	0.013	3.968	0.000
P 1990	0.28485	0.07994	0.015	5.479	0.000
A 1989	0.11963	0.00726	0.003	2.222	0.027
A 1990	-0.09494	-0.00696	0.004	-1.759	0.080

#### Análisis de varianza multivariado

Factor	U de Wilks	g.l.	F	p
F	0.97	4 337	2.2877	0.060
D	0.92	12 891	2.5079	0.003
S	0.93	4 337	6.0311	0.000

#### Análisis de varianza univariado

Factor (g.l.)	Variable	Cuadrado medio	F	p
F (D=0) (1,340)	P 1989	3.18537	4.73058	0.030
	P 1990	4.45565	5.32390	0.022
	A 1989	0.01823	0.43408	0.510
	A 1990	0.04637	0.75302	0.386
D (3,340)	P 1989	2.63682	3.91592	0.009
	P 1990	3.15664	3.77175	0.011
	A 1989	0.08506	2.02512	0.110
	A 1990	0.21955	3.56545	0.014
S (1,340)	P 1989	9.42980	14.00413	0.000
	P 1990	12.49888	14.93445	0.000
	A 1989	0.30931	7.36380	0.007
	A 1990	0.00758	0.12311	0.726

Cuadro 1 - Análisis de varianza multivariado de la producción (P) y abscisión (A) foliar de *Reinhardtia gracilis* para los años 1989 y 1990. Los tratamientos utilizados en el experimento fueron: fertilización del suelo (F), defoliación (D) y separación de ramets (S). El tratamiento de fertilización estuvo anidado dentro del nivel de plantas no defoliadas (D=0).

Como consecuencia de una mayor producción foliar y una menor abscisión de hojas, las plantas fertilizadas cuyos ramets permanecieron intactos ganaron significativamente más hojas que las palmas control que quedaron intactas durante 1989 ( $p = 0.057$ ) y 1990 ( $p = 0.052$ ) (Figs. 4a y b). Durante el segundo año, aún las palmas fertilizadas con ramets separados registraron una ganancia de hojas mayor que las plantas control separadas.

Covarianza del cambio neto de hojas en relación con el número de hojas remanentes inmediatamente después de la aplicación de los tratamientos.

Variable	Beta	B	Error estándar	t	p
C 1989	0.17303	0.04466	0.014	3.239	0.001
C 1990	0.29135	0.08690	0.015	5.616	0.000

#### Análisis de varianza multivariado

Factor	U de Wilks	g.l.	F	p
F	0.98	2 339	2.51547	0.082
D	0.95	6 678	3.14719	0.005
S	0.94	2 339	10.70132	0.000

#### Análisis de varianza univariado

Factor (g.l.)	Variable	Cuadrado medio	F	p
F (D=0) (1,340)	C 1989	2.72161	3.64160	0.057
	C 1990	3.59294	3.81621	0.052
D (3,340)	C 1989	3.00210	4.01691	0.008
	C 1990	4.78746	5.08495	0.002
S (1,340)	C 1989	13.15482	17.60159	0.000
	C 1990	13.12210	13.93750	0.000

**Cuadro 2 - Análisis de varianza multivariado del cambio neto de hojas (C) de *Reinhardtia gracilis* para los años 1989 y 1990. Los tratamientos utilizados en el experimento fueron: fertilización del suelo (F), defoliación (D) y separación de ramets (S). El tratamiento de fertilización estuvo anidado dentro del nivel de plantas no defoliadas (D=0).**

Los análisis univariados también indican que la defoliación incrementó significativamente la producción foliar (1989:  $p = 0.009$ ; 1990:  $p = 0.011$ ), redujo la abscisión foliar en 1990 ( $p = 0.014$ ), e incrementó el cambio neto de hojas (1989:  $p = 0.008$ ; 1990:  $p = 0.002$ ). En ambos años las plantas defoliadas cuyas conexiones quedaron intactas produjeron más hojas que las plantas control (Figs. 3a y b). También, en ambos años, las plantas a las que se les defoliaron los ramets más jóvenes (J) y que quedaron separadas tuvieron los valores más bajos de producción foliar, similares a los de las plantas control (C) (separadas e intactas).

En 1990 las plantas control (C) separadas y las plantas separadas a las que se les defolió el ramet más viejo (V) registraron los valores más altos de abscisión foliar (Fig. 3d). Excepto este último tratamiento, las plantas defoliadas, tanto separadas como intactas presentaron valores más pequeños de abscisión foliar que las plantas control (separadas e intactas), siendo las plantas separadas a las que se les defoliaron los ramets más jóvenes (J) las que perdieron menos hojas.

En los dos años, las plantas defoliadas cuyas conexiones no se separaron ganaron más hojas que las plantas control separadas e intactas (Figs. 4a y b).

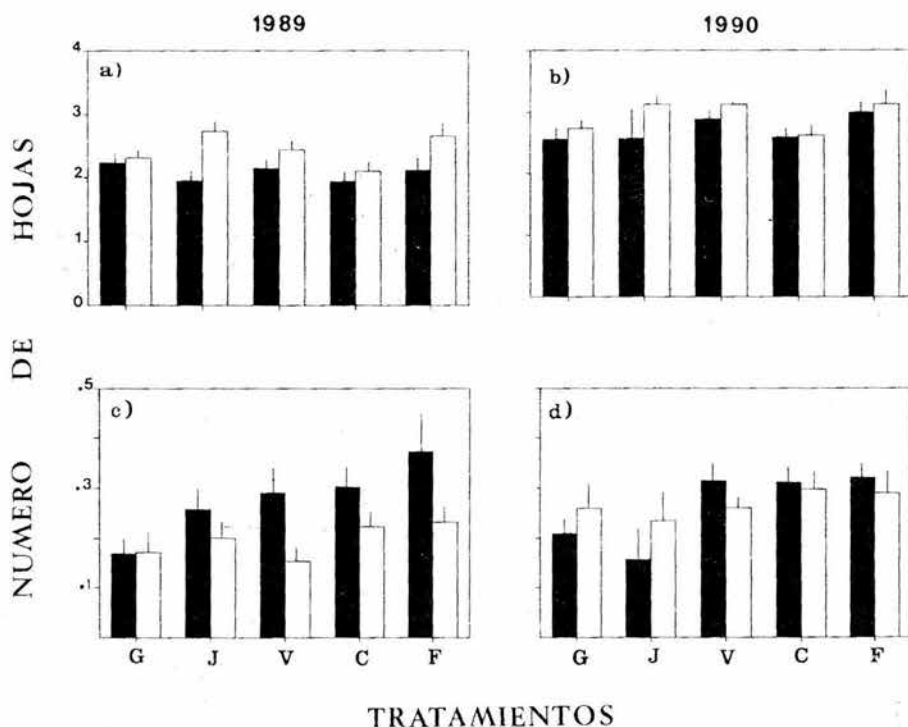


Figura 3 - Producción de hojas en: a) 1989, b) 1990; y abscisión de hojas en c) 1989, d) 1990 (hojas ramet año) en *Reinhardtia gracilis* sometidas a defoliación, separación de ramets y fertilización del suelo. Valores promedio  $\pm 1$  error estándar. El tratamiento de fertilización estuvo anidado dentro del nivel de plantas no defoliadas. Las barras oscuras representan a los tratamientos de separación de ramets. Las barras claras representan a los tratamientos en que las palmas quedaron intactas. Los dos últimos pares de barras son tratamientos de no defoliación. Los tratamientos son: G = defoliación de todos los ramets; J = defoliación de ramets jóvenes; V = defoliación del ramet más viejo; C = control y F = fertilización.

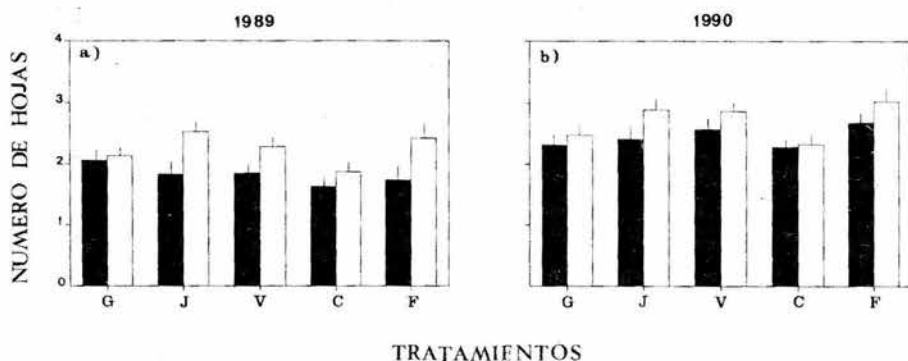


Figura 4 - Cambio neto de hojas (hojas ramet año) en palmas de *Reinhardtia gracilis* sometidas a defoliación, separación de ramets y fertilización del suelo en: a) 1989 y b) 1990. Valores promedio  $\pm 1$  error estándar. La misma explicación que en la Figura 2.

La separación de los ramets disminuyó significativamente la producción foliar durante los dos años (1989:  $p = 0.000$ ; 1990:  $p = 0.000$ ), incrementó la abscisión foliar en 1989 ( $p = 0.007$ ) y disminuyó el cambio neto de hojas durante los dos años (1989:  $p = 0.000$ ; 1990:  $p = 0.000$ ). En general, durante los dos años en todos los tratamientos, las plantas que permanecieron intactas produjeron más hojas que las plantas cuyos ramets quedaron separados, excepto en 1990 en que las palmas control, separadas e intactas, produjeron igual número de hojas (Figs. 3a y b).

