



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DEMOGRAFIA Y GENETICA POBLACIONAL
DE *Chamaedorea elatior* EN LA SELVA DE
LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A:

ROSAURA LUNA REYES

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA

MEXICO, D. F.

20 DE AGOSTO DE 1985



2000



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

Mat. Margarita Elvira Chávez Cano
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Demografía y genética poblacional de *Chamaedorea elatior*
en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz.

realizado por ROSAURA LUNA REYES

con número de cuenta 8632566-6 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa

Propietario

Dr. Daniel Piñero Dalmau

Propietario

Dr. Arturo Flores Martínez

Suplente

Dr. Luis Enrique Eguarte Fruns

Suplente

Dr. Miguel Martínez Ramos

Consejo Departamental de Biología

Edna M. Suárez D.

Dra. EDNA MARÍA SUÁREZ DÍAZ

Alberto Ken Oyama Nakagawa
Daniel Piñero Dalmau
Arturo Flores Martínez
Luis Enrique Eguarte Fruns
Miguel Martínez Ramos

Dedicatoria

Con inmensa alegría, cariño y respeto, dedico esta tesis a una persona maravillosa, recinto de virtudes, con quien mi existencia y mis restos humanos adquirieron vida: el Dr. Carlos Enrique Krauss Acal.

A mi mamá y a mi papá, María del Refugio y Javier, quienes cuidaron mi vida y velaron día tras día por mi bienestar.

A Elena y Roberto, por su cariño incondicional.

A Martha y José, por la esperanza en los días venideros.

A Yolanda y Javier, por enriquecer mi existencia.

Al Dr. Ken Oyama, por brindarme su confianza, su apoyo imperturbable y su amistad honesta y leal.

*“Se puso a desprender, una tras otra, las capas de la cebolla,
y decía:
¡He de encontrar la verdadera cebolla, he de encontrarla!”*

Jaime Sabines.

Agradecimientos

Es para mí un privilegio agradecer a quienes colaboraron conmigo en la elaboración de esta tesis.

En primer lugar, agradezco a mi asesor por antonomasia, el Dr. Ken Oyama, por estos años maravillosos en los que, junto a él, he incorporado a mi vida el gusto por la ecología evolutiva y por suministrar el ambiente óptimo para la realización de este trabajo.

A los sinodales, Dr. Daniel Piñero Dalmau, Dr. Arturo Flores Martínez, Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns y Dr. Miguel Martínez Ramos, por la cuidadosa revisión de la tesis y sus valiosas sugerencias al trabajo. Muy especialmente, les agradezco su solidaridad, sin la cual, mi examen profesional aún sería sólo un deseo.

Al Dr. Daniel Piñero, quien me permitió trabajar en su laboratorio, junto a Nidia Pérez y Patricia Delgado, con quienes aprendí a emplear los marcadores isoenzimáticos para estimar la variación genética. En este sentido, también fue invaluable la amistosa ayuda de Paloma Neri, Gumersindo Sánchez, Jeny Sotuyo, Miguel Ángel Pérez y Óscar Rodríguez. Asimismo, especial distinción merece Sergio Hernández Verdugo por su entusiasta colaboración en el acondicionamiento de “nuestro” laboratorio.

Al Dr. Alejandro Casas Fernández, por prestarme su computadora portátil, con la cual pude disfrutar el análisis de los datos de isoenzimas en la cálida hospitalidad del Dr. Oyama.

Victor Manuel Zarco Espinosa, Pablo Cuevas Reyes y Ken Oyama tienen mi más sincero reconocimiento por el trabajo conjunto que realizamos en la selva de Los Tuxtlas; con ellos, el exhaustivo y prolongado estudio demográfico forma parte de mis más venturosas experiencias. Gracias a Michiel Van Breugel, porque su ayuda fue determinante para estimar el crecimiento poblacional de *Chamaedorea elatior*.

Agradezco infinitamente la fortuna de contar con la amistad de Fabiola Ramírez Corona, Antonio González Rodríguez, Gumersindo Sánchez, Óscar Rodríguez Ávila, Sergio Hernández, Victor Zarco, Pablo Cuevas, Irene Ávila Díaz; Leoncio Paz, Dolores Valencia, María Hernández, Leopoldo Galicia, Alba Zarco, Erna López, Manuel Mendoza, Jeny Sotuyo, Euler Pedraza y Alejandra Serrato. A cada uno de ellos, gracias por su paciencia y solidaridad, que espero tener el placer de corresponder.

El financiamiento de esta investigación fue proporcionado al Dr. Ken Oyama y al Dr. Miguel Martínez Ramos por la CONABIO, mediante el proyecto B024 “Investigaciones sobre recursos no maderables de México: biología evolutiva y conservación de plantas del género *Chamaedorea*.”

Finalmente, ofrezco una sincera disculpa por las inevitables omisiones involuntarias.

Índice

I	Introducción general	2
II	El sistema y el sitio de estudio	10
III	Demografía de <i>Chamaedorea elatior</i>	
	Introducción	16
	Materiales y métodos	20
	Resultados	25
	Discusión	57
IV	Variación y estructura genética de <i>C. elatior</i>	
	Introducción	77
	Materiales y métodos	80
	Resultados	85
	Discusión	96
VI	Literatura citada	103
VII	Apéndice	118



Introducción general

I Demografía y genética de poblaciones

Introducción general

Una población es un grupo de organismos de la misma especie con posibilidades de intercambio genético que ocupan un espacio dado en un momento específico (Krebs, 1985). Las poblaciones no son homogéneas, presentan muchos tipos de estructura, por ejemplo de estadios de desarrollo, de tamaños, o genética. La biología de poblaciones intenta explicar el origen, las relaciones y los cambios temporales de los diferentes tipos de estructura (Silvertown y Lovett-Doust, 1993). La estructura poblacional está determinada por factores demográficos y genéticos. Los factores demográficos incluyen la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción, a partir de éstos se puede proyectar la dinámica de la población (Solbrig, 1980; Silvertown, 1987). Los factores genéticos incluyen procesos tales como la mutación, recombinación, migración, deriva génica y selección (Hartl y Clark, 1989), los cuales determinan los niveles de variación genética, de los cuales depende el potencial evolutivo de una especie (Hamrick y Godt, 1990); y la distribución de esa variación dentro y entre poblaciones. Esta estructura genética es un rasgo combinado que incluye no sólo el arreglo espacial de los alelos y los genotipos en las poblaciones en un momento particular, sino también los procesos que determinan la multiplicación, el movimiento y la distribución espacial de los genes durante cada período reproductivo (Loveless y Hamrick, 1984).

La demografía de plantas tropicales han sido una de las áreas menos exploradas en los estudios de ecología de poblaciones de plantas (Sarukhán, 1980). Tradicionalmente, los ecólogos vegetales han estudiado principalmente la composición, estructura, distribución y relaciones de las plantas con su medio físico, debido a la importancia de las mismas en la determinación del ambiente

biótico de las comunidades (Harper, 1977; Sarukhán, 1980). Además, la mayoría de los estudios demográficos sobre plantas se han realizado en especies de comunidades templadas (Solbrig, 1980). En selvas tropicales, existe un marcado sesgo hacia el estudio de árboles y especies dominantes (Córdova, 1985). A pesar de que se ha acumulado una cantidad considerable de información sobre ecología de poblaciones de plantas tropicales desde que Hartshorn (1972) realizó el primer estudio demográfico de una especie arbórea tropical, actualmente no hay un panorama completo de los mecanismos que regulan la dinámica de las poblaciones de plantas en las selvas tropicales (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Actualmente, a partir de los estudios sobre ecología de poblaciones de plantas tropicales se han identificado patrones ecológicos y demográficos que se relacionan con la estructura, dinámica y evolución de las poblaciones de estas especies (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Entre estos avances se ha encontrado que 1) en general, la relación entre el tamaño y la edad de las plantas parece ser débil. Este patrón expresa el efecto combinado de los cambios demográficos que ocurren en una población y del grado de plasticidad que exhibe el tamaño con cambios en el ambiente. 2) La cantidad de recursos lumínicos que existe en el sotobosque de una selva húmeda desempeña un papel fundamental para la sobrevivencia y el crecimiento de las plantas durante los primeros estadios de vida. 3) Agentes bióticos, tales como depredadores y microorganismos patógenos, parecen ser determinantes en el riesgo de muerte que tienen las plantas durante sus fases iniciales de vida (semillas, plántulas y juveniles), si bien los daños físicos causados por la caída de objetos del dosel (troncos, ramas y hojarasca) tienen también un papel importante como agentes de mortalidad. 4) En la fase adulta, los daños físicos adquieren una importancia mayor que los bióticos como agentes de mortalidad. 5) La transición demográfica del estadio de óvulo a semilla depende de factores que regulan la fecundación y de los mecanismos de polinización. 6) La relación fecundidad-tamaño (edad) parece depender de funciones fisiológicas y morfológicas que regulan la eficiencia de producción de

frutos por unidad de área foliar y de la cantidad de meristemos que dan origen a las estructuras reproductivas. 7) La tasa finita de crecimiento, estimada con modelos demográficos que asumen un ambiente constante, indica que las poblaciones de plantas de selvas húmedas se encuentran cerca de su valor de equilibrio ($\lambda = 1$). 8) La dinámica de poblaciones de plantas con ciclos de vida largos es más sensible a cambios ambientales que afectan la sobrevivencia de los adultos, mientras que la de plantas con ciclos de vida cortos es más sensible a cambios ambientales que afectan la fecundidad y el crecimiento individual en los primeros estadios de vida.

La genética de poblaciones de plantas tropicales constituye un campo en auge creciente (Hamrick y Loveless, 1986; Hamrick, 1994b). Sin embargo, aunque la mayoría de la diversidad de especies de plantas reside en los trópicos, actualmente existen relativamente pocos estudios sobre los niveles y la distribución de la variación genética en las plantas tropicales en relación con los de plantas de zonas templadas (Hamrick, 1994a). En una de las revisiones más recientes sobre variación genética, Hamrick (1994b) analizó 1491 especies de plantas, de las cuales, 426 (28.6%) son especies leñosas. De éstas, 231 (54.2%) son especies de zonas templadas y 124 (29.1%) son tropicales.

En las selvas tropicales, los árboles son posiblemente las plantas mejor caracterizadas genéticamente. La alta diversidad de árboles y sus bajas densidades poblacionales han generado predicciones y estudios sobre la manera en que se reproducen y la variación genética de estas especies. La apomixis y la autofertilización fueron propuestas como soluciones potenciales, basándose en las nociones de perpetuación de las combinaciones exitosas de genes y colonización de nuevas áreas (Ashton, 1969); en consecuencia, se pronosticaron bajos niveles de variación genética (Corner, 1954 en Hamrick, 1994b). Sin embargo, las evidencias disponibles indican que la mayoría de los árboles tropicales presentan fecundación cruzada. Las observaciones de biología floral y polinización indican que la mayoría de las especies son autoincompatibles o dioicas (Bawa, 1985).

Adicionalmente, los estudios subsecuentes de genética de poblaciones, basados en polimorfismos enzimáticos, demuestran que la mayoría de los árboles tropicales examinados tienen elevadas tasas de entrecruzamiento (O'Malley y Bawa, 1987); estas especies poseen altos niveles de variación genética; la mayoría de ésta se encuentra dentro más que entre poblaciones; también se estimaron altos niveles de flujo de genes entre árboles conoespecíficos en la selva tropical húmeda (Oyama, 1993; Hamrick, 1994a; 1994b; Murawski, 1995; Álvarez-Buylla, *et al.*, 1996b).

La estructura demográfica y la estructura genética son componentes poblacionales interrelacionados (Slatkin, 1994). El conocimiento de la estructura genética permite hacer inferencias sobre la estructura demográfica, particularmente de los niveles y patrones de flujo de genes (Slatkin, 1994). Asimismo, los niveles y la distribución de la variación genética se correlacionan significativamente con algunos atributos ecológicos y características de historia de vida (Mitton y Grant, 1984; Loveless y Hamrick, 1984; Hamrick y Godt, 1990; Hamrick, 1994a). La integración de estudios demográficos y genéticos en las mismas poblaciones de plantas se han propuesto como estrategias potenciales para explicar gran parte de la heterogeneidad genética que no ha sido explicada con el enfoque correlativo entre atributos ecológicos y estructura genética poblacional (Bawa y O'Malley, 1987; Loveless y Hamrick, 1987; Hamrick y Godt, 1990). Sin embargo, en especies de plantas tropicales es raro encontrar ambos tipos de datos para las mismas poblaciones en condiciones naturales (Álvarez-Buylla, *et al.*, 1996a). En México, los estudios poblacionales sobre demografía y genética de *Cecropia obtusifolia* (Álvarez-Buylla, *et al.*, 1996b) y de *Astrocaryum mexicanum* (Piñero, *et al.*, 1977, 1984; Piñero y Sarukán, 1982; Sarukán *et al.*, 1984; Martínez-Ramos, *et al.*, 1988; Eguiarte, 1990; Eguiarte, *et al.*, 1993) constituyen investigaciones excepcionales de plantas tropicales, las cuales ilustran la relevancia de integrar información genética y demográfica para entender la dinámica evolutiva de las especies.

Las poblaciones de plantas de selvas húmedas constituyen una comunidad diversa que incluye una amplia variedad de formas de crecimiento. Además de los árboles, hay herbáceas, palmas, arbustos, epífitas, hemiepífitas, enredaderas y lianas. Estas cuatro últimas, en conjunto, se denominan plantas trepadoras o bejucos (Gentry, 1991a), las cuales pueden ser herbáceas o leñosas, teniendo diferentes mecanismos para sostenerse y crecer a través de diferentes soportes. Los bejucos presentan muchas adaptaciones especializadas para trepar, tales como zarcillos, raíces adventicias, espinas, ramas dirigidas hacia atrás y curvadas; corteza externa suave, gruesa, áspera o con corcho; y hojas opuestas o ásperas. Otras trepadoras carecen de mecanismos especializados y sólo trepan enroscando sus tallos alrededor del hospedero (Gentry, 1985).

Las trepadoras se incluyen entre los principales constituyentes de la diversidad en las regiones tropicales. Estructuralmente, las lianas constituyen el componente fisionómico más importante entre los bosques templados y las selvas tropicales, es en éstas donde alcanzan su máxima diversidad y abundancia. Las lianas son más diversas y abundantes en las selvas neotropicales lluviosas de baja altitud, particularmente en las selvas maduras (Gentry, 1991a). Florísticamente, las trepadoras representan alrededor del 19% de la flora total en los neotrópicos. Sin embargo, los bejucos son las plantas menos representadas en los herbarios debido principalmente a las dificultades prácticas para coleccionar sus estructuras reproductivas (Ibarra-Manríquez, *et al.*, 1991).

Los patrones de polinización y de dispersión de semillas de las plantas trepadoras se han inferido a partir de los mecanismos de polinización y de las estructuras reproductivas. En los bejucos predomina la polinización por especialistas, que es considerada una ventaja selectiva en las lianas debido a que incrementa las probabilidades de fecundación en estas poblaciones que están formadas por individuos muy dispersos entre sí (Gentry, 1991b). Los principales vectores de polen son las abejas medianas y grandes y diversos insectos pequeños como los esfíngidos y los escarabajos. También pueden ser polinizadas

por otros insectos (avispas, moscas, mariposas y abejas pequeñas), por murciélagos y por aves. En cambio, la polinización por viento está prácticamente ausente en las lianas (Gentry, 1991b).

Los mecanismos de dispersión difieren entre las especies herbáceas y las leñosas. El viento dispersa las semillas y los frutos en la mitad de las especies herbáceas, en éstas la dispersión por animales es dos veces mayor que en las lianas, las cuales tienen el nivel más alto (72%) de dispersión de semillas por viento (anemocoria) que cualquier otro grupo de plantas en las selvas neotropicales (Gentry, 1983, 1991b; Morellato y Leitao-Filho, 1996). En las selvas lluviosas mexicanas, los únicos antecedentes sobre la dispersión de plantas trepadoras son los estudios realizados de lianas en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz y en la de Chajul, Chiapas. En ambos sitios, la proporción de anemocoria fue similar a la dispersión por animales (Ibarra-Manríquez, *et al.*, 1991; Solórzano, 1998).

La biología poblacional es uno de los aspectos menos conocidos de las plantas trepadoras. En estas plantas no se ha investigado si hay patrones poblacionales que las identifiquen debido a la falta de estudios a este nivel (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Particularmente, los estudios pioneros sobre demografía y variación genética de los bejucos apenas se están realizando. Foster y Sork (1997), en el primer trabajo de estructura poblacional de una liana, encontraron que *Ancistrocladus korupensis* tiene bajos niveles de variación genética, altos niveles de endogamia y diferenciación moderada entre las subpoblaciones. Estos resultados se atribuyeron a su reducida distribución geográfica, baja densidad poblacional, apomixis, autofertilización y dispersión deficiente de las semillas. Este enfoque poblacional fue la base para establecer estrategias de manejo y conservación de esta trepadora africana, que tiene importancia medicinal (Foster y Sork, 1997). En México, se están usando con este mismo enfoque para permitir el manejo óptimo de *Desmoncus quasillarius*, que es un sustituto del ratán (Escalante *et al.*, 1998).

En este trabajo se aborda la demografía, la variación y la estructura genética de *Chamaedorea elatior*, que es la única especie trepadora del género más diverso de palmas neotropicales. Los atributos demográficos de esta especie fueron registrados durante cuatro años consecutivos en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Éste es el primer estudio demográfico para una planta trepadora tropical, además es el primero en aportar información cuantitativa sobre crecimiento y producción foliar de un bejuco; es pionero (sólo precedido por el trabajo reciente de Foster y Sork (1997) en las investigaciones sobre los niveles y distribución de la variación genética de plantas trepadoras en selvas húmedas; y ahora, *Chamaedorea elatior* forma parte de las pocas especies con datos disponibles sobre demografía y genética para la misma población.



El sistema y el sitio de estudio

II Demografía y genética de *C. elatior*

El sistema de estudio

Chamaedorea es el género más diverso de palmas en el Continente Americano (Henderson, 1995). Está formado aproximadamente por 100 especies que se distribuyen desde el centro de México hasta Brasil y Bolivia (Hodel, 1992). Esta distribución puede explicarse por eventos vicariantes y de dispersión que han ocurrido a través del tiempo, los cuales generaron diferentes respuestas entre las especies y, en consecuencia, han influido en la gran diversificación de este género (Zarco-Espinosa, 1999). Hodel (1992) propuso dos centros de diversidad, el primero y mayor se concentra en áreas montañosas del sureste de México y la porción adyacente de Guatemala, y el segundo se localiza entre las montañas de Costa Rica y Panamá.

Las palmas de este género se han clasificado, según las características de sus estructuras reproductivas, dentro de 8 subgéneros. Éstos son: *Collinia*, *Eleutheropetalum*, *Morenia*, *Chamaedoreopsis*, *Moreniella*, *Moreniopsis*, *Stephanostachis* y *Chamaedorea*, los cuales están formados por 1, 4, 3, 47, 2, 2, 10 y 26 especies, respectivamente (Hodel, 1992). En el subgénero *Chamaedorea*, las flores pistiladas tienen la corola abierta apicalmente; por el contrario, los pétalos estaminados están unidos entre sí por la base y el ápice, y a la parte superior del pistiloide, y la corola de estas flores presenta aberturas laterales. De acuerdo a su gran parecido morfológico, se han propuesto agrupaciones pareadas entre la mayoría de estas especies y las del subgénero *Chamaedoreopsis*, que tienen flores estaminadas con pétalos libres, siendo ésta la principal diferencia entre cada pareja de especies. Alternativamente, sólo tres especies del subgénero *Chamaedorea* no muestran tal afinidad morfológica con palmas incluidas en *Chamaedoreopsis*. Este es el caso de *Chamaedorea elatior* (Henderson, 1995).

Chamaedorea elatior es la única palma trepadora del género (Hodel, 1992; Henderson, 1995). Es de hábito solitario, aunque rara vez es cespitoso. Los tallos jóvenes son erectos, arqueándose a medida que crecen pudiendo alcanzar hasta 20 m de largo, a veces se extienden sobre el suelo, siendo más frecuente que asciendan a través de la vegetación adyacente. Las plántulas tienen hojas bífidas y los adultos pinadas. Las pinnas basales son alternas, a diferencia de las apicales que son opuestas y progresivamente más reflexas hacia el ápice de la hoja. Esta última característica favorece el hábito trepador (Hodel, 1992).

Las flores presentan las mismas características que las otras 25 especies del subgénero *Chamaedorea*; además, las flores estaminadas tienen polen pegajoso y su olor es considerado "ofensivo" por algunos floricultores (Hodel, 1992).

Chamaedorea elatior, como todas las especies del género, es una palma dioica. Habita en selvas lluviosas, principalmente en la pendiente Atlántica y rara vez sobre la del Pacífico en México (Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz), Guatemala (Huehuetenango, Sacatepéquez) y Honduras, a una altitud que varía entre los 100 y 1500 m s.n.m (Hodel, 1992; Henderson, 1995). En Veracruz, se encuentra en ecotonías de bosque caducifolio con selva mediana subperennifolia, selva mediana y alta perennifolia; en sitios sombreados de cañadas o barrancas, en ocasiones en laderas de cerros con suelos pedregosos (Aguilar, 1986).

El sitio de estudio

Este trabajo se realizó en la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, a cargo de la Universidad Nacional Autónoma de México. La reserva tiene una extensión de 640 hectáreas y se localiza al sureste de Veracruz (95°04'-95°09' W y 18°34'-18°36' N), en la Sierra de Los Tuxtlas (Lot-Helgueras, 1976). Se encuentra en la vertiente este del volcán San Martín Tuxtla y ocupa un terreno inclinado cuya altitud varía entre los 150 y 700 m s.n.m.

El clima es cálido húmedo del tipo Af(m)w^{*}(i')g (García 1981), el cual se caracteriza por presentar lluvias en verano y principios de otoño. Esta precipitación aumenta considerablemente debido a frecuentes perturbaciones atmosféricas llamadas "ciclones tropicales" y a la frecuencia de "nortes" durante el invierno. En promedio, la precipitación anual es de 4600 mm y la temperatura de 22.8°C, siendo mayor a 18°C durante el mes más frío (Soto y Gama, 1997).

La selva está formada por árboles altos, de troncos gruesos y lisos que alcanzan alturas de 30 a 35 m. Las lianas, palmas y epífitas ocupan diferentes sitios en la estructura vertical y contribuyen al aspecto denso de la selva. La forma de vida predominante es la de los árboles/arbustos, que contribuyen con el 55.5% de los individuos, las palmas con el 35% y las lianas con el 9.5%. Las herbáceas comprenden la mayor cantidad de especies (30%), seguidas por las trepadoras (19%), los arbustos (18%), los árboles (17%) y las epífitas (16%) (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997).

La flora vascular de la Estación incluye 943 especies, 545 géneros y 137 familias. Las familias con mayor número de especies son Orchidaceae, Polypodiaceae, Compositae, Leguminosae, Rubiaceae, Gramineae, Euphorbiaceae, Solanaceae, Piperaceae, Moraceae y Araceae. A pesar de que sólo hay 10 especies de la familia Palmae (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1987), su gran abundancia imprime una fisonomía característica a la comunidad (Piñero *et al.*,

1977; Ibarra-Manríquez, 1988), constituyendo, en algunas áreas, más del 50% de las plantas arbóreas del sotobosque (Oyama, 1984; 1992). Además, en un censo realizado en una hectárea se encontró que la densidad de algunas especies de palmas, como *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea pinnatifrons* y *C. tepejilote*, supera el millar de individuos (Bongers *et al.*, 1988).