En 1989 la separación de los ramets incrementó la abscisión de hojas en todos los tratamientos, excepto en el tratamiento en que se defoliaron a todos los ramets (G). En este caso las palmas separadas y las intactas tuvieron los mismos valores de abscisión de hojas (Fig. 3c).

La ganancia neta de hojas en 1989 y 1990 (Fig. 4a y b) fue mayor para los ramets de las palmas que quedaron intactas, que para los de las palmas separadas, siendo los tratamientos de defoliaciones parciales (J y V) y el del fertilizante (F), los que obtuvieron valores más altos.

## DISCUSIÓN

Varios aspectos de los resultados presentados indican que los ramets de *Reinhardtia gracilis* se encuentran fisiológicamente integrados. El crecimiento de las palmas fue diferente, dependiendo de si se cortaron las conexiones entre los ramets o si éstas quedaron intactas. Los ramets que quedaron conectados produjeron, en general, más hojas; es decir, dos años después de iniciado el experimento, fueron los que presentaron una mayor ganancia neta de hojas. En contraste, los ramets que quedaron desconectados fueron los que produjeron menos hojas.

Aunque la existencia de las conexiones entre los ramets no prueba que haya una relación funcional entre ellos, los resultados indican que la relación se restablece al menos al momento de la defoliación. Es bien sabido que los ramets de muchas plantas clonales reciben recursos de la planta progenitora, hasta que éstos se independizan de ella (Ginzo & Lovell, 1973a, 1973b; Hartnett & Bazzaz, 1983; Callaghan, 1984; Hutchings & Bradbury, 1986). Sin embargo, si las condiciones ambientales son adversas para cierta parte de un genet, ya sea por limitaciones de algún recurso o por la acción de competidores o de depredadores, la translocación de recursos se restablece hacia esa parte del genet (Ashmun *et al.*, 1982; Salzman & Parker, 1985; Jónsdóttir & Callaghan, 1989). De esta manera, la integración clonal permite al genet reorganizar sus patrones de translocación de recursos y distribuirlos entre los diferentes ramets.

El caso más extremo fue el de las palmas control que quedaron separadas cuya ganancia neta de hojas fue menor que en cualquier otro tratamiento durante los dos años. Probablemente un mecanismo que les permite a los ramets aislados continuar creciendo es el desprenderse de hojas viejas para recuperar minerales y nutrimentos que pueden ser aprovechados en la producción de nuevas estructuras foliares. La alta tasa de abscisión de hojas en 1989 en los ramets que quedaron aislados, e igual ganancia neta de hojas que los ramets de las plantas control en los dos años, parecen reforzar esta suposición.

La remoción del 50% del área foliar total de los ramets tuvo un efecto significativo en el crecimiento de la palma. En general, los ramets defoliados produjeron más hojas que los ramets de las plantas control no defoliadas. La diferencia en el comportamiento entre los ramets conectados y los ramets desconectados indica que, en los primeros, hubo translocación de recursos entre los diferentes ramets de un genet. En muchas especies, tanto la tasa de fotosíntesis como la tasa de exportación de los productos de ésta dependen de la demanda por fotosintatos hecha en distintas partes de la planta (Burt, 1964; Neals & Incoll, 1968). Parece evidente que la drástica reducción de carbohidratos debida a la defoliación ocasionó que los patrones de translocación de recursos y/o las tasas fotosintéticas de las hojas, se modificaran en consecuencia (Painter & Detling, 1981; Nowak & Caldwell, 1984). Esta respuesta no parece observarse en los ramets de las palmas control (Fig. 3a y b).

El mecanismo de crecimiento compensatorio propuesto por McNaughton (1979) y observado en *R. gracilis* ha sido sugerido también para otras especies de palmas sometidas a defoliaciones artificiales similares, dos de las cuales habitan en la misma zona de Los Tuxtlas: *Astrocaryum mexicanum* (Mendoza *et al.*, 1987) y *Chamaedorea tepejilote* (Oyama & Mendoza, 1990) y la otra, *Geonoma congesta*, en la zona de La Selva en Costa Rica (Chazdon, 1992b). En *R. gracilis*, además, la integración fisiológica entre los ramets supuestamente permitiría a las palmas recuperarse de los daños causados por las continuas pérdidas de hojas y de ramets provocados por la caída de ramas del dosel superior, lo cual es un fenómeno bastante común en la selva de Los Tuxtlas. Martínez-Ramos *et al.* (1988) han mostrado que las perturbaciones en el dosel son un factor ecológico permanente en el ambiente de selva. Estos autores han determinado la edad a la que ocurre una perturbación utilizando la abundancia de la palma *Astrocaryum mexicanum* y la capacidad que tiene de recuperar su posición vertical una vez que el tronco ha sido doblado por las ramas o árboles que caen del dosel superior. Anualmente la probabilidad de que una palma adulta sea golpeada por la caída de un árbol o de una rama grande es de 0.0133.

La aplicación del fertilizante tuvo un efecto similar al de la defoliación en los ramets de las plantas cuyas conexiones quedaron intactas. La respuesta de los ramets al fertilizante fue la de incrementar la producción foliar y, al final de dos años, aumentar significativamente la ganancia neta de hojas. El aumento en la producción foliar se facilitó por un régimen nutricional más favorable (Hunt & Bazzaz, 1980). El hecho de que los ramets de *R. gracilis* reaccionen positivamente a una mayor disponibilidad de nutrientes sugiere que la misma reacción puede ocurrir en ambientes heterogéneos bajo condiciones naturales. Es posible, entonces, que la integración clonal permita a las plantas adquirir recursos en los parches ambientales en los que éstos son abundantes y translocarlos hacia los ramets que se encuentran en parches pobres en recursos. Por consiguiente la integración fisiológica entre ramets tendría consecuencias importantes para el proceso de selección natural en plantas clonales, reduciendo la fuerza de la selección experimentada en parches del gradiente ambiental (Salzman & Parker, 1985).



Las implicaciones que la separación de los ramets, la defoliación y la fertilización del suelo tienen sobre otros componentes del crecimiento, así como sobre la sobrevivencia y reproducción de genets y ramets serán revisadas en artículos subsecuentes. Esto seguramente ayudará a dar una interpretación más completa de la importancia fisiológica, ecológica y evolutiva de la integración entre los ramets de esta especie.

#### Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a Santiago Sinaca-Colín por la incomparable ayuda de campo; a Cristina Mourelle, por la traducción al francés del resumen de este manuscrito; a Guillermo Ibarra y Rubén Pérez-Ishiwara por las fotografías y a los Dres. Robin Chazdon y Francis Putz por sus valiosos comentarios al manuscrito.

#### Referencias citadas

- AIDE, T. M., 1987 - Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. *Biotropica*, 19: 284-285.
- ALPERT, P. & MOONEY, H.A., 1986 - Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. *Oecologia*, 70: 227-233.
- ASHMUN, J.W., THOMAS, R.J. & PITELKA, L.E., 1982 - Translocation of photoassimilates between sister ramets in two rhizomatous forest herbs. *Annals of Botany*, 49: 403-415.
- BURT, R.L., 1964 - Carbohydrate utilization as a factor in plant growth. *Australian Journal of Biological Science*, 17: 867-877.
- CALLAGHAN, T.V., 1984 - Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge, *Uncinia meridensis*. *Journal of Ecology*, 72: 529-546.
- CHAZDON, R.L., 1992a - Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understorey palm. *Biotropica*, 23: (en prensa).
- CHAZDON, R.L., 1992b - Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understorey palm. *Journal of Ecology*, 79: (en prensa).
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A., 1991 - The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 79: 447-457.
- COOK, R.E., 1985 - Growth and Development in clonal plant populations. in: *Population biology and evolution of clonal organisms* (Jackson, J.B.C, Buss, L.W. & Cook, R.E.) Connecticut: Yale University Press, New Haven.
- GARTNER, B.L., 1989 - Breakage and regrowth of *Piper* Species in Rain Forest Understorey. *Biotropica*, 21: 303-307.
- GINZO, H.D. & LOVELL, P.H., 1973a - Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* L., and *Ranunculus repens* L. I. Response to nitrogen. *Annals of Botany*, 37: 753-764.
- GINZO, H.D. & LOVELL, P.H., 1973b - Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* L. and *Ranunculus repens* L. II. Carbon dioxide assimilation and distribution of photosynthates. *Annals of Botany*, 37: 765-776.
- HARPER, J.L., 1977 - *The population biology of plants*. New York: Academic Press.
- HARTNETT, D.C. & BAZZAZ, F.A., 1983 - Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology*, 64: 779-788.
- HARTNETT, D.C. & BAZZAZ, F.A. 1985 - The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *Journal of Ecology*, 73: 415-427.
- HUNT, R. & BAZZAZ, F.A., 1980 - The biology of *Ambrosia trifida* L. V. Response to fertilizer, with growth analysis at the organismal and sub-organismal level. *New Phytol.*, 84: 113-121.

- HUTCHINGS, M.J. & BRADBURY, I.K., 1986 - Ecological Perspectives on Clonal Perennial Herbs. *BioScience*, 36: 178-181.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G., 1988 - The palms of a tropical rain forest in Veracruz, México. *Principes*, 32: 147-155.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. & SINACA-COLIN, S., 1987 - *Listados florísticos de México*. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología. México: UNAM.
- JONSDOTTIR, I.S. & CALLAGHAN, T.V., 1989 - Localized defoliation stress and the movement of  $^{14}\text{C}$ -photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, 54: 211-219.
- LOT-HELGUERAS, A., 1976 - La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. in: *Regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. (A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo, & A. Butanda, eds.). México: CECSA.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M., ALVAREZ-BUYLLA, E., SARUKHÁN, J. & PINERO, D., 1988 - Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 76: 700-716.
- McNAUGHTON, S.J., 1979 - Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeto. *American Naturalist*, 113: 691-703.
- MENDOZA, A., PINERO, D. & SARUKHÁN, J., 1987 - Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology*, 75: 545-554.
- MIRANDA, A. & DIRZO, R., 1991 - Altered Patterns of Herbivory and Diversity in the Forest Understory: A Case Study of the Possible Consequences of Contemporary Defaunation. in: *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. (P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, & W.W. Benson, ed.): 273-287; John Wiley & Sons, Inc.
- NEALS, T.F. & INCOLL, L.O., 1968 - The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis. *Botanical Review*, 34: 107-125.
- NOWAK, R.S. & CALDWELL, M.M., 1984 - A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia*, 61: 311-318.
- OYAMA, K. & MENDOZA, A., 1990 - Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a Neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica*, 22: 119-123.
- PAINTER, E.L. & DETLING, J.K., 1981 - Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass. *Journal of Range Management*, 34: 68-71.
- PITELKA, L.F. & ASHMUN, J.W., 1985 - Physiology and integration of ramets in clonal plants. in: *Population Biology and Evolution of clonal organisms*. Jackson, (J.B.C., Buss, L.W. & Cook, R.E., eds.). Connecticut: Yale University Press, New Haven.
- SALZMAN, A.G. & PARKER, M.A., 1985 - Neighbours ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia*, 65: 273-277.
- SCHMID, B. & BAZZAZ, F.A., 1987 - Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. *Ecology*, 68: 2016-2022.
- SCHMID, B., PUTTICK, G.M., BURGESS, K.H. & BAZZAZ, F.A., 1988 - Clonal integration and effects of simulated herbivory in old-field perennials. *Oecologia*, 75: 465-471.
- SLADE, A.J. & HUTCHINGS, M.J., 1987a - Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 75: 1023-1036.
- SLADE, A.J. & HUTCHINGS, M.J., 1987b - An analysis of the influence of clone size and stolon connections between ramets on the growth of *Glechoma hederacea* L. *New Phytol.*, 106: 759-771.
- SILANDER, J.A., 1985 - Microevolution in clonal plants. in: *Population biology and evolution of clonal organisms*. (Jackson, J.B.C., Buss, L.W. & Cook, R.E., eds.). Connecticut: Yale University Press, New Haven.
- SPSS (1988). SPSS/PC+ Advanced Statistics V2.0. SPSS Inc. Chicago.

## RESULTADOS

### CRECIMIENTO

*Tasa de natalidad, tasa de mortalidad y tasa neta de cambio de ramets.*

Los análisis de varianza multivariados de las tasas de natalidad, de mortalidad y del cambio neto de ramets para los dos años después de iniciado el experimento se muestran en los Cuadros 3 y 4. Los resultados indican que los efectos principales, fertilización (F) y separación física de los ramets (S), así como la interacción separación\*fertilización (S\*F) tuvieron un efecto significativo sobre las variables analizadas, mientras que la defoliación y la interacción separación\*defoliación (S\*D) no tuvieron un efecto significativo. En los Cuadros 3 y 4 y en los subsecuentes sólo se muestran los resultados de las interacciones que resultaron significativas.

En general, el tamaño inicial de las plantas no tuvo un efecto significativo sobre las variables analizadas en los dos años del estudio, excepto en 1989-90, en donde el tamaño inicial de las plantas tuvo un efecto significativo ( $P=0.010$ ) sobre la tasa de mortalidad de los ramets (Cuadro 3).

Los resultados de los análisis univariados (Cuadros 3 y 4) muestran que el fertilizante tuvo un efecto significativo sobre la tasa de natalidad y sobre el cambio neto de los ramets durante 1988-89. Las plantas fertilizadas, tanto las separadas y como las conectadas, produjeron significativamente ( $P<0.001$ ) más

Cuadro 3.- Análisis de varianza multivariado de las tasas de natalidad (N) y mortalidad (M) de los ramets de *Reinhardtia gracilis* para los años 1989-90 y 1990-91. Los tratamientos utilizados en el experimento se explican en el Cuadro 1.

Covarianza de las tasas de natalidad (N) y de mortalidad (M) de ramets en relación con el número de hojas remanentes inmediatamente después de la defoliación.

Variable	Beta	B	Error estándar	t	P
N 1989-90	-0.06807	-0.00740	0.006	-1.323	0.187
N 1990-91	-0.07499	-0.00712	0.005	-1.458	0.146
M 1989-90	-0.02861	-0.00042	0.001	-0.555	0.579
M 1990-91	-0.13309	-0.01042	0.004	-2.604	0.010

#### Análisis de varianza multivariado

Factor	U de Wilks	g.l.	F	P
F	0.95	4 373	4.6279	0.001
D	0.97	12 987	0.8880	0.559
S	0.79	4 373	23.8204	0.0005
S*F	0.96	4 373	3.7510	0.005

#### Análisis de varianza univariado

Factor (g.l.)	Variable	Cuadrado medio	F	P
F (D=0) (1, 376)	N 1989-90	2.55334	18.25789	0.0005
	N 1990-91	0.04819	0.45135	0.502
	M 1989-90	0.00001	0.00238	0.961
	M 1990-91	0.00671	0.09379	0.760
D (3, 376)	N 1989-90	0.19067	1.36343	0.254
	N 1990-91	0.08682	0.81323	0.487
	M 1989-90	0.00266	1.03125	0.379
	M 1990-91	0.00433	0.06045	0.981
S (1, 376)	N 1989-90	11.11319	79.46578	0.0005
	N 1990-91	0.68070	6.37603	0.012
	M 1989-90	0.00482	1.86820	0.172
	M 1990-91	0.01612	0.22524	0.635
S*F (1, 376)	N 1989-90	0.41858	2.99307	0.084
	N 1990-91	1.38197	12.94485	0.0005
	M 1989-90	0.00000	0.00004	0.995
	M 1990-91	0.00222	0.03105	0.865

Cuadro 4.- Análisis de varianza multivariado de la tasa neta de cambio de los ramets (C) de *Reinhardtia gracilis* para los años 1989-90 y 1990-91. Los tratamientos utilizados en el experimento fueron se explican en el Cuadro 1.

Covarianza de la tasa neta de cambio de los ramets (C) en relación con el número de hojas remanentes inmediatamente después de la defoliación.

Variable	Beta	B	Error estándar	t	P
C 1989-90	-0.06330	-0.00698	0.006	-1.230	0.219
C 1990-91	0.02538	0.00329	0.007	0.492	0.623

#### Análisis de varianza multivariado

Factor	U de Wilks	g.l.	F	P
F	0.95	2 375	9.0128	0.0005
D	0.98	6 750	0.9782	0.439
S	0.83	2 375	38.3335	0.0005
S*F	0.98	2 375	4.5707	0.011

#### Análisis de varianza univariado

Factor (g.l.)	Variable	Cuadrado medio	F	P
F (D=0) (1, 376)	C 1989-90	2.54543	17.69230	0.0005
	C 1990-91	0.09087	0.45442	0.501
D (3, 376)	C 1989-90	0.23622	1.64189	0.179
	C 1990-91	0.06164	0.30824	0.819
S (1, 376)	C 1989-90	10.65500	74.05877	0.0005
	C 1990-91	0.48731	2.43694	0.119
S*F (1, 376)	C 1989-90	0.41900	2.91228	0.089
	C 1990-91	1.27336	6.36780	0.012

ramets que las palmas control (Fig. 5a) y como consecuencia de ello, las palmas fertilizadas ganaron significativamente ( $P < 0.001$ ) más ramets que las palmas control (separadas y

conectadas) (Fig. 5a). La tasa de producción de ramets de las palmas fertilizadas fue mayor en el primero que en el segundo año. Las diferencias fueron más notables en las palmas separadas que en las conectadas (Figs. 5a y 5b). En 1989-90 la tasa de natalidad de ramets de las palmas fertilizadas y separadas fué menor que la de las palmas control separadas (Fig. 5b), mientras que la tasa de mortalidad de los ramets para las mismas palmas fué mayor que para las control (Fig. 5d). Como consecuencia, en las palmas separadas y fertilizadas el cambio neto de ramets tiene valores negativos y desde luego, la ganancia neta es menor que la de las palmas control (Fig 6b).