En esta reserva, *Chamaedorea elatior* se distribuye en laderas de cerros y en sitios sombreados de cañadas o barrancas (Miguel Angel Sinaca, comunicación personal), donde la altura de los árboles oscila entre 10 y 20 m. Un aspecto sobresaliente de la vegetación de los cerros de la reserva es la menor abundancia de otras palmas, como *A. mexicanum*, *C. pinnatifrons* y *C. tepejilote*, a medida que se asciende a estos cerros. La caída frecuente de árboles en esta comunidad puede relacionarse con la acción del viento y las pendientes pronunciadas; dando origen a diversas fases sucesionales en la vegetación, con predominio de árboles pequeños, lo que se intensifica hacia las cimas, donde llegan a predominar las herbáceas y los árboles heliófilos (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997).

En estas áreas se realizó una búsqueda exhaustiva para localizar la población con mayor abundancia de palmas de *C. elatior*. En sistemas naturales, frecuentemente es difícil delimitar una población sin un conocimiento previo de las distancias de dispersión de genes. En estos casos, es conveniente seleccionar la unidad de manera arbitraria y denominarla sitio de muestreo (Krebs, 1985; Murawski, 1995). En este estudio, el primer sitio se estableció en el Cerro el Vigía, particularmente junto al sendero denominado Vigía 5. Sistemáticamente, se muestrearon cinco metros a cada lado de la vereda, a partir de la primera palma observada en 1995 en forma ascendente hasta la cima del cerro. De esta forma, en el sitio Vigía 5 se marcaron 175 individuos. El segundo sitio, conocido localmente como La Torre (Santiago Sinaca, comunicación personal), es una ladera sombreada con orientación opuesta al primer sitio, por lo que ambos se unen en la cima del Cerro el Vigía. En esta pendiente se lograron marcar 78

palmas. El tercero, separado de los dos primeros por aproximadamente 300 m de distancia, es un sitio plano en la cima de una colina localizada en el límite norte de la reserva, por lo que fue denominado Límite Norte. En éste, se marcaron 56 palmas a lo largo de un transecto que también midió 10 m de ancho.

La cercanía entre estos tres sitios y la baja densidad de estas palmas fueron argumentos iniciales para considerar a los 309 individuos marcados de *C. elatior* como una población en los análisis demográficos. Sin embargo, cada uno de estos sitios fue considerado como una subpoblación al caracterizar la variación y la estructura genética para estimar la dispersión de genes entre sitios y evaluar la validez de considerarlos en conjunto como una población.



Demografía de *C. elatior*

III Demografía de *C. elatior*

Introducción

Chamaedorea elatior es la única especie trepadora del género más diverso de palmas neotropicales (Aguilar, 1986; Hodel, 1992; Henderson, *et al.*, 1995), lo que apoya la hipótesis de la evolución repetida e independientemente de las plantas trepadoras a partir de diferentes líneas evolutivas (Putz, 1984). En las plantas vasculares, el hábito trepador está representado en la mitad de las familias, siendo en Bignoniaceae, Leguminosae, Hippocrateaceae, Menispermaceae, Sapindaceae, Malpighiaceae, Apocynaceae y Annonaceae donde se concentra la mayoría de trepadoras o bejucos (Gentry, 1991a). Estas plantas pierden la capacidad de sostenerse por sí mismas al alcanzar alturas que rara vez exceden los 2 m, y entonces exhiben diferentes mecanismos para sujetarse y crecer a través de diferentes soportes (Gentry, 1985).

El hábito trepador ha sido interpretado como una respuesta evolutiva a la competencia intensa por luz (Putz, 1980; Gentry, 1983). Muchas plantas crecen como arbustos erectos o árboles pequeños en sitios abiertos donde las condiciones lumínicas son favorables, pero se desarrollan como lianas si se encuentran en el ambiente umbrófilo de la selva (Peñalosa, 1983; 1985). Asimismo, se ha propuesto que la fuerza competitiva de una especie de planta reside principalmente en su forma de crecimiento, particularmente en su habilidad para asimilar y asignar recursos entre sus diferentes órganos durante todo su ciclo de vida (Ashton, 1969).

Las trepadoras probablemente concentran sus recursos energéticos en el crecimiento y en la producción de estructuras fotosintéticas, las cuales presentan gran variación intraespecífica. En las familias Araceae, Bignoniaceae,

Marcgraviaceae, Saxifragaceae y Solanaceae se han observado diferencias evidentes entre las hojas maduras y las juveniles (Gentry, 1985). Comparativamente, éstas se desarrollan en el oscuro sotobosque de la selva, su color verde es más intenso y, aún en estos bajos niveles de luz, pueden maximizar las tasas fotosintéticas, siendo esta estrategia fisiológica la que promueve la expresión del hábito trepador (Gentry, 1985), el cual permite una mayor asignación de reservas para el crecimiento del tallo y el desarrollo rápido de las hojas (Putz, 1980; Gentry, 1983; 1985). Esta elevada producción foliar se ha inferido de algunos estudios a nivel de la comunidad, donde se observó que las trepadoras contribuyen con una tercera parte de la hojarasca producida en las selvas tropicales (Gentry, 1983). Sin embargo, actualmente no hay registros cuantitativos disponibles sobre el crecimiento y la producción foliar en especies trepadoras.

Los estudios demográficos consisten en la cuantificación del crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción entre los diferentes estadios del ciclo de vida de las plantas (Solbrig, 1980; Silvertown, 1987; Oyama, 1993). A pesar de las importantes aportaciones de estos estudios, la demografía de los bejucos apenas empieza a investigarse. La carencia de este tipo de información concuerda con la falta generalizada de investigaciones poblacionales sobre trepadoras. Recientemente, Foster y Sork (1997), pioneros en la biología de poblaciones de trepadoras, reconocieron que este tipo de estudios fueron la base para establecer estrategias de manejo y conservación en el caso de la liana africana *Ancistrocladus korupensis*, que tiene importancia medicinal (Foster y Sork, 1997). En México, se está realizando un trabajo poblacional de la palma trepadora *Desmoncus quasillarius*, que es sustituto del ratán, con el propósito de permitir el manejo óptimo de este importante recurso económico (Escalante *et al.*, 1998). Asimismo, el conocimiento de los patrones demográficos se basa en estudios exhaustivos realizados durante largos periodos de tiempo (Sarukhán, 1980), lo que aunado a las dificultades metodológicas para registrar el crecimiento y la reproducción de los bejucos, que generalmente producen sus estructuras reproductivas en el dosel de la selva (Gentry, 1985, 1991b; Ibarra-Manríquez *et*

al., 1991), pueden explicar la escasez de estudios demográficos de plantas trepadoras.

Chamaedorea elatior representa un sistema adecuado para estudiar la demografía de una especie trepadora debido a que pertenece al grupo de las palmas. En éstas, es factible determinar la estructura de edades a partir de las tasas de producción foliar y de las cicatrices de las hojas, lo que no es posible en la mayoría de las plantas tropicales (Sarukhán, 1980; Córdova, 1985). Asimismo, en muchas especies de palmas se puede cuantificar el crecimiento, la productividad foliar y las estructuras reproductivas con relativa facilidad (Bullock, 1980; Piñero *et al.*, 1984; Oyama, 1987). Este es el caso de *C. elatior*. Además, esta especie habita en el sotobosque de la selva y es una planta dioica, lo que permite obtener información demográfica precisa para cada uno de los sexos.

En México, más de 15 años de investigaciones en el área de ecología de poblaciones de plantas tropicales han permitido acumular gran cantidad de información (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). En particular, algunos estudios rigurosos sobre demografía de palmas destacan por la precisión de sus aportaciones. Entre estos, *Astrocaryum mexicanum* representa el trabajo más robusto de una especie monoica (Piñero, *et al.*, 1984; Sarukhán *et al.*, 1984; Martínez-Ramos, *et al.*, 1988). En el caso del género *Chamaedorea*, el estudio mejor documentado corresponde a la palma dioica *C. tepejilote* (Oyama, 1984, 1987); la cual ha sido citada como *C. alternans* por Hodel (1992) y Otero (1998). Estas investigaciones se han realizado en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, que también es el hábitat natural de *C. elatior*. De esta manera, existen ventajas sólidas para estudiar la demografía de una especie trepadora utilizando como sistema a la palma *C. elatior*.

Los objetivos de este trabajo son 1) caracterizar la estructura poblacional de *C. elatior*; 2) cuantificar los cambios temporales en el tamaño poblacional, entre diferentes estadios del ciclo de vida de *C. elatior*; 3) describir la variación

morfológica intraespecífica durante el desarrollo de esta especie; 4) describir los patrones de sobrevivencia en esta palma; 5) cuantificar el crecimiento y la producción foliar de este bejuco, y 6) confrontar estos parámetros con los de especies arbóreas del mismo género; 7) caracterizar los patrones reproductivos a nivel poblacional, individual y para cada sexo; 8) estimar la tasa finita de crecimiento poblacional de *C. elatior*.

III Demografía de *C. elatior*

Materiales y métodos

Desde 1995 a 1998 se registró una vez al año, la sobrevivencia, el crecimiento, la producción foliar, la identidad sexual y las estructuras reproductivas de 309 palmas de *C. elatior* marcadas en la selva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Las especificaciones para la evaluación de estos parámetros demográficos se detallan a continuación.

Estructura de tamaños

Para conocer la estructura poblacional de *C. elatior* se midió la longitud del tallo de todos los individuos, desde el nivel del suelo hasta la base del peciolo de la hoja apical. Esta información se asoció con observaciones sobre estadios de desarrollo, para los que se consideraron las siguientes definiciones a) plántulas: individuos con todas sus hojas bífidas, b) juveniles: palmas con tallos rectos y hojas con pinnas opuestas y alternas, c) pre-reproductivos: tallo subtrepador entrenudos alargados, hojas con pinnas opuestas, alternas y reflexas, d) adultos: palmas trepadoras, sin/con estructuras reproductivas. De esta manera, las palmas se agruparon en siete categorías arbitrarias: 1) palmas menores a 40 cm (plántulas y juveniles I); 2) plantas de 41 a 80 cm (juveniles II); 3) individuos de 81 a 160 cm (pre-reproductivos); 4) palmas de 1.61 a 3.20 m (adultos I); 5) plantas de 3.21 a 6.40 m (adultos II); 6) individuos de 6.41 a 12.80 m (adultos III); y 7) palmas de 12.81 a 25.60 m (adultos IV).

Sobrevivencia

Las muertes de las palmas marcadas se registraron anualmente entre 1995 y 1998. A partir de estos datos, se estimaron las probabilidades de sobrevivencia para individuos de diferentes tamaños, no reproductivos, reproductivos, machos, hembras y para la población total.

Proporción de sexos

El sexo de estas palmas sólo se puede determinar a partir de las estructuras reproductivas, las cuales son claramente distintas entre los machos y las hembras, permitiendo la identificación precisa de éstos. Por lo tanto, se registraron los eventos reproductivos de todos los individuos durante tres años consecutivos para determinar la proporción sexual en las categorías de tamaño y entre los periodos anuales. Las diferencias en las frecuencias de ocurrencia se evaluaron con pruebas de X^2 (Zar, 1974).

Crecimiento

Para cuantificar el incremento en tamaño se midió la longitud total del tallo de todos los individuos marcados desde el suelo hasta la intersección del tallo con el pecíolo de la hoja apical, una vez al año desde 1995 a 1998. Se analizó el incremento entre las diferentes categorías de tamaño y en proporción al tamaño inicial, el crecimiento neto de los individuos y las diferencias individuales. Para analizar el incremento proporcional o relativo en tamaño en función de la longitud del tallo registrada en el primer año de medición (1995), las proporciones estimadas al final del periodo se transformaron previamente a la función arcoseno mediante la fórmula $\theta = \text{arcoseno de la raíz de } p$, donde p es una proporción (Sokal y Rohlf, 1981). Los resultados del crecimiento neto en altura

para tres años se analizaron estableciendo arbitrariamente categorías de 40 cm de incremento y se evaluaron tomando en consideración 1) los estadios de desarrollo y 2) la longitud del tallo en 1995.

Asimismo, para conocer la producción foliar se registró el número total de hojas en pie, se marcó la hoja más joven y se contaron las hojas nuevas de cada palma. Estos parámetros se evaluaron cada año, durante todo el periodo de observación y entre las distintas clases de tamaño.

Las diferencias en el crecimiento y la producción foliar se determinaron mediante análisis de varianza de una vía y pruebas de comparación múltiple, que se hicieron con el programa estadístico JMP (SAS Institute, 1996).