Los análisis univariados también indican que la separación física de los ramets (Cuadros 3 y 4) tuvo un efecto significativo sobre la tasa de natalidad de los ramets durante los dos años de estudio ( $P < 0.001$  en 1988-89 y  $P = 0.012$  en 1989-90), y sobre el cambio neto de ramets en 1989-90 ( $P < 0.001$ ). En todos los tratamientos, las palmas que quedaron separadas produjeron significativamente más ramets que las palmas que quedaron conectadas (Fig. 5a y b), siendo las palmas separadas y fertilizadas las que produjeron un mayor número de ramets. En 1989-90, estas últimas produjeron menos ramets que las palmas control separadas (Fig. 5b). Como consecuencia de su mayor natalidad, las palmas separadas tuvieron un cambio neto de ramets significativamente mayor ( $P = 0.001$  en 1989-90) que las palmas que quedaron conectadas (Fig. 6a). En 1989-90 se observa la misma tendencia, pero las diferencias no fueron significativas (Fig. 6b), probablemente debido al valor negativo de la tasa neta de

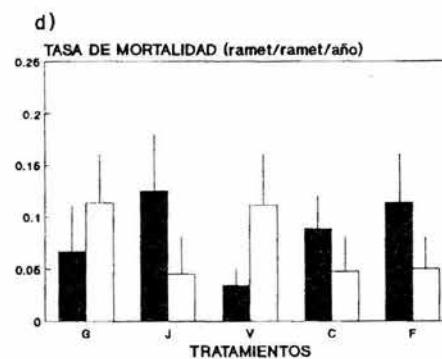
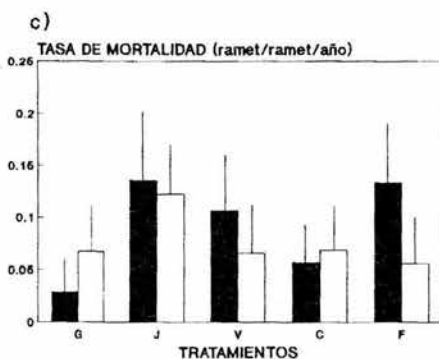
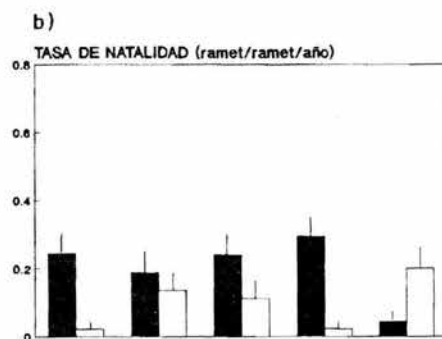
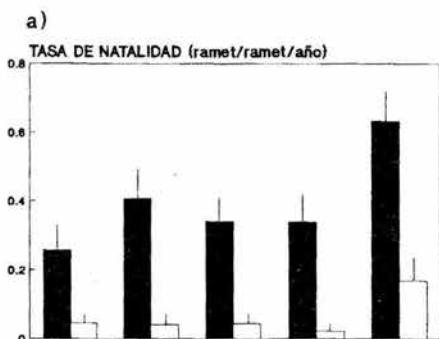


Figura 5.- Tasa de natalidad de ramets: a) 1988-89 y b) 1989-90 y tasa de mortalidad de ramets en: c) 1988-89 y d) 1989-90 en palmas de *Reinhardtia gracilis* sometidas a defoliación, separación y fertilización del suelo. El tratamiento de fertilización estuvo anidado dentro del nivel de plantas no defoliadas. Valores promedio  $\pm$  1 error estándar. La misma explicación que en la Figura 1.

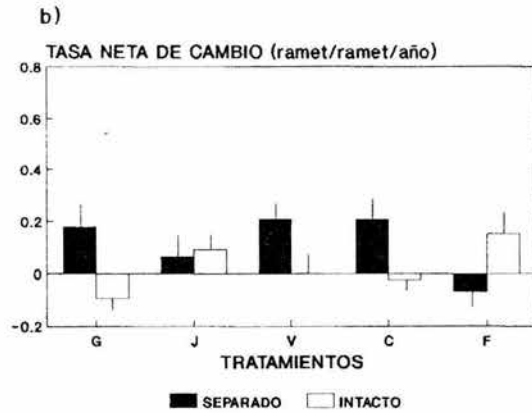
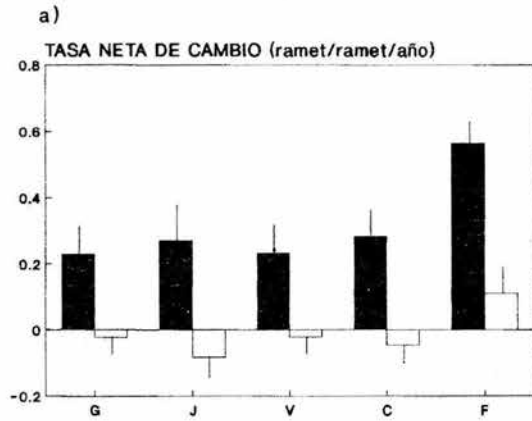


Figura 6.- Tasa neta de cambio de ramets en palmas de *Reinhardtia gracilis* sometidas a defoliación, separación de ramets y fertilización del suelo en: a) 1988-89 y b) 1989-90. Valores promedio  $\pm$  1 error estándar. La misma explicación que en la Figura 1.



cambio de ramets de las palmas separadas y fertilizadas. La interacción entre la separación física de los ramets y la fertilización de las palmas produjo un efecto significativo sobre la tasa de natalidad de ramets y sobre la tasa neta de cambio durante los dos años (Cuadros 3 y 4).

Es interesante mencionar que ningún tratamiento tuvo efectos significativos sobre la tasa de mortalidad de los ramets (Cuadros 3 y 4). En todos los tratamientos murió un número semejante de ramets que en las palmas control (Figs. 5c y 5d). En todos los casos las tasas de mortalidad son más bajas que las de natalidad.

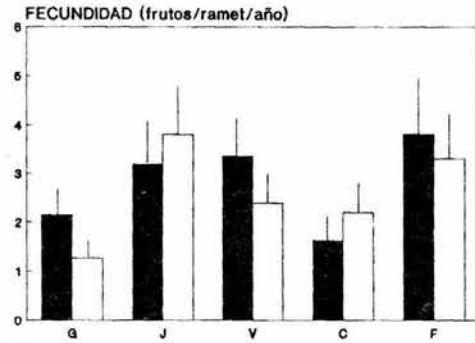
## REPRODUCCION

### *Fecundidad*

El resultado de los análisis multivariados muestra que los efectos principales (fertilización, defoliación y separación física de los ramets) tuvieron un efecto significativo ( $P < 0.1$ ) sobre la fecundidad de las palmas (Cuadro 5). También se encontró que el tamaño inicial de las palmas tuvo un efecto significativo sobre la fecundidad ( $P < 0.005$ ).

De acuerdo con los resultados de los análisis univariados la fertilización afectó la fecundidad de las palmas durante los dos años ( $P = 0.026$  y  $P = 0.081$ ). Las palmas fertilizadas produjeron significativamente más frutos que las palmas control (Fig. 7a y b). La producción de frutos fue mayor durante 1988-89 en las palmas fertilizadas y separadas que durante 1989-90, mientras que

a)



b)

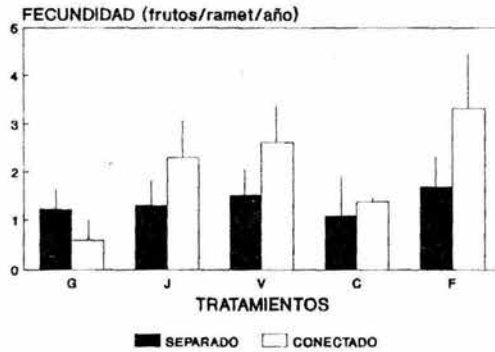


Figura 7.- Fecundidad en palmas de *Reinhardtia gracilis* sometidas a defoliación, separación de ramets y fertilización del suelo en: a) 1988-89 y b) 1989-90. Valores promedio  $\pm$  1 error estándar. La misma explicación que en la Figura 1.

Cuadro 5.- Análisis de varianza multivariado de la producción de frutos en *Reinhardtia gracilis* para los años 1988-89 y 1989-90. Los tratamientos utilizados en el experimento se explican en el Cuadro 1.

Covarianza del número de frutos producidos en relación con el número de hojas remanentes inmediatamente después de la defoliación.

Variable	Beta	B	Error estándar	t	P
1989-90	0.51686	0.97605	0.080	12.195	0.0005
1990-91	0.37628	0.61159	0.075	8.203	0.0005

#### Análisis de varianza multivariado

Factor	U de Wilks	g.l.	F	P
F	0.99	2 407	3.0880	0.047
D	0.92	6 814	6.1279	0.0005
S	0.99	2 407	2.5598	0.079

#### Análisis de varianza univariado

Factor (g.l.)	Variable	Cuadrado medio	F	P
F (D=0) (1, 408)	1989-90	162.2742	4.9843	0.026
	1990-91	86.4097	3.0588	0.081
D (3, 408)	1989-90	379.5145	11.6568	0.0005
	1990-91	108.3434	3.8351	0.010
S (1, 408)	1989-90	85.0206	2.6114	0.107
	1990-91	27.9288	0.9886	0.321

las palmas fertilizadas conectadas produjeron un número similar de frutos durante los dos años (Figs. 7a y 7b).

Los análisis de varianza univariados también muestran que la

defoliación tuvo un efecto significativo sobre la fecundidad de las palmas durante los dos años ( $P < 0.001$  y  $P = 0.010$ ). Las palmas a las que se les removi6 el 6rea foliar a todos los ramets j6venes (J) y a las que se defoli6 al ramet m6s viejo (V), produjeron significativamente m6s frutos que las palmas control (C) durante los dos a6os de estudio (Fig. 7a). En 1988-89 las palmas a las que se les defoliaron todos los ramets (G) produjeron m6s frutos que las palmas control cuando las palmas quedaron separadas y menos frutos que las palmas control, cuando las palmas quedaron conectadas (Fig. 7a). En 1989-90, sin embargo, las palmas separadas (G) produjeron un n6mero similar de frutos que las palmas control separadas (C) y las palmas que quedaron conectadas volvieron a producir un n6mero menor de frutos que las control (Fig. 7b).

A pesar de que el an6lisis multivariado detect6 un efecto significativo de la separaci6n f6sica de los ramets sobre la fecundidad de las palmas ( $P = 0.079$ ), los an6lisis univariados indicaron que este factor no tuvo un efecto significativo sobre la fecundidad de las palmas ni en 1988-89 ( $P = 0.107$ ), ni en 1989-90 ( $P = 0.321$ ) (Cuadro 5).

#### DISCUSION

Las evidencias que sugieren que los ramets de *Reinhardtia gracilis* se encuentran integrados (Mendoza y Franco 1992), se confirman con los resultados presentados en este cap6tulo. Como se mencion6, las palmas cuyos ramets quedaron conectados ganaron m6s hojas al t6rmino de dos a6os debido, quiz6s, a una

redistribución de recursos dentro de la planta hacia los ramets defoliados (Mendoza y Franco 1992). Los resultados analizados ahora muestran, sin embargo, que las palmas cuyos ramets quedaron aislados produjeron más ramets, siendo mayor el efecto durante el primer año. Incluso las palmas control que quedaron separadas produjeron, por un lado, menos hojas, y por otro, más ramets que las palmas control conectadas. Slade y Hutchings (1987b) encontraron resultados similares al cortar las conexiones de la hierba perenne *Glechoma hederacea*. Estos autores sugieren que las plantas separadas produjeron más ramets como una respuesta a la ruptura de la dominancia apical. A conclusiones similares llegaron Schmid y Bazzaz (1987) en un experimento en el que cortaron las conexiones de *Solidago canadensis*. Por el contrario, las plantas que quedaron conectadas produjeron menos ramets debido, quizás, al alto grado de integración clonal que inhibe la producción de nuevos ramets (Slade y Hutchings 1987b). Algo similar debe haber ocurrido en las palmas de *R. gracilis*, como lo muestra el aumento en la tasa de natalidad de ramets de las palmas que quedaron separadas durante el primer año (Fig. 5a). La disminución en la tasa de natalidad de los ramets durante el segundo año parece indicar que, una vez que se empiezan a producir nuevos ramets, la integración clonal restablece nuevamente los mecanismos de control de los meristemas laterales (Fig. 5b). Por otro lado, los valores negativos de la tasa neta de cambio foliar en las palmas defoliadas y en las control que quedaron conectadas (Fig. 6a), es una evidencia más de que la integración clonal juega un papel importante en el control de los meristemas y, por lo tanto, en la regulación del

tamaño del genet.

Es probable que la formación de yemas florales ya se hubiera iniciado al momento de efectuar el experimento, como lo indica el hecho de que el número de frutos producidos por las palmas separadas no difirió significativamente del producido por las palmas control. En palmas de *Astrocaryum mexicanum* sometidas a defoliaciones parciales, también se sugirió que el proceso reproductivo se había iniciado al momento de la defoliación. Las palmas defoliadas y las palmas control produjeron igual número de frutos (Mendoza, Piñero y Sarukhán 1987).

La elevada producción de frutos en las palmas de *Reinhardtia gracilis* que fueron defoliadas, independientemente de la separación o no entre ramets, parece indicar que la remoción del 50% del área foliar total estimuló la diferenciación de yemas florales. En *Eichornia crassipes*, una planta clonal acuática, cambios en las concentraciones de ácido giberélico pueden intervenir en la inducción de la floración (Watson 1984). El incremento en la producción de frutos en las palmas defoliadas (Fig. 7) podría ser el resultado de una respuesta a cambios hormonales similares. Slade y Hutchings (1987b) mencionan que las fitohormonas del grupo de las giberelinas son las responsables de la inhibición temporal del crecimiento de las yemas laterales en *Glechoma hederacea*. Es posible, entonces, que al cortar las conexiones entre los ramets, alguna alteración del balance hormonal ocasionara la estimulación de las yemas florales de las palmas separadas.

El efecto global de los tratamientos es, sin embargo, más

complejo, ya que en las palmas defoliadas y conectadas también se incrementó la producción de frutos. Esta respuesta se podría explicar, en parte, porque la defoliación mejora el estado hídrico de la planta, debido a un incremento en la conductancia estomática de las hojas remanentes, al reducirse la superficie de transpiración aérea por la defoliación (McNaughton 1979).

Mientras que la ganancia neta de hojas de las palmas defoliadas que quedaron conectados fue mayor que la de las palmas control (Fig. 4), las palmas defoliadas y separadas produjeron más ramets que las palmas control (Fig. 6). En las primeras la translocación de recursos se destinó a la producción de hojas, en las segundas, se destinó a la producción de ramets, pero las dos (separadas y conectadas), además, translocaron recursos almacenados hacia la producción de frutos, de tal forma que el proceso reproductivo no se afectó (Fig. 7).

En otro estudio de defoliación realizado con la palma dioica *Chamaedorea tepejilote* en la misma selva, se obtuvieron resultados similares (Oyama y Mendoza 1990). La pérdida de área foliar en esta especie produjo un incremento en la producción de hojas y de frutos un año después de iniciado el experimento. A diferencia del patrón de comportamiento de estas dos especies de palmas, defoliaciones mayores del 33% del área foliar total reducen la probabilidad de reproducirse de las palmas de *Astrocaryum mexicanum*, y mantienen una producción foliar igual o mayor que la de las palmas control (Mendoza, Piñero y Sarukhán 1987).

El comportamiento de *Reinhardtia gracilis* contrasta con el de *Geonoma congesta*, una palma clonal del sotobosque de La Selva en Costa Rica (Chazdon 1991). En esta especie la defoliación del 50% del área foliar en un solo ramet

no tuvo efectos ni en la producción de hojas, ni en la producción de frutos.

Los resultados presentados en este capítulo reafirman la suposición de que los recursos almacenados en los tallos, en las hojas o en el rizoma son translocados hacia los sitios de mayor demanda (Mendoza y Franco 1992). Chazdon (1991) no encontró un aumento en la producción de frutos en palmas que fueron defoliadas ni en aquéllas a las que se les removieron todos los ramets excepto uno, por lo que supone que la demanda de recursos para producir nuevos ramets es tan fuerte, que los recursos no son suficientes para mejorar la producción de frutos. En *Reinhardtia gracilis*, sin embargo, la defoliación incrementó la producción de frutos en las palmas separadas y conectadas y aumentó la producción de hojas en las palmas que quedaron conectadas. La separación aumentó la producción de ramets y, además, ni la producción de hojas, ni la producción de frutos se vieron negativamente afectadas. Por lo tanto, la respuesta de *R. gracilis* a la pérdida de conexiones o de hojas no parece estar reprimida por limitaciones en recursos. Es importante, entonces, considerar el papel que tiene el rizoma para amortiguar los efectos negativos del medio ambiente sobre la reproducción y el crecimiento de las plantas clonales que habitan en el sotobosque, donde las condiciones lumínicas son extremadamente pobres (Chazdon 1991). Es probable que el rizoma, favorezca una mayor integración entre los ramets de *Reinhardtia gracilis* al aumentar tanto la capacidad de almacenamiento, como la posibilidad de translocar recursos entre ramets en caso necesario.



La fertilización del suelo no sólo aumentó la ganancia neta de hojas (Fig. 4), sino también la producción de frutos (Fig. 7) en las palmas separadas y conectadas, durante los 2 años. El mejoramiento de las condiciones nutricionales estimuló también la producción de ramets, particularmente durante el primer año en las palmas separadas (Fig. 5a). En éstas, la aplicación del fertilizante provocó también un aumento en la tasa de mortalidad de los ramets durante el primer año (Fig. 6c), aunque el resultado final fue un incremento significativo en la ganancia neta de ramets (Fig. 6a). Noble, Bell y Harper (1979) indican que la aplicación de fertilizante a plantas de *Carex arenaria* condujo a una rápida iniciación del crecimiento, a partir de muchas yemas latentes del rizoma subterráneo, duplicando la tasa de natalidad de ramets, seguida de una alta tasa de mortalidad. En *Glechoma hederacea*, otra hierba clonal perenne, se encontró que el crecimiento y la producción de ramets se estimula en plantas crecidas en soluciones nutritivas (Slade y Hutchings 1987c, d). Se ha mostrado que la longevidad de las hojas está inversamente relacionada con la disponibilidad de nutrimentos (Chapin 1980; Mooney y Gulmon 1982; Shaver 1981). La alta tasa de recambio de ramets en las palmas fertilizadas hace suponer que el mecanismo es similar en los ramets. La entrada directa de nutrimentos por la aplicación del fertilizante favoreció el crecimiento del genet. Es probable que cuando los nutrimentos no son limitantes, como con el fertilizante, los sitios son explotados por una forma de crecimiento que consolida la ocupación del genet en el área (Slade y Hutchings 1987c).

El crecimiento de los ramets individuales (producción,

abscisión y cambio neto de hojas, Figs. 3 y 4) y la fecundidad (número de frutos, Fig. 7) de las palmas dependieron del tamaño inicial de las palmas, mientras que el crecimiento de los genets (producción, muerte y cambio neto de ramets, Figs. 5 y 6) no tuvo relación alguna con el tamaño de las palmas al inicio del experimento. En ausencia de perturbación se observa el mismo comportamiento: los ramets muy pequeños y los más grandes crecen significativamente menos que los ramets de tamaños intermedios (ver estimaciones de la edad de los ramets en el Capítulo 4). También, la fecundidad es una función lineal del tamaño de las palmas (Capítulo 1), mientras que la producción de ramets es independiente del tamaño. Es probable que la respuesta de las palmas a los tratamientos esté relacionada con el programa de desarrollo de la planta, el cual parece determinar, por un lado, el tipo de meristemo que se va a diferenciar y, por otro, los patrones de asignación de recursos entre diferentes funciones de la historia de vida (Watson 1986).