Reproducción

Durante tres periodos anuales consecutivos se registraron los eventos reproductivos de las palmas marcadas de *C. elatior* ubicadas en los sitios de observación permanente. Se identificaron todos los individuos que se reprodujeron y, en cada uno de éstos, se contaron las inflorescencias y los frutos. Para estimar el número de flores por inflorescencia, se midió sistemáticamente la longitud de tres raquillas (basal, media y apical) y de éstas, se contaron las flores directamente en el campo. Posteriormente, la longitud de la raquilla se correlacionó de manera independiente con el número de flores estaminadas y pistiladas mediante regresiones lineales con el propósito de encontrar correlaciones significativas y, con base en éstas, estimar el número total de flores por inflorescencia y por individuo.

Para cada categoría de tamaño, se determinó la producción de flores y de inflorescencias de todos los individuos que se reprodujeron entre 1995 y 1998, y asimismo, se estimó la producción de infrutescencias y de frutos en las hembras.

Estos resultados se evaluaron con análisis de varianza de una vía, pruebas de comparación múltiple y X^2 , utilizando el programa JMP.

Además, se analizó la periodicidad individual y la variación en la frecuencia de los eventos reproductivos. Para esto, se registró la producción de inflorescencias e infrutescencias de cada palma de la población, una vez al año durante cuatro años consecutivos y a partir de esta información se estableció la secuencia reproductiva individual (Oyama, 1987).

Dinámica poblacional

Se construyó un modelo de flujo numérico utilizando los siguientes parámetros: 1) La proporción de frutos por hembra en cada categoría de tamaño en relación al total de frutos, 2) el sexo de los individuos, los machos se denominaron M y las hembras H, 3) número de flores por inflorescencia, 4) categorías de tamaño, 5) la proporción de sexos para cada categoría de tamaño, 6) el número de individuos totales para cada categoría de tamaño y 7) las probabilidades de transición de las palmas en cada categoría.

El crecimiento poblacional se estimó a partir de un modelo matricial de proyección lineal de Lefkovitch para poblaciones estructuradas en estadios de desarrollo. En la matriz de este modelo se incluyeron tres partes principales: 1) en el primer renglón se presentan los valores de fecundidad (F_{ij} , donde i y j son las categorías de tamaño o estadio de vida 1, 2, 3, ..., i ; en este caso $i=1$); 2) la diagonal principal corresponde a las probabilidades de permanencia (P_{ij} , para toda $i=j$), es decir, la proporción de individuos de la categoría i que permanecen en el mismo estadio después de una unidad de tiempo (un año); y 3) las diagonales por debajo de la principal representan las probabilidades de progresión (G_{ij} , para toda $i < j$), es decir, la proporción de individuos de la categoría i que pasan a una categoría j (Lefkovitch, 1965).

La estructura estable de la población y la tasa finita de crecimiento, λ , se estimaron con los valores de los parámetros demográficos de la matriz de proyección. El valor de λ está definido por el cociente N_{t+1}/N_t cuando éste adquiere un valor constante y la estructura de la población permanece estable (Caswell, 1989), es decir, cuando la proporción de individuos en cada estadio de vida no cambia con el tiempo.

III Demografía de *C. elatior*

Resultados

Estructura de tamaños

En la Figura 1 se presenta la estructura de tamaños para cada año de observación, desde 1995 a 1998. En total, se registraron 309 individuos de *C. elatior*, entre los cuales se registraron mayores frecuencias de individuos de tallas pequeñas y grandes que intermedias. Las palmas menores a 40 cm representan entre el 37 y el 45% de la población. Éstas y las plantas que midieron entre 40.1 y 80 cm constituyen del 56 al 64%. Por lo tanto, la mayor parte de esta población está formada por individuos juveniles. Entre los adultos, la frecuencia más alta se registró en aquellas palmas con tallos que variaron de 3.21 a 6.40m, las cuales representan entre el 15 y el 19%. En conjunto, las cuatro categorías restantes (3, 4, 6 y 7) reúnen del 20 al 26% de la población y son claramente las menos representadas. Esta estructura de tamaños se asemeja a la que Bongers y sus colaboradores (1988) denominaron Tipo III.

En la Figura 2 se muestra la composición de la población considerando dos estadios del desarrollo individual: palmas no reproductivas y reproductivas, estas últimas se dividieron en machos y hembras. Se ilustran cuatro periodos, tres anuales y uno total de 1995 a 1998. Estos resultados indican que la población está formada principalmente por individuos no reproductivos, los cuales representaron del 82 al 94% entre los intervalos de un año y en el lapso de tres años, éstos constituyeron el 73% de la población y los individuos reproductivos el 27%.

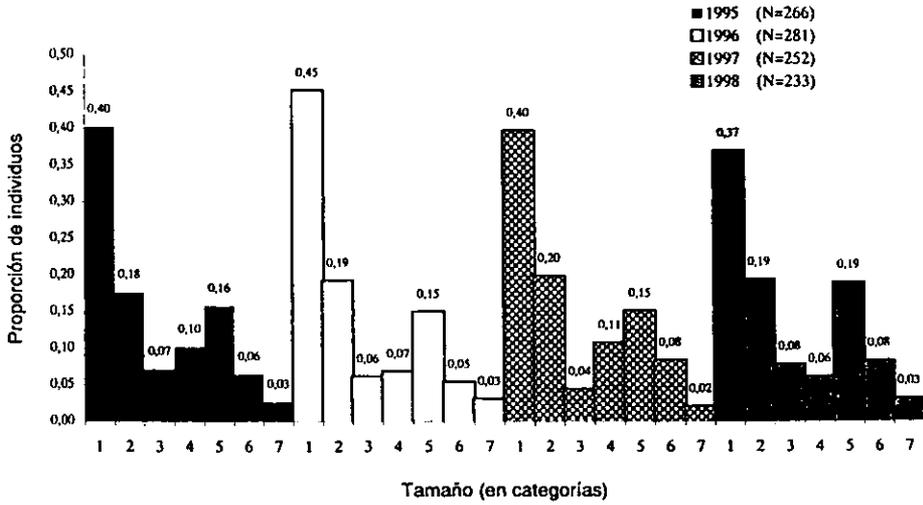


Figura 1. Estructura de tamaños para una población de *C. elator* en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, durante cuatro años consecutivos.

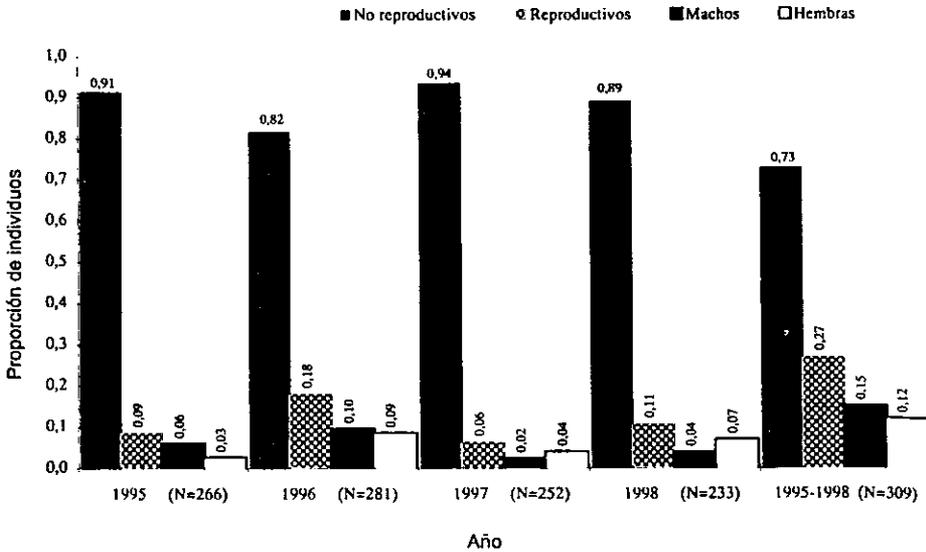


Figura 2. Estructura poblacional de *C. elator* de 1995 a 1998, en Los Tuxtlas Veracruz.

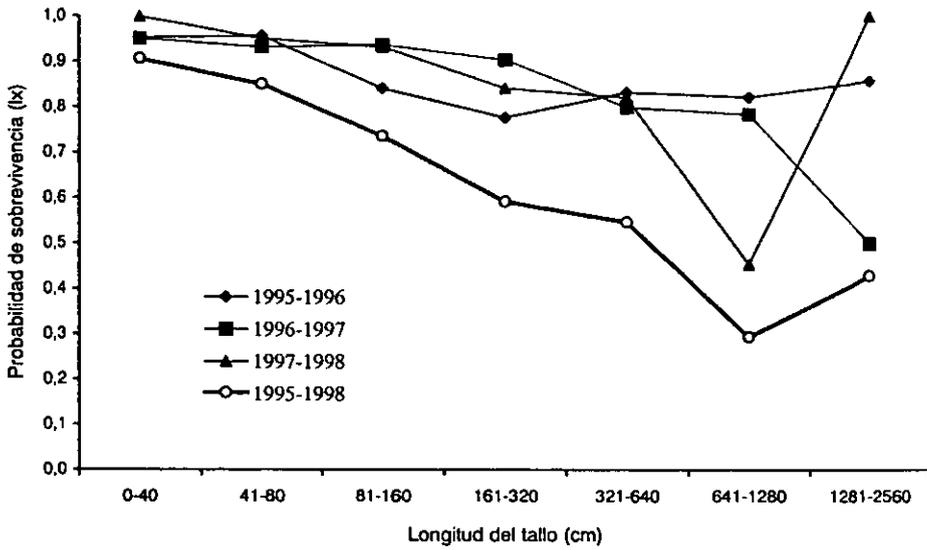


Figura 3. Curvas de supervivencia de *C. elatior* en relación a la longitud del tallo. Se ilustran cuatro periodos, tres anuales y uno total de 1995 a 1998.

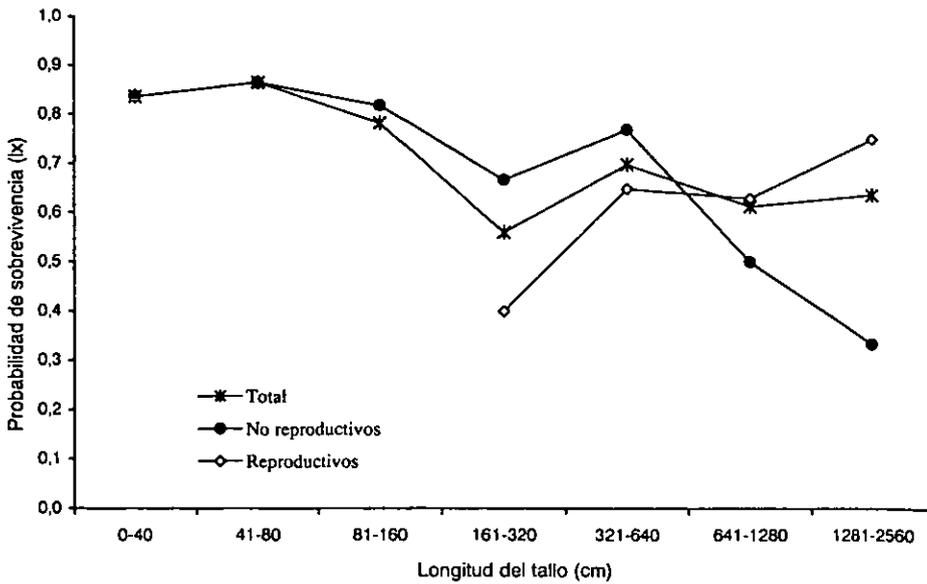


Figura 4a. Supervivencia para individuos reproductivos y no reproductivos en una población de *C. elatior* a partir de la información registrada de 1995 a 1998.

Patrones de sobrevivencia

En la Figura 3 se ilustran las probabilidades de sobrevivencia de *C. elatior* en relación al tamaño de los individuos. La sobrevivencia general de la población fue del 74.4%, durante los tres años observación. La sobrevivencia anual se estimó en 90%, 90% y 92% para 1995-1996, 1996-1997 y 1997-1998, respectivamente. En estos tres periodos anuales, se detectó alta variación en las probabilidades de mortalidad dentro de una misma y entre las diferentes categorías de tamaño. De éstas, aquellas que incluyen a los individuos juveniles (clases 1 y 2) y a los adultos II (clase 5) mostraron las menores fluctuaciones en sobrevivencia, y asimismo, son las mejor representadas en la población. Mientras que la mortalidad resultó muy variable en las palmas mayores a 6.41 m (clases 6 y 7).

En el Cuadro 1 se muestran los porcentajes de sobrevivencia de individuos reproductivos y no reproductivos. Comparativamente, éstos últimos presentaron mayores probabilidades de sobrevivencia que las palmas reproductivas, de las cuales, murieron 15 hembras (41%) y 17 machos (37%) entre 1995-1998.

Cuadro 1. Porcentajes de sobrevivencia de individuos no reproductivos (NR) y reproductivos (R): machos (M) y hembras (H), de 1995 a 1998. Entre paréntesis se indica el tamaño de muestra al inicio del periodo.

Periodo	Probabilidades de sobrevivencia (%)				
	Total	NR	R	M	H
1995-1999	90 (266)	92 (183)	84 (83)	83 (46)	86 (37)
1996-1997	81 (281)	84 (211)	73 (70)	76 (38)	70 (32)
1997-1998	74 (252)	80 (191)	61 (61)	63 (35)	59 (26)
1995-1998	74 (309)	80 (226)	61 (83)	63 (46)	59 (37)

En la Figuras 4a y 4b, se presenta la sobrevivencia de palmas reproductivas y no reproductivas de *C. elatior* con respecto al ámbito de tamaños observado en la población de Los Tuxtlas entre 1995 y 1998. Dentro de una misma categoría de tamaño, se detectó variación en la sobrevivencia entre los individuos que se

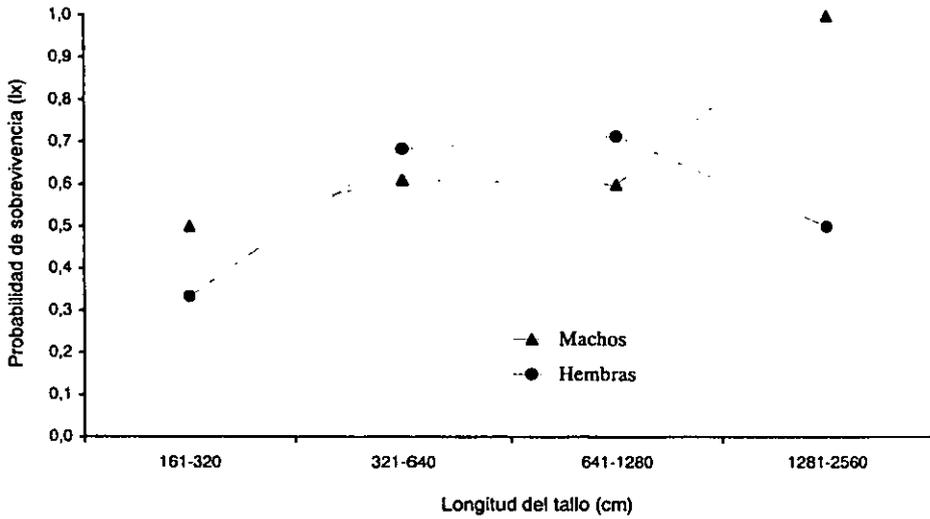


Figura 4b. Supervivencia de individuos reproductivos en una población de *C. elatior*, a partir de la información registrada de 1995 a 1998.

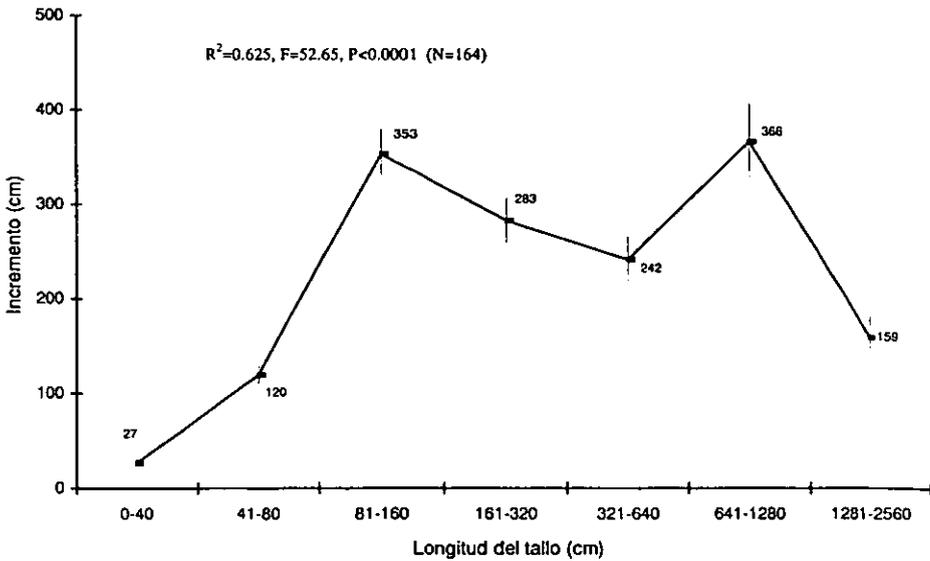


Figura 5. Incremento promedio en el tamaño de *C. elatior* entre 1995 y 1998. Se ilustran los errores errores estandar y se indica el tamaño de muestra (N).

reprodujeron y las palmas sin estructuras reproductivas. En éstos, las menores probabilidades de morir se registraron de 1.61 a 6.40 m; en cambio, los que midieron más de 6.40 m mostraron mayores probabilidades de mortalidad que los individuos reproductivos del mismo tamaño.

Proporción de sexos

En el sitio de estudio se identificaron 46 machos y 37 hembras, sin que existan diferencias significativas de la proporción sexual esperada de 1:1 ($\chi^2=0.60$, N. S.). Este mismo resultado se encontró en la mayoría de categorías de tamaño y de 1996 a 1998. Sin embargo, se registraron dos excepciones: 1) en los individuos que midieron de 6.41 a 12.80 m y 2) en 1995, los machos superan de manera significativa a las hembras, registrándose proporciones de 20:7 ($\chi^2=6.26$, $P<0.01$) y 16:7 ($\chi^2=3.52$, $P<0.05$), respectivamente.

Crecimiento

1) Nivel poblacional

- a) Incremento promedio en longitud del tallo en función del tamaño de los individuos

En la Figura 5 se ilustran los resultados del incremento promedio en longitud del tallo entre 1995 y 1998, para individuos de *C. elatior* agrupados en siete categorías de tamaño. En éstas, el crecimiento promedio varió entre 27 cm y 3.66 m en los tres años (de 9 cm a 1.22 m por año), existiendo diferencias significativas entre tamaños (ANDEVA, $F=52.65$, $P<0.0001$).

Se detectaron dos puntos de incremento máximo, uno de 81 a 160 cm y el otro en las plantas que midieron entre 6.40 y 12.80 m. Los individuos que midieron menos de 40 cm presentaron los menores incrementos. En contraste, el mayor incremento por categoría se registró en aquellas palmas con tallos de 6.40 m a 12.80 m. Sin embargo, una prueba de comparación múltiple basada en la mínima

diferencia significativa indicó que no hay diferencias en el incremento entre esta categoría y aquellas que comprenden tamaños de 0.81 a 3.20 m. Asimismo, el incremento de los individuos que midieron entre 1.60 m y 3.20 m (categoría 4) no difiere del de aquellos con tallos de 3.21 m a 6.40 m (categoría 5). De esta manera, el incremento promedio fue similar en las categorías formadas por individuos pre-reproductivos, adultos I, II y III.

También se calculó el incremento anual para cada categoría de tamaño en cuatro períodos de observación: 1995-1996, 1996-1997, 1997-1998 y el promedio entre 1995 y 1998. Los resultados se ilustran en la Figura 6. En general, la máxima diferencia en incremento promedio se presentó entre las plantas menores a 40 cm y aquellas que midieron de 80.1 a 160 cm; siendo los integrantes de éste último intervalo los que mostraron el mayor crecimiento en longitud del tallo. Los análisis de varianza para cada periodo revelaron diferencias altamente significativas, siendo en todos los casos $P < 0.0001$ (Figura 6).

b) Incremento relativo en longitud del tallo en función del tamaño original de los individuos

En la Figura 7 se presenta el incremento proporcional en función del tamaño original para un período de tres años, considerando 1) la población total, 2) individuos no reproductivos, 3) reproductivos, 4) machos y 5) hembras.

De manera general, sí hay diferencias significativas en el incremento proporcional promedio. El patrón general señala una relación positiva entre el incremento proporcional en tamaño y la longitud inicial del tallo de los individuos que midieron entre 0 y 160 cm. Las plantas que alcanzaron el máximo crecimiento relativo medían inicialmente entre 81 y 160 cm (ANDEVA, $F=5.91$, $P < 0.0001$). En los individuos mayores a este tamaño, el incremento proporcional decrece en función a la longitud del tallo, y es en las categorías que incluyen a los individuos

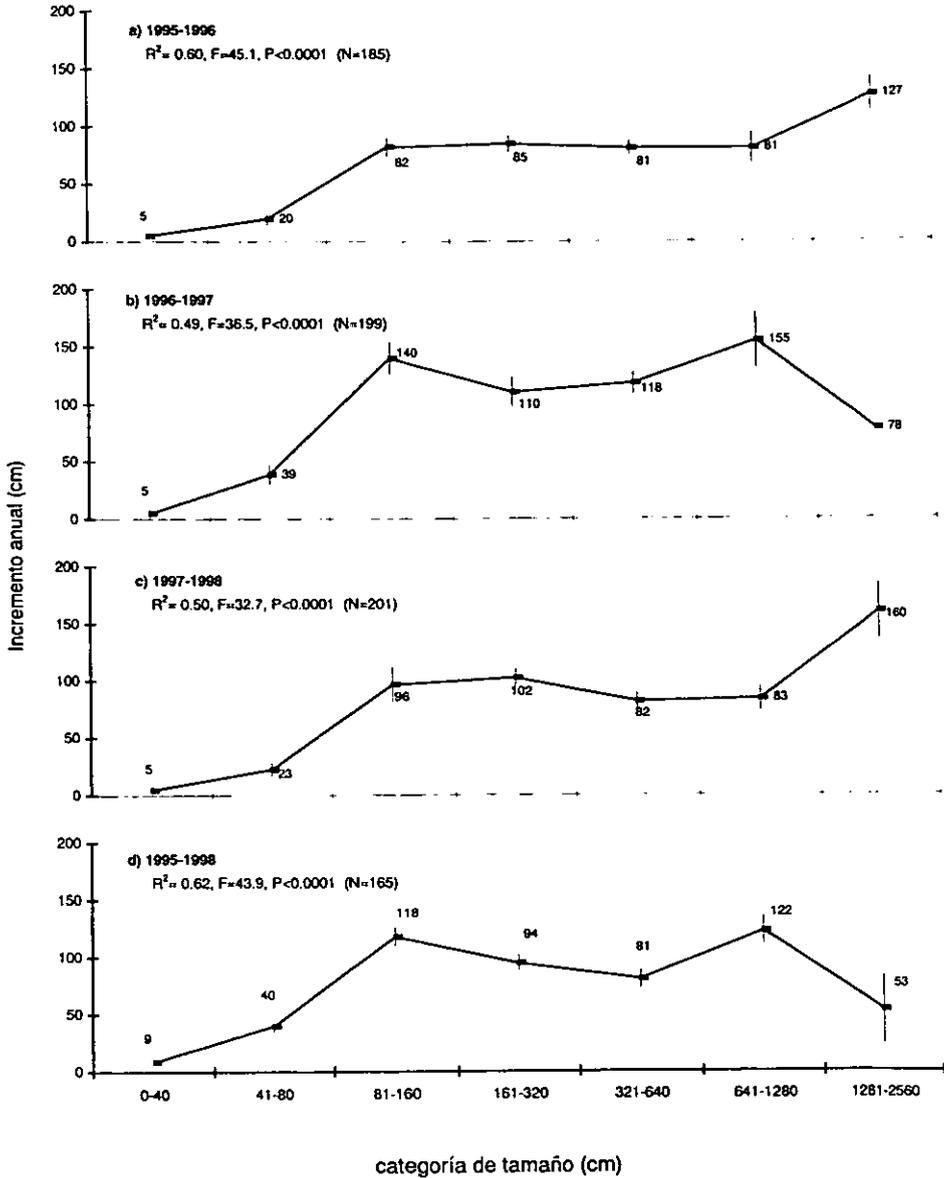


Figura 6. Incremento anual en la longitud del tallo de *C. elatior* entre diferentes categorías de tamaño en un periodo de tres años consecutivos.