Es evidente que *Reinhardtia gracilis* tiene una gran capacidad de responder a las condiciones del medio ambiente y que esa capacidad está determinada, en gran medida, por su arquitectura y por la integración clonal entre sus ramets. Es probable que, bajo condiciones naturales, las palmas no estén expuestas a accidentes tan severos como los examinados en este estudio. En los tratamientos más severos, sin embargo, ningún genet murió durante los dos años del estudio y la mortalidad de los ramets es comparable con la de las palmas control. Es claro, entonces, que la remoción de una parte o partes de las plantas con construcción

modular, no necesariamente implica la muerte del genet. Esta característica les confiere a las plantas clonales la ventaja de repartir los riesgos de muerte del genet entre los ramets (Cook 1979). Por otro lado, la integración clonal permite el transporte de recursos (agua, minerales, carbohidratos, etc.) entre ramets, que se traduce en un incremento en la capacidad de las plantas para tolerar y amortiguar la heterogeneidad ambiental, para competir y para recuperarse de pérdidas foliares o de cualquier tipo de daño (Hartnett y Bazzaz 1985; Salzman y Parker 1985; Alpert y Mooney 1986; Raphael y Nobel 1986; Schmid y Bazzaz 1987, Slade y Hutchings, 1987c; Jonsdottir y Callaghan 1988, 1989, Lau y Young 1988, Schmid et al. 1988).

## **6. DISCUSION GENERAL**

## DISCUSION GENERAL

En este trabajo se destaca la importancia de estudiar la demografía de las plantas clonales bajo dos niveles de estructura poblacional: el nivel de genets y el nivel de ramets (Harper y White, 1974). El uso de matrices de proyección para modelar el crecimiento poblacional (Leslie 1945, 1948; Lefkovitch 1965) y los análisis de elasticidad derivados de estos modelos (de Kroon et al. 1986) permitieron primero, comparar el comportamiento demográfico de *Reinhardtia gracilis* con el de otras especies, particularmente especies de palmas y especies clonales; segundo, determinar la variación temporal de los parámetros demográficos y; tercero, determinar la importancia que los diferentes parámetros demográficos tienen sobre la tasa de crecimiento de la población.

*Reinhardtia gracilis* resultó ser una especie que se encuentra en equilibrio demográfico como lo muestran los valores de la tasa de crecimiento poblacional cercanos a uno y la similitud entre la estructura estable de tamaños proyectada en el equilibrio y la estructura observada. En *Reinhardtia gracilis*, al igual que en las otras especies de palmas y en las especies leñosas estudiadas, la sobrevivencia es el componente principal de la adecuación, además de ser el parámetro demográfico que menos varía con el tiempo.

Los valores de las elasticidades de la transición y del decrecimiento de los genets de *Reinhardtia gracilis* sugieren que debe haber algún mecanismo que ocasiona que los genets se mantengan en un tamaño óptimo. Los mecanismos de crecimiento y de

retroceso parecen garantizar la sobrevivencia y la fecundidad de los genets que más contribuyen al valor de la tasa de crecimiento poblacional.

La aplicación del modelo matricial a nivel de ramets hizo posible determinar las características de historia de vida de los ramets que son relevantes en el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia de la población de los genets. Los análisis de elasticidad derivados de la matriz de proyección permitieron determinar cómo la reproducción sexual y la propagación vegetativa contribuyen de manera similar a la tasa de crecimiento poblacional. Estos análisis y la descripción de los patrones de crecimiento y de reproducción condujeron al entendimiento de que el crecimiento y la reproducción son dos procesos integrados en esta palma. La propagación vegetativa en *Reinhardtia gracilis* no parece ser una estrategia de colonización o de exploración como en muchas especies clonales (Cook 1985), sino una estrategia de crecimiento

Por otro lado, también se pudieron resaltar las diferencias demográficas entre los ramets producidos por semilla y aquéllos producidos por propagación vegetativa. Estos últimos tienen una alta probabilidad de sobrevivir, alcanzan la madurez sexual al año de haberse producido, todos llegan a reproducirse y tienen una fecundidad alta. Es probable que el éxito que alcanzan los ramets producidos por propagación vegetativa se deba al subsidio de recursos producidos o almacenados en otras partes de la planta. El beneficio adaptativo del "cuidado post-natal" propuesto por Callaghan (1984) para referirse a la estrategia

desarrollada por las plantas clonales para subsidiar a los ramets hijos y así aumentar su sobrevivencia, se aplica también a *Reinhardtia gracilis*.

La comparación de los patrones generales de crecimiento y de reproducción de *Reinhardtia gracilis* con los de las palmas *Astrocaryum mexicanum* (Piñero y Sarukhán 1982; Piñero, Martínez-Ramos y Sarukhán 1984) y *Chamaedorea tepejilote* (Oyama 1987, 1990), llevó a la conclusión de que las diferencias entre estas especies están dadas por las características morfológicas, fisiológicas y arquitecturales de *Reinhardtia gracilis*. En esta especie la propagación vegetativa y la reproducción son dos procesos integrados. La producción de ramets aumenta el tamaño del genet y con ello, la fecundidad y la sobrevivencia a largo plazo.

La integración clonal (Mendoza y Franco 1992) y probablemente también el sistema de almacenamiento de recursos (rizoma), parecen desempeñar un papel importante en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia de los genets de *Reinhardtia gracilis*. La caída de ramas u objetos del dosel superior ocasiona daños a las plantas que habitan en el sotobosque de la selva y frecuentemente es un factor importante de mortalidad (Aide 1987; Gartner 1989; Clark y Clark 1989; Chazdon 1991, 1992). En las palmas con un solo meristemo apical como *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea tepejilote*, la pérdida del meristemo apical ocasiona la muerte del individuo. En *Reinhardtia gracilis* los riesgos de extinción del genet se reparten entre los diferentes ramets que son capaces de sufrir una mortalidad independiente (Cook 1979). En este sentido, *R.*

*gracilis* comparte con las especies clonales, otro de los beneficios adaptativos sugeridos del hábito clonal (Cook 1979).

La movilización de recursos hacia las partes del genet que se enfrentan a condiciones adversas como por ejemplo, por la limitación de algún recurso, o por la acción de competidores o depredadores, parece ser otra de las ventajas derivadas de la de la integración clonal (Ashmun, Thomas y Pitelka 1982; Salzman y Parker 1985; Jónsdóttir y Callaghan 1989). También la translocación de recursos desde las partes del genet que se encuentran en mejores condiciones microambientales (luz, nutrimentos) pueden mejorar la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción del genet (Hartnet y Bazzaz 1985; Raphael y Nobel 1986; Slade y Hutchings 1987c). Las respuestas de *Reinhardtia gracilis* a la defoliación, a la separación física de los ramets y a la aplicación del fertilizante encontradas en este trabajo parecen reforzar estas suposiciones.

De acuerdo con Pitelka y Ashmun (1985) la integración clonal podría otorgar ventajas adaptativas al crecimiento y a la reproducción en ambientes donde los recursos se distribuyen en parches. En el sotobosque de la selva, por ejemplo, el recurso lumínico varía tanto espacial como temporalmente (Chazdon y Fetcher 1984; Chazdon 1986, 1988). La integración fisiológica (Mendoza y Franco 1992) en *Reinhardtia gracilis* y quizás el rizoma de estas palmas permitan a esta especie persistir en condiciones tan limitantes de luz, como es el sotobosque de la selva (Chazdon 1991).

Las posibles interpretaciones de los beneficios que el



hábito clonal confiere a las plantas, pueden resultar equivocadas si solamente se analiza uno de los dos niveles de estructura poblacional. Por tal motivo, la confirmación de dichas interpretaciones requiere de una profundización en el conocimiento de la historia natural de los individuos genéticos y fisiológicos de las poblaciones de plantas clonales.

A pesar de que el esfuerzo se duplica si se analizan los dos niveles de estructura poblacional en las plantas clonales, el conocimiento resultante proporciona información relevante sobre el significado ecológico del hábito clonal. Desde luego no todas las plantas clonales ofrecen la ventaja de ser estudiadas a ambos niveles. *Reinhardtia gracilis* es, como la mayoría de las palmas, un objeto ideal para estudiar la dinámica de poblaciones de plantas (Tomlinson 1963; Sarukhán 1978), pero, además, es un objeto ideal para tratar de comprender la ecología y la evolución de especies clonales.

## **LITERATURA CITADA**

#### LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. En: O.T. Solbrig (ed). *Demography and evolution in plant populations*. pp. 89-106. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Abul-Fatih, H.A. y Bazzaz, F.A. 1980. The biology of *Ambrosia trifida* L. IV. Demography of plants and leaves. *New Phytologist*, **84**, 107-111.
- Aide, T.M. 1987. Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. *Biotropica*, **19**, 284-285.
- Alpert, P., y Mooney, H.A. 1986. Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. *Oecologia*, **70**, 227-233.
- Alvarez-Buylla, E.R. & Slatkin, M. 1991. Finding confidence limits on population growth rates. *Trends in Ecology and Evolution* **6**, 221-224.
- Alvarez-Buylla, E.R. & Slatkin, M. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos*, **68**, 273-282.
- Alvarez-Buylla, E.R. y Martínez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology*, **80**, 275-290.
- Ashmun, J.W., Thomas, R.J. y Pitelka, L.F. 1984. Translocation of photoassimilates between sister ramets in two rhizomatous forest herbs. *Annals of Botany*, **49**, 403-415.
- Bawa, K.S., Bullock, S.H., Perry, D.R., Coville, R.E. y Grayum, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany*, **72**, 346-356.
- Bazzaz, F.A. y Harper, J.L. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytologist*, **78**, 193-208.
- Bernard, J.M. 1976. The life history and population dynamics of shoots of *Carex rostrata*. *Journal of Ecology*, **65**, 1045-1048.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J. y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, **74**, 55-80.