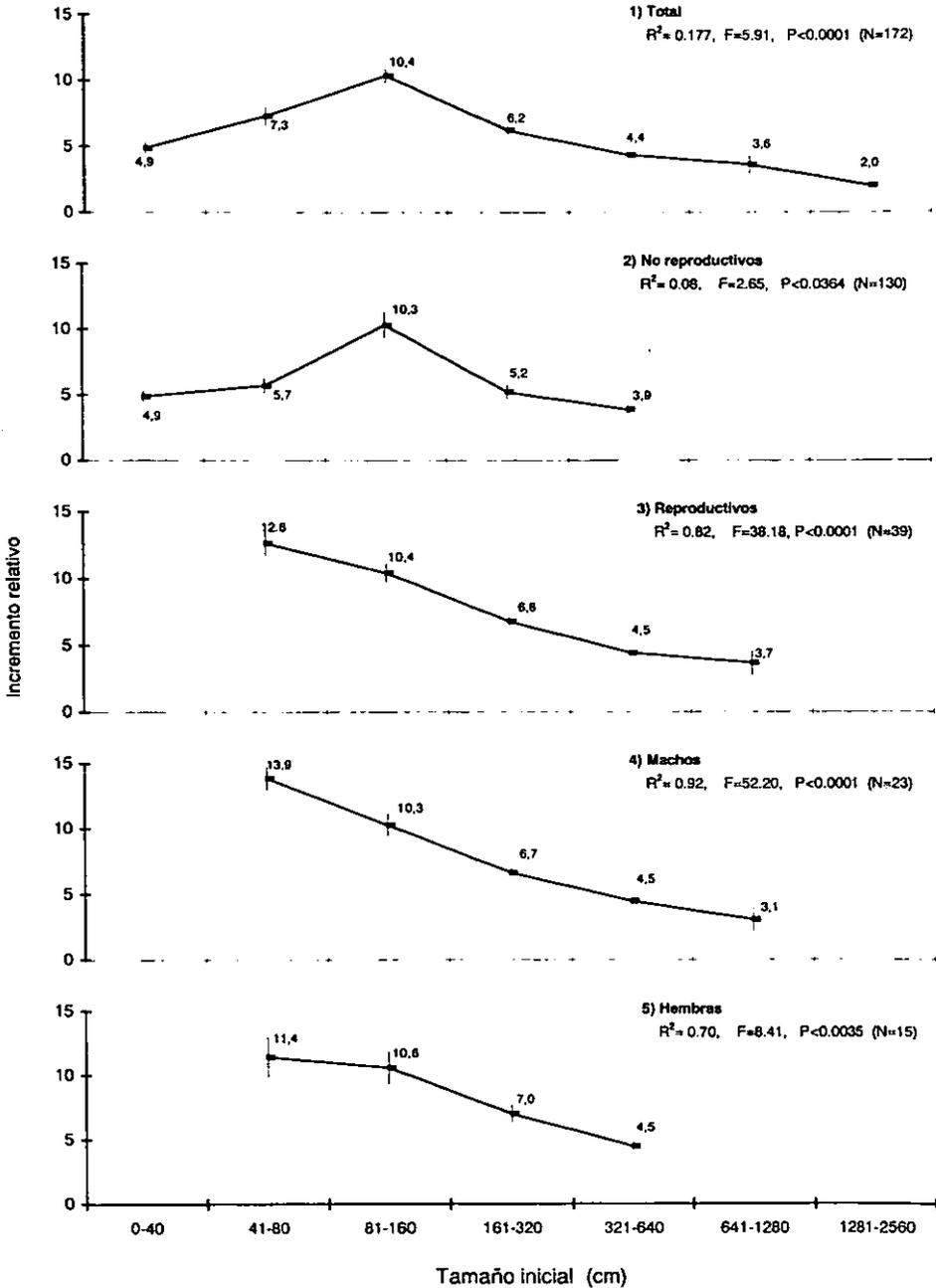


Figura 7. Incremento proporcional en relación al tamaño original en individuos no reproductivos y reproductivos de *C. elatior*, muestreados entre 1995 y 1998.

más grandes (6 y 7) donde se registró el menor incremento proporcional en relación al tamaño inicial (Figura 7).

El análisis pareado entre las medias de cada categoría reveló que los individuos pre-reproductivos (81-160 cm) tienen el máximo incremento proporcional en comparación con cualquiera de las otras categorías de tamaño. Por otra parte, las categorías 1, 4, 5 y 6 no difieren significativamente en el incremento proporcional, el cual aumentó entre 3.6 y 6.2 veces en relación a la longitud original; finalmente, las palmas que midieron de 40.1 a 80 cm mostraron un incremento semejante a aquellas de la categoría 4, aumentando su tamaño entre 7.2 y 6.2 veces, respectivamente.

El patrón general de la población se debe principalmente a los individuos no reproductivos, quienes representan el 75.58%. Entre éstos, las palmas que midieron entre 81 y 160 cm también presentaron el máximo crecimiento relativo (ANDEVA, $F=2.65$, $P<0.0364$). De hecho, son éstas las que determinan la relación significativa entre la longitud inicial del tallo y el incremento, puesto que con una prueba de comparación múltiple no se detectaron diferencias significativas entre el crecimiento proporcional de las categorías 1, 2, 4 y 5 (Figura 7: no reproductivos).

En los individuos que se reprodujeron entre 1995 y 1998 se detectó una relación negativa entre la longitud inicial del tallo y el incremento relativo en tamaño. Aquellas plantas que inicialmente midieron entre 40.1 y 80 cm presentaron en promedio, el incremento proporcional más alto, aumentando 12.6 veces su longitud. En orden creciente de tamaño, el ámbito de crecimiento relativo de los machos va de 13.9 a 3.1 y en las hembras de 11.4 a 4.5. Estos resultados y los valores de significancia se presentan en la Figura 7.

2) Crecimiento individual. Incremento neto en altura

En las Figuras 8 y 9 se ilustran las frecuencias de incremento neto en altura para diferentes estadios y tamaños, respectivamente. Es notoria la variabilidad de

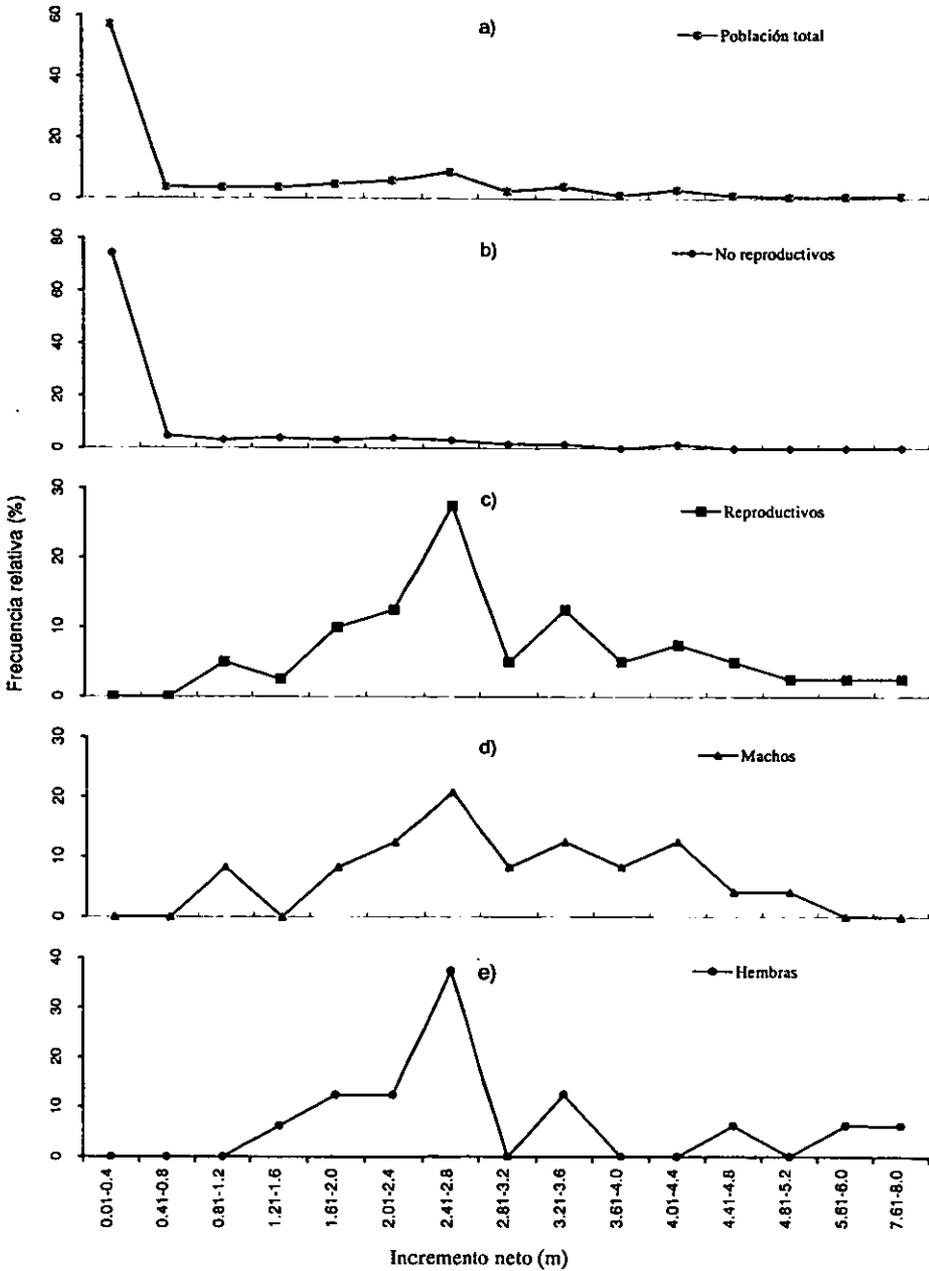


Figura 8. Incremento neto en longitud del tallo para a) la población total, b) individuos no reproductivos, c) reproductivos, d) machos y e) hembras de *C. elatior*, de 1995 a 1998.

respuesta en esta población de palmas. Se encontraron, por ejemplo, individuos que no crecieron, otros que aumentaron menos de 40 cm y algunos que lograron crecer entre 3.6 y 8 m. De esta manera, el 57% de los individuos crecieron menos de 40 cm. El 19.2% aumentaron entre 1.60 y 2.80 m, de éstos el 8.7% creció de 2.40 a 2.80 m, el 5.8% de 2.0 a 2.40 m y el 4.7% de 1.6 a 2.0 m. El 10.5% de estas palmas ganaron entre 40 cm y 1.60 m, el 4% crecieron de 3.20 a 3.60 m y el 7% aumentaron entre 3.6 y 8.0 m durante los tres años estudiados.

Para analizar el crecimiento neto por estadios se agrupó a los individuos de la población en 1) no reproductivos, 2) reproductivos, 3) machos, 4) hembras y 5) total (formado por todos los anteriores). Los resultados se muestran en la Figura 8. En el caso de los individuos que no se reprodujeron, la mayoría (74.2%) crecieron menos de 40 cm y sólo el 1.52% aumentó entre 4.0 y 4.40 m, siendo éste el máximo incremento neto alcanzado por estas plantas. Por otro lado, las palmas reproductivas mostraron la frecuencia más alta (27.5%) en el intervalo de 2.40 a 2.80 m. Un 12.5% creció de 2.0 a 2.40 m y otro 12.5% de 3.20 a 3.60 m. El 10% ganó entre 1.60-2.00 m de longitud del tallo, y el 25% aumentó entre 3.6 y 8.0 m. Al examinar a los individuos reproductivos de acuerdo a su sexo, se encontró que la mayor frecuencia, 20.8% para los machos y 37.5% en las hembras, se presenta en la categoría de incremento de 2.40 a 2.80. Ambos sexos mostraron las mismas frecuencias de crecimiento (12.5%) en las categorías de 2.0 a 2.40 m y de 3.20 a 3.60 m. El 29.2% de los machos crecieron entre 3.60 y 5.20 m, pero ningún individuo superó esta longitud. En las hembras sólo el 6.5% creció entre 3.60 y 5.20 m; sin embargo, el tallo de un individuo se incrementó 584 cm y el de otro ganó 763 cm, representando el máximo incremento neto registrado para toda la población.

En la Figura 9 se ilustra la frecuencia relativa de incremento neto en relación a las categorías de tamaño inicial, registradas en 1995 para la población de *C. elatior*. Se puede notar la alta variabilidad dentro de cada categoría, encontrándose en cada caso individuos que crecen poco (de 1 a 40 cm) o mucho

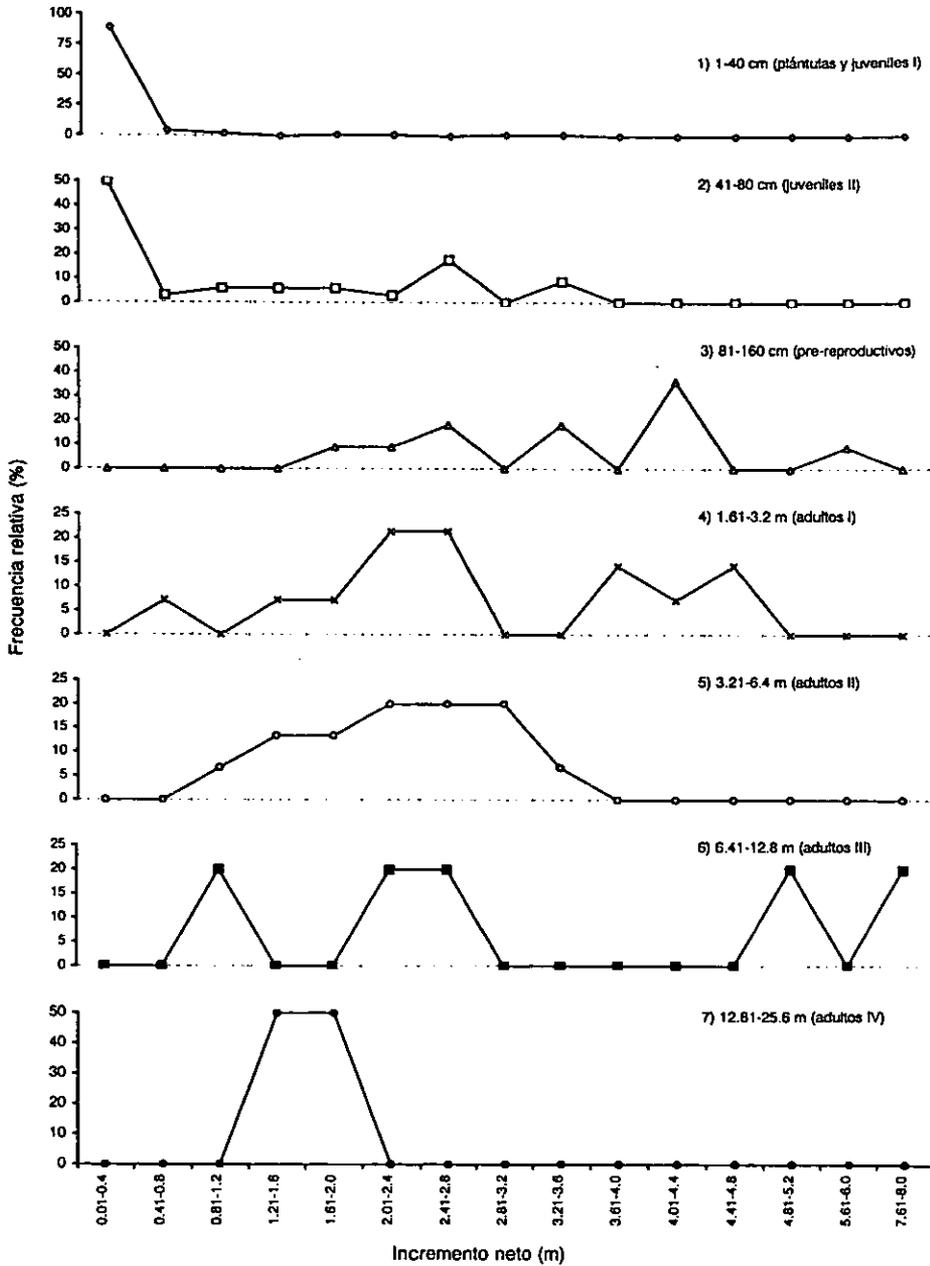


Figura 9. Incremento neto en longitud del tallo para palmas de *C. elatior* distribuidas en siete categorías de tamaño, integradas por individuos que se encuentran en diferentes estadios de desarrollo.

(más de 5 m en 3 años) con diferentes frecuencias en cada caso. En esta población, el 57% de los individuos crecieron menos de 40 cm en tres años. De éstos, el 47.1% medían menos de 40 cm y el 9.9% entre 40.1 y 80 cm. Todas las palmas que crecieron de 1 a 40 cm tenían tallos menores a 80 cm en el primer año de observación. Para cada categoría, los valores mínimos y máximos de incremento neto son respectivamente: en la 1 (0-40 cm): 0 y 3.51 m; en la 2 (41-80 cm): 8 cm y 3.45 m; 3 (81-160 cm): 1.91 m y 5.84 m; 4 (1.61-3.20 m): 78 cm y 4.44 m; 5 (3.21-640): 1.38 y 3.27 m; 6 (6.41-12.80 m): 1.00 y 7.63 m.

Producción foliar

1) Hojas totales por individuo

En la Figura 10 se ilustra la relación entre el tamaño del tallo y el número total de hojas. Se presenta una curva para cada año de muestreo (1995, 1996, 1997 y 1998) y una que incluye estos cuatro registros consecutivos. En estos casos se demostró, mediante análisis de varianza, que hay diferencias altamente significativas entre las categorías de tamaño y el número total de hojas sobre las palmas. En general, el número de hojas que tiene un individuo se relaciona de manera positiva con su tamaño, sin mostrar cambios entre los periodos anuales, a excepción de los individuos mayores de 12.8m y de 6.4m, en 1995 y 1996, respectivamente (Figura 10).

2) Producción neta

La producción neta de hojas se presenta en la Figura 11. Se utilizaron análisis de varianza para evaluar la producción foliar de *C. elatior* entre las diferentes categorías de tamaño, a partir de éstos, se detectaron diferencias significativas en la producción de hojas entre palmas de distintos tamaños durante tres periodos anuales consecutivos.

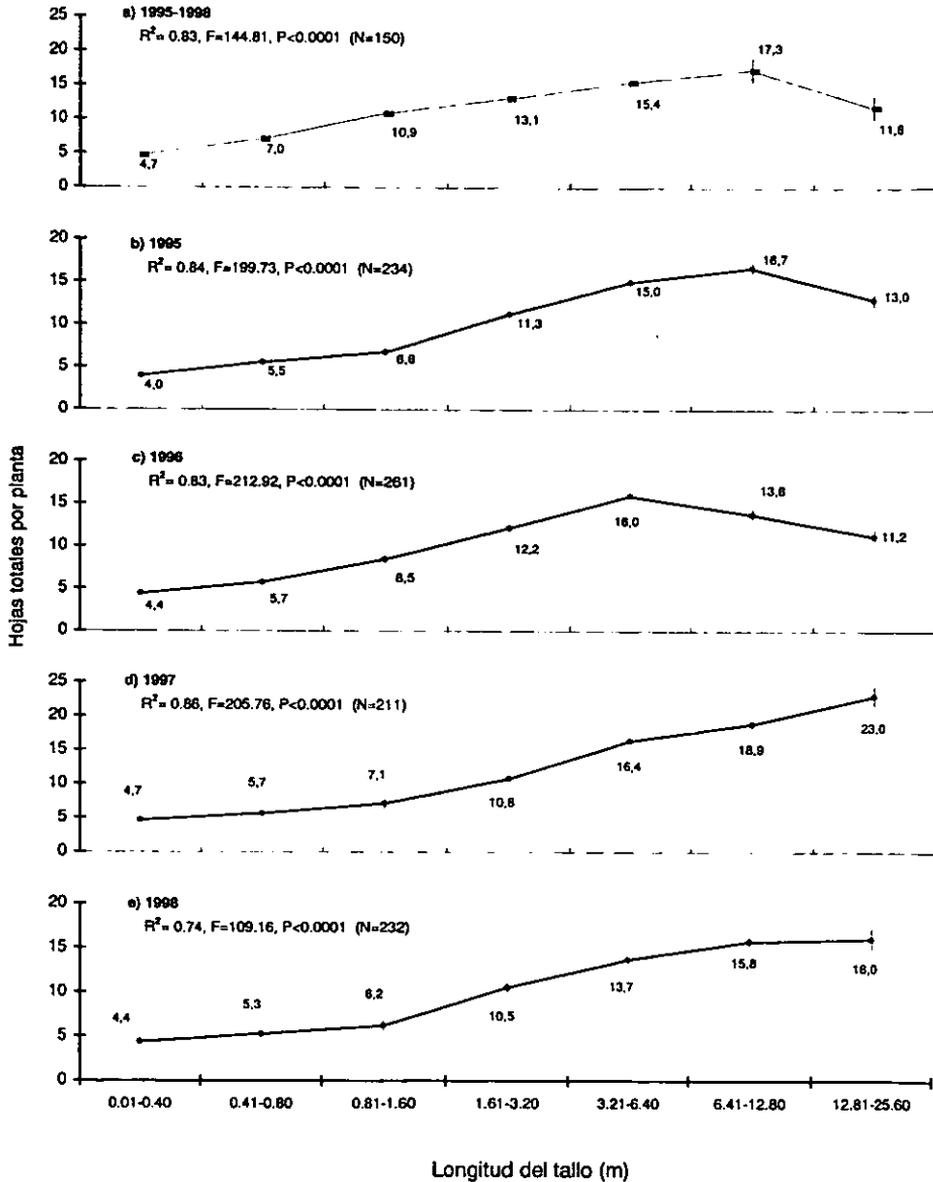


Figura 10. Hojas totales sobre las palmas en relación a la categoría de tamaño en una población de *C. elatior*. Se presenta el promedio de hojas registradas durante los tres años de observación y en cada uno de los eventos anuales.