- Bradbury, I.K. y Hofstra, G. 1976. The partitioning of net energy resources in two populations of *Solidago canadensis* during a single development cycle in southern Ontario. *Canadian Journal of Botany*, **54**, 2499-2456.
- Bullock, S.H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*, **12**, 247-255.
- Bierzzychudek, P. 1982. The demography of jack-in-the pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*, **52**, 335-351.
- Callaghan, T.V. 1976. Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment. Strategies of growth and population dynamics of tundra plants. 3. *Oikos*, **27**, 402-413.
- Callaghan, T.V. 1980. Age-related patterns of nutrient allocation in *Lycopodium annotinum* from Swedish Lapland. Strategies of growth and population dynamics of tundra plants. 5. *Oikos*, **35**, 373-386.
- Callaghan, T.V. 1984. Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge, *Uncinia meridensis*. *Journal of Ecology*, **72**, 529-546.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology*, **14**, 215-230.
- Caswell, H. 1982. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. *Ecology*, **63**, 1223-1231.
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss, y R.E. Cook (eds). *Population Biology and evolution of clonal organisms*. pp.187-224. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Caswell, H. 1986. Lyfe cycle models for plants. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, **18**, 171-233.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Clark, D.B. y Clark, D.A. 1989. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology*, **79**, 447-457.
- Cochran, M.E. y Ellner, S. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. *Ecological Monographs*, **62**, 345-364.
- Cook, R.E. 1979. Asexual reproduction: A further consideration. *American Naturalist*, **113**, 769-72.

- Cook, R.E. 1983. Clonal plant populations. *American Scientist*, **71**, 244-253.
- Cook, R.E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En: J.V.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds). *Population biology and evolution of clonal organisms*. pp. 259-297. Yale University Press. New Haven, Conn.
- Cooper, S.D. y McGraw, J.B. 1988. Constraints on reproductive potential at the level of the shoot module in three ericaceous shrubs. *Functional Ecology*, **2**, 97-108.
- Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 233-260.
- Chapin, F.S. III, Schulze, E.-D. y Mooney, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 423-447.
- Chazdon, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *Journal of Ecology*, **74**, 995-1012.
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research*, **18**, 1-63.
- Chazdon, R.L. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta* a clonal understorey palm. *Journal of Ecology*, **79**, 1137-1146.
- Chazdon, R.L. 1992. Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understorey palm. *Biotropica*, **24**, 43-51.
- Chazdon, R.L. y Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72**, 553-564.
- Chester, A.L. y McGraw, J.B. 1983. Effects of nitrogen addition on the growth of *Vaccinium uliginosum* and *Vaccinium vitis-idaea*. *Canadian Journal of Botany*, **61**, 2316-2322.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review Biology*, **22**, 283-314.
- De Kroon, H., Plaiser, A., Van Groenendaal, J. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, **67**, 1427-1431.
- De Steven, D. 1989. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* spp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology*, **77**, 579-596.

- Dickerman, J.A. y Wetzel, R.G. 1985. Clonal growth in *Typha latifolia*: population dynamics and demography of the ramets. *Journal of Ecology*, **73**, 535-552.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. En: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (eds). *Tropical trees as living systems*. pp. 247-268. Cambridge University Press. New York, N.Y.
- Durán, R. 1992. Variabilidad intra específica y dinámica poblacional de *Pseudophoenix sargentii*. Tesis doctoral. Centro de Ecología. U.N.A.M.
- Enright, N.J. 1985. Age, reproduction and biomass allocation in *Rhopalostylis sapida* (nikau palm). *Australian Journal of Ecology*, **10**, 461-467.
- Enright, N.J. 1992. Factors affecting reproductive behaviour in the New Zealand nikau palm, *Rhopalostylis sapida* Wendl. et Drude. *New Zealand Journal of Botany*, **30**, 69-80.
- Enright, N. J. y Ogden, J. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in New Guinea, and *Notofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology*, **4**, 3-23.
- Enright, N.J. y Watson, A.D. 1991. A matrix population model analysis for the tropical tree, *Araucaria cunninghamii*. *Australian Journal of Ecology*, **16**, 507-520.
- Enright, N.J. y Watson, A.D. 1992. Population dynamics of the nikau palm, *Rhopalostylis sapida* (Wendl. et Drude), in a temperate forest remnant near Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, **30**, 29-43.
- Eriksson, O. 1988. Ramet behaviour and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*. *Journal of Ecology*, **76**, 522-536.
- Eriksson, O. y Jerling, L. 1990. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. En: J. van Groenendael y H. de Kroon (eds). *Clonal growth in Plants*. pp. 79-94. SPB Academic Publishing. The Hague, The Netherlands.
- Fetcher, N. y Shaver, G.R. 1983. Life histories of tillers of *Eriophorum vaginatum* in relation to tundra disturbance. *Journal of Ecology*, **71**, 131-147.
- Fiedler, P.L. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus* Pursh: Liliaceae). *Journal of Ecology*, **75**, 977-995.

- Garbutt, K. y Bazzaz, F.A. 1983. Leaf demography, flower production and biomass of diploid and tetraploid populations of *Phlox drummondii* Hook. on a soil moisture gradient. *New Phytologist*, **93**, 129-141.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, S.A. México.
- Gartner, B.L. 1989. Breakage and regrowth of *Piper* species in rain forest understory. *Biotropica*, **21**, 303-307.
- Ginzo, H.D. y Lovell, P.H. 1973. Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* L. and *Ranunculus repens* L. II. Carbon dioxide assimilation and distribution of photosynthates. *Annals of Botany*, **37**, 765-776.
- Greig-Smith, P. 1964. *Quantitative plant ecology*. Second edition. Butterworths, London.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111**, 1169-1194.
- Harper, J.L. 1968. The regulation of numbers and mass in plant populations. En: R.C. Lewontin, (ed). *Population biology and evolution*. pp. 139-158. Syracuse University Press, Syracuse, N.Y.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York, New York.
- Harper, J.L. 1978. The demography of plants with clonal growth. En: A.H.J. Freyden y J.W. Woldendorp (eds). *Structure and functioning of plant populations*. pp. 27-48. Amsterdam, North Holland.
- Harper, J. L. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos*, **35**, 244-253.
- Harper, J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. In: R.M. May (ed). *Theoretical ecology, principles and applications*. pp. 53-77. Second edition. Blackwell, Oxford.
- Harper, J.L. 1985. Modules, branches and the capture of resources. En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds) *Population biology and evolution of clonal organisms*. pp. 1-33. Yale University Press. New Haven, Conn.
- Harper, J.L. y White, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 419-463.

- Harper, J.L. & Bell, A. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. En: R.M. Anderson, B.D. Turner y L.R. Taylor (eds). *Population dynamics*. pp. 29-52. 20th Symposium British Ecological Society. Blackwell Sci. Publ.
- Hartnett, D.C. y Bazzaz, F.A. 1983. The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in an abandoned field. *Journal of Ecology*, **73**, 407-413.
- Hartnett, D. C., y Bazzaz, F.A. 1985. The integration of neighborhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *Journal of Ecology*, **73**, 429-443.
- Hartshorn, , G.S. 1975. A matrix model of tree population dynamics. En: F.B. Golley y E. Medina (eds). *Tropical ecological systems*. Springer-Verlag, New York.
- Hubell, S.P. y Werner, P.A. 1979. On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *American Naturalist*, **113**, 277-293.
- Huenneke, L.F. 1987. Demography of a clonal shrub, *Alnus incana* ssp. *rugosa* (Betulaceae). *American Midland Naturalist*, **117**, 43-55.
- Huenneke, L.F. y Marks, P.L. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* ssp. *rugosa*: transition matrix models. *Ecology*, **68**, 1234-1242
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ibarra-Manríquez, G. 1988. The palms of a tropical rain forest in Veracruz, México. *Principes*, **32**, 147-155.
- Janzen, D.H. 1977. What are dandelions and aphids? *American Naturalist*, **111**, 586-589.
- Jerling, L. 1988. Clone dynamics, population dynamics and vegetation pattern of *Glaux marítima* on a Baltic seashore meadow. *Vegetatio*, **74**, 171-185.
- Jonsdottir, I.S. y Callaghan, T.V. 1988. The interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, **52**, 120-128.
- Jonsdottir, I.S. y Callaghan, T.V. 1989. Localized defoliation stress and the movement of <sup>14</sup>C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, **54**, 211-219.
- Kays, S. y Harper, J.L. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, **62**, 97-105.



- Kinoshita, E. 1987. Sex change and population dynamics in *Arisaema* (Araceae). I. *Arisaema serratum* (Thunb.) Schott. *Plant Species Biology*, **2**, 15-28.
- Lau, R.R. y Young, D.R. 1988. Influence of physiological integration on survivorship and water relations in a clonal herb. *Ecology*, **69**, 215-219.
- Leahey, R.R. 1981. Adaptive biology of vegetatively regenerating weeds. *Advanced Applied Biology*, **6**, 57-90.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrik*, **21**, 1-18.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, **33**, 183-212.
- Leslie, P.H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population dynamics. *Biometrika*, **33**, 213-245.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La estación de biología tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (eds). *Regeneración de Selvas*. CECSA. México.
- Lovett-Doust, L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **69**, 743-55.
- Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population. *Journal of Applied Ecology*, **19**, 219-238.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E.R., Piñero, D. y Sarukhán, J. 1988. Treefall age determination in a tropical forest: its uses in the study of gap dynamics. *Journal of Ecology*, **76**, 700-716.
- McGraw, J.B. 1989. Effects of age and size on life histories and population growth of *Rhododendron maximum* shoots. *American Journal of Botany*, **76**, 113-123.
- McGraw, J.B. y Antonovics, J. 1983. Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. A demographic model of growth, branching and fecundity. *Journal of Ecology*, **71**, 899-912.
- McGraw, J.B. y Garbutt, K. 1990. Demographic growth analysis. *Ecology*, **71**, 1199-1204.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, **113**, 691-703.