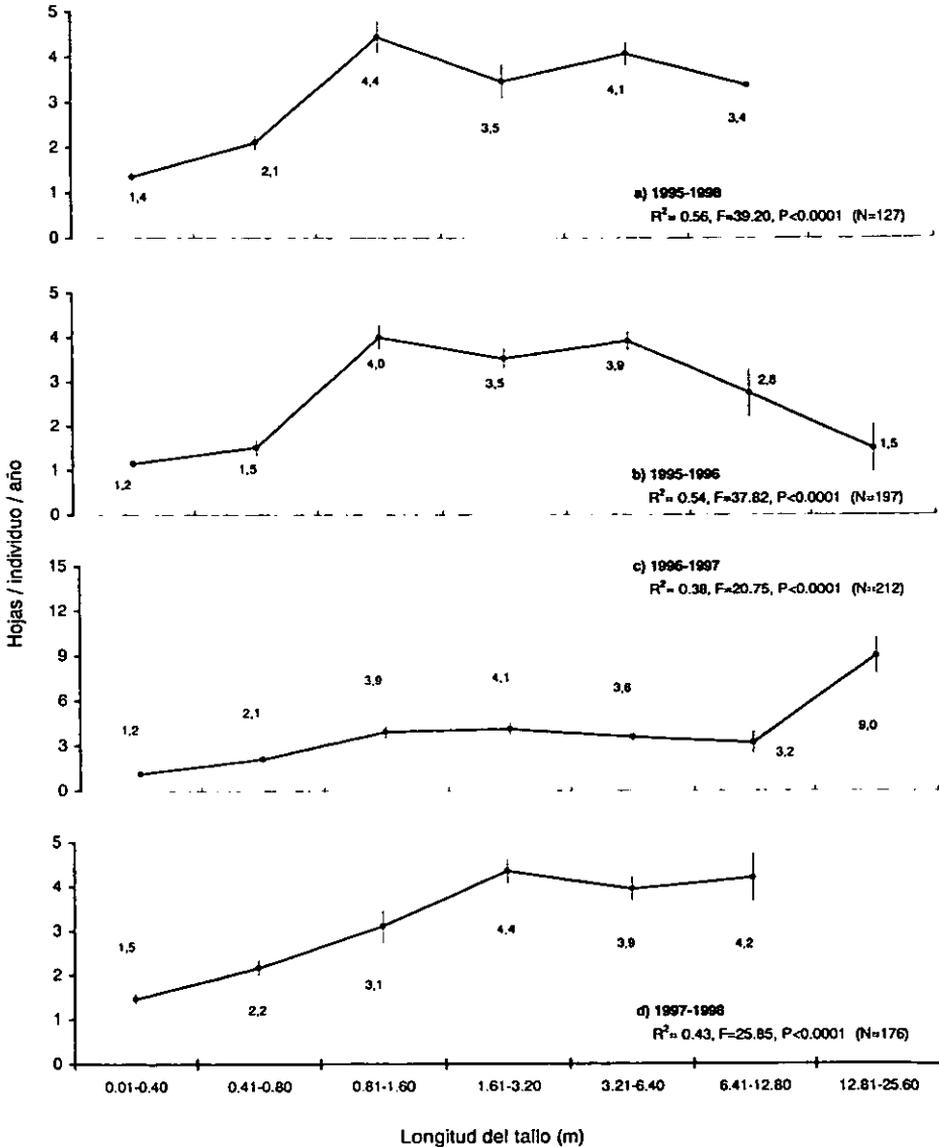


Figura 11. Producción foliar anual en relación al tamaño de las palmas de *C. elatior*, observadas entre 1995 y 1998, en una población localizada en la selva de Los Tuxtles, Veracruz.

En promedio, se produjeron entre 4.1 y 13.3 hojas durante los tres años (de 1.37 a 4.44 por año), con un valor medio de 6.06 hojas por individuo ($F=38.73$, $P<0.0001$). Se encontró una relación positiva entre la producción foliar y el tamaño de las palmas menores a 160 cm. Las plantas que midieron menos de 40 cm mostraron la tasa más baja, teniendo entre 1.16 y 1.47 hojas/año, mientras que aquellas con tallos entre 80 y 160 cm presentaron la mayor producción foliar del periodo, de 3.1 a 4.0 hojas/año, considerando los 3 periodos anuales 1995-1996, 1996-1997 y 1997-1998; siendo en todos los casos $P<0.0001$ (ver Figura 11). Entre los individuos con tamaños de 80 cm a 6.40m, no se detectaron diferencias significativas en el número promedio de hojas producidas.

De esta manera, se detectó un patrón de producción foliar con respecto al tamaño de los individuos mediante pruebas de comparación múltiple basadas en la mínima diferencia significativa realizadas de manera independiente para cada uno de los intervalos anuales de observación. Este patrón puede dividirse en dos etapas. Inicialmente es una relación positiva, de manera que al aumentar el tamaño de las plantas es mayor el número de hojas que pueden producir, hasta que alcanzan un nivel máximo entre los 80 y 160 cm, y a partir de entonces la producción de hojas se mantiene constante hasta que las palmas miden 12.80 m.

Reproducción

1) Estructuras reproductivas en la población

En la población de *C. elatior* estudiada entre 1995 y 1998 en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, los individuos reproductivos representan el 26.86% de la población total, las hembras el 11.97% y los machos el 14.89%, sin que existan diferencias significativas entre los sexos ($\chi^2=0.98$, N.S.). El sexo se determinó a partir de estructuras reproductivas, tales como inflorescencias, infrutescencias, flores y frutos. Estos 83 individuos reproductivos produjeron en total 297

inflorescencias, 162 de éstas fueron producidas por 46 los machos y 135 por 37 hembras. Todas las infrutescencias fueron producidas por sólo 15 individuos (4.85%) de los 309 integrantes de la población.

a) Producción de inflorescencias

En la población de *C. elatior*, se detectó variación en la producción anual de inflorescencias. La máxima productividad se registró en el año de 1996 ($X^2=21.6$, $P<0.0001$; Figura 12a), en el cual se observó el 43.4% de las inflorescencias producidas entre 1995 y 1998. En ese mismo año (1996), los machos produjeron significativamente más inflorescencias que las hembras, en promedio 2.7 y 1.7, respectivamente ($t=3.754$, $P<0.0004$; Figura 12b). Por el contrario, ambos sexos mostraron una producción similar en 1995, 1997 y 1998 ($t=0.822$, N. S.; $t=0.210$, N. S.; y $t=-0.158$, N. S.). Considerando cada sexo por separado, no se registró variación en la producción anual de inflorescencias (ANDEVA; machos: $F=2.37$, $P<0.078$; hembras: $F=1.38$, $P<0.256$), aunque una prueba de comparación múltiple mostró que los machos produjeron significativamente más inflorescencias sólo en el año de 1996.

Al analizar la producción de inflorescencias para cada sexo, no se encontraron diferencias significativas en el promedio de inflorescencias entre individuos machos y hembras ($t=0.196$, $P=0.8453$) registradas de 1995 a 1998. En este lapso, los machos produjeron en promedio 3.52 inflorescencias y las hembras 3.65; lo que equivale a 0.88 y 0.91 al año, respectivamente.

Al examinar la producción de inflorescencias entre las diferentes categorías de tamaño se encontró que los individuos reproductivos produjeron en promedio 2.09 inflorescencias (ámbito de 1.00 a 2.56), sin que esta producción difiera significativamente entre los distintos tamaños (ANDEVA, $F=2.01$, $P=0.097$). Sin embargo, aquellos individuos cuyos tallos midieron entre 3.20 y 6.40 m produjeron

el 52.8% de las inflorescencias, los de la categoría 6 el 26.1%, los de la 4 el 12% y en la 7 se produjo el 6.3%.

El menor porcentaje de inflorescencias (2.8%) se registró entre los individuos que midieron de 80.1 a 160 cm, en esta categoría se encontraron los individuos reproductivos de menor tamaño. Utilizando un análisis de comparación múltiple, se detectaron diferencias significativas entre el número de inflorescencias promedio (una en tres años) de estos individuos en comparación con las palmas adultas de las categorías 6 y 7 (mayores a 6.40 m), las cuales produjeron 2.35 y 2.6, respectivamente.

De manera independiente para cada sexo, se cuantificó la producción de inflorescencias entre las distintas categorías de tamaño. En general, en ninguno de los sexos se detectaron diferencias significativas entre el número promedio de inflorescencias producidas en los distintos grupos de tamaño (machos: $F=0.12$, $P=0.945$ y hembras: $F=1.87$, $P=0.130$). Sin embargo, mediante un análisis de comparación múltiple se detectaron diferencias significativas entre la producción promedio de las hembras de la categoría 6 (2.43 inflorescencias) en relación con aquellas de las categorías 4 y 5 (1.43 y 1.68, respectivamente).

Al comparar la producción promedio de inflorescencias entre machos y hembras agrupados en una misma clase de tamaño, no se registraron diferencias dentro de las categorías 4, 6 y 7; pero sí entre los machos y las hembras de la categoría 5 (3.20 a 6.40 m), las cuales presentaron en promedio 2.30 y 1.68 inflorescencias al año, respectivamente ($t=2.034$, $P<0.046$).

b) Número de flores

Con base en el número de flores y la longitud de 188 raquillas de individuos machos y 170 de hembras se estimó la relación entre el número de flores (Y) y la longitud de las raquillas (X) para cada sexo, utilizando modelos lineales de

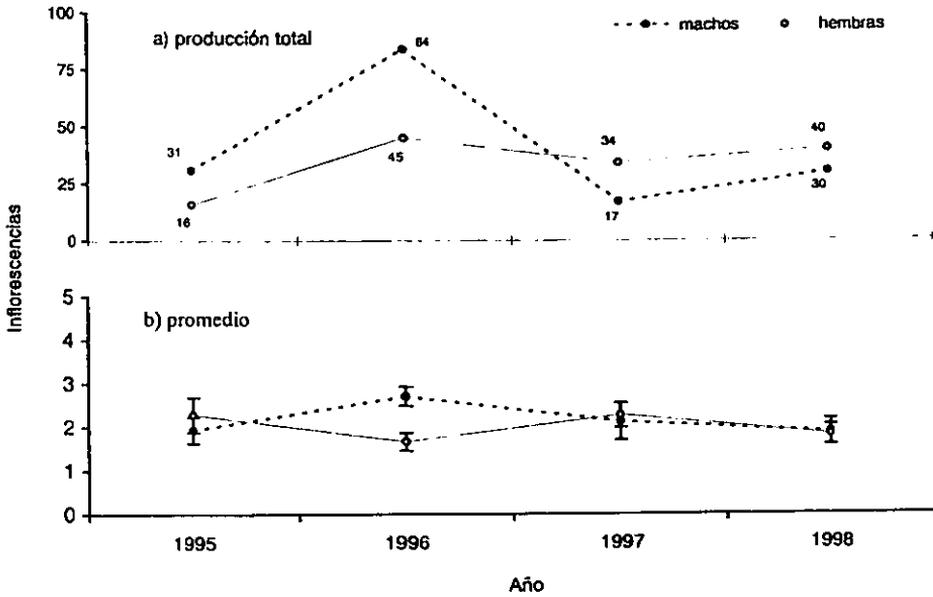


Figura 12. Comportamiento temporal en la producción de inflorescencias masculinas y femeninas en una población de *C. elatior*, entre 1995 y 1998. Se muestra a) la producción total y b) el promedio.

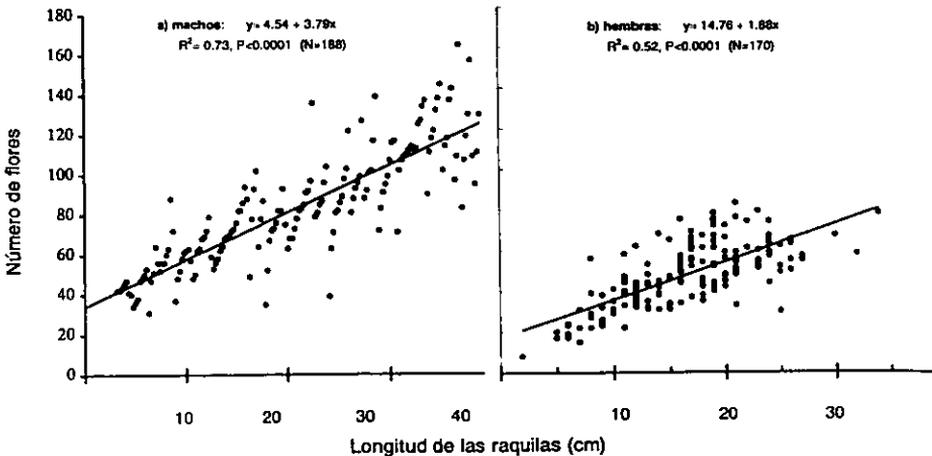


Figura 13. Número de flores en relación con la longitud de las raquetas de inflorescencias a) de machos y b) de hembras de *C. elatior*, registradas en una población en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz.

regresión. En los machos se encontró la relación $Y=4.544+3.789X$ y en las hembras $Y=14.762+ 1.878X$, siendo la correlación significativa para ambos sexos (ver Figuras 13a y 13b).

Entre 1995 y 1998, los machos