- Meagher, T.R. 1982. The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family: Two-sex population projections and stable population structure. *Ecology*, **63**, 1701-1711.
- Mendoza, A., Piñero, D. y Sarukhán, J. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology*, **75**, 545-554.
- Mendoza, A. & Franco, M. 1992. Integración clonal en una palma tropical. *Bulletin Institute français d'études andines*, **21**, 623-635.
- Mesterton-Gibbons, M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: a postscript to de Kroon et al. *Journal of Ecology*, **74**, 2467-2468.
- Miranda, F. y Hernández, X., E. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín Sociedad Botánica de México*, **28**, 20-179.
- Miranda, A. y Dirzo, R. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Bendson (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. pp. 273-287. John Wiley & Sons, Inc.
- Mooney, H.A. y Gulmon, S.L. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience*, **32**, 198-206.
- Moore, Jr., H.E. 1957. The Genus *Reinhardtia*. *Principes*, **4**, 125-145.
- Newell, S. J. 1982. Translocation of <sup>14</sup>C-photoassimilate in two stoloniferous *Viola* species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **109**, 306-317.
- Nobel, P.S. 1977. Water relations of flowering of *Agave deserti*. *Botanical Gazette*, **128**, 1-6.
- Noble, J.C., Bell, A.D. y Harper, J.L. 1979. The population biology of plants with clonal growth I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, **67**, 983-1008.
- Noble, J.C. y Marshall, C. 1983. The population biology of plants with clonal growth. II. The nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, **71**, 865-877.

- Oyama, K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* (Palmae) en la selva de los Tuxtlas, Veracruz (México). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in a dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology*, **78**, 648-663.
- Oyama, K. y Mendoza, A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction and survival of a Neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotrópica*, **22**, 119-123.
- Oyama, K., Dirzo, R. y Ibarra-Manríquez, G. 1992. Population structure of the dominant palm species in the understory of a Mexican lowland rain forest. *Tropics*, **2**, 23-28.
- Pearcy, R.W. 1983. The light environment and growth of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia*, **58**, 26-32.
- Pérez-Ishiwara, R. 1990. Caracterización del microclima lumínico y sus efectos en el comportamiento reproductivo de una palma tropical. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Peters. C.M. 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum* in México. En: A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore y M. Hadley (eds). *Rain Forest Regeneration and Management* pp. 265-272. Partenon Publishing, UNESCO, Paris.
- Peters, R.H. 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Pielou, S. 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons. N.Y.
- Pinard, M.A. & Putz, F.E. 1992. Population matrix models and palm resource management. *Bulletin Institute français d'études andines*, **21**, 637-649.
- Pinard, M.A. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica*, **25**, 2-14.
- Piñero, D., y Sarukhán, J. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology*, **70**, 461-472.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M. y Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology*, **72**, 977-991.

- Pitelka, L.F. y Ashmun, J.W. 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants. En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.L. Cook (eds.). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press. New Haven, Conn.
- Popma, J., Bongers, F. y Meave del Castillo, J. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio*, **74**, 81-91.
- Price, E.A.C., Marshall, C. y Hutchings, M.J. 1992. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea*. I. Patterns of physiological integration. *Journal of Ecology*, **80**, 25-38.
- Quero, H. 1992. Current status of Mexican palms. *Principes*, **36**, 203-216.
- Raphael, D.O. y Nobel, P.S. 1986. Growth and survivorship of ramets and seedlings of *Agave deserti*: influences of parent-ramet connections. *Botanical Gazette*, **147**, 78-83.
- Richards, A.J. 1986. *Plant breeding systems*. Allen and Unwin. London.
- Salzman, A.G. y Parker, M.A. 1985. Neighbors ameliorate salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia*, **65**, 273-277.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. En: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (eds). *Tropical Trees as living systems*, pp. 163-184. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sarukhán, J. y Harper, J.L. 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*, **61**, 675-716.
- Sarukhán, J. y Gadgil, M. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *Journal of Ecology*, **62**, 921-936.
- Sarukhán, J., Martínez-Ramos, M., y Piñero, D. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds). *Perspectives on plant population ecology*. pp. 83-106. Sinauer Associates, Inc.
- Schmid, B. y Bazzaz, F.A. 1987. Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. *Ecology*, **68**, 2016-2022.

- Schmid, B., Puttick, G.M., Burges, K.H. y Bazzaz, F.A. 1988. Clonal integration and effects of simulated herbivory in old-field perennials. *Oecologia*, **75**, 465-471.
- Shaver, G.R. 1981. Mineral nutrition and leaf longevity in an evergreen shrub, *Ledum palustre* spp. *decumbens*. *Oecologia*, **49**, 362-365.
- Silander, Jr., J.A. 1985. Microevolution in clonal plants. En: J.B.C. Jacson, L.W. Buss, y R.E. Cook, R.E. (eds). *Population biology and evolution of clonal organisms*. pp. 107-152. Yale University Press. New Haven.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography -relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, **81**, 465-476.
- Slade, A.J. y Hutchings, M.J. 1987a. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, **75**, 1023-1036.
- Slade, A.J. y Hutchings, M.J. 1987b. An analysis of the influence of clone size and stolon connections between ramets on the growth of *Glechoma hederacea* L. *New Phytologist*, **106**, 759-771.
- Slade, A.J. y Hutchings, M.J. 1987c. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, **75**, 95-112.
- Slade, A.J. y Hutchings, M.J. 1987d. An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia*, **73**, 425-431.
- SPSS (1988). *SPSS/PC+ Advanced Statistics V2.0*. SPSS Inc. Chicago.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. Oxford.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, Chicago.
- Svensson, B.M. y Callaghan, T.V. 1988. Apical dominance and the simulation of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotinum*. *Oikos*, **51**, 331-342.
- Thomas, A.G. y Dale, H.M. 1975. The role of seed reproduction in the dynamics of established populations of *Hieracium floribundum* and a comparison with that of vegetative reproduction. *Canadian Journal of Botany*, **53**, 3022-3031.

- Tiffney, B.H. y Niklas, K.J. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. *En: J.B.C. Jacson, L.W. Buss, y R.E. Cook, R.E. (eds). Population biology and evolution of clonal organisms.* pp. 35-66. Yale University Press. New Haven.
- Tissue, D.T. y Nobel, P.S. 1988. Parent-ramet connections in *Agave deserti*: influences of carbohydrates on growth. *Oecologia*, **75**, 266-271.
- Tomlinson, P.B. 1963. Measuring growth rates in palms. *Principes*, **7**, 40-44.
- Uhl, N. y Dransfield, J. 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press. Lawrence, Kansas.
- Usher, M.B. 1966. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *Journal of Applied Ecology*, **3**, 355-367.
- Usher, M.B. 1969. A matrix model for forest management. *Biometrics*, **25**, 309-315.
- van Groendendael, J.M. 1986. Life history characteristics of two ecotypes of *Plantago lanceolata* I. *Acta Bot. Neerl.*, **35**: 71-86.
- van Groenendael, J.M., de Kroon, H. y Caswell, H. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **3**, 264-269.
- van Groenendael, J.M. y de Kroon, H. 1990. *Clonal growth in plants*. J. van Groenendael y H. de Kroon, (eds). SPB Academic Publishing. The Hague, The Netherlands.
- van Groenendael, J.M. y Slim, P. 1988. The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *Journal of Ecology*, **76**, 585.
- Watkinson, A.R. 1988. On the growth and reproductive schedules of plants: a modular viewpoint. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum*, **9**, 67-81.
- Watkinson, A.R. & White, J. 1985. Some life-history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **313**, 31-51.
- Watson, M.A. 1979. Age structure and mortality within a group of closely related mosses. *Ecology*, **60**, 988-997.
- Watson, M. A. 1984. Developmental constraints: effects on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *American Naturalist*, **123**, 411-426.
- Watson, M.A. 1986. Integrated physiological units in plants.

- Trends in Ecology and Evolution*, **1**, 119-123.
- Werner, P.A. & Caswell, H. 1977. Population growth rates and age vs. stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology*, **58**, 1103-1111.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 109-145.
- White, J. 1980. Demographic factors in populations of plants. En: O.T. Solbrig (ed). *Demography and evolution in plant populations*. pp. 21-48. Oxford. Blackwell Scientific Publications.
- White, J. 1984. Plant metamerism. En: R. Dirzo y J. Sarukhán (eds). *Plant population biology*. Sinauer Associates Inc.
- Willson, M.F. 1983. *Plant reproductive ecology*. John Wiley & Sons.  
New York.
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J.

MOA  
581D  
1994



RECEBIDO

**UNAM**

**FECHA DE DEVOLUCIÓN**

El lector se obliga a devolver este libro antes  
del vencimiento de préstamo señalado por el  
último sello

02 JUN 2011



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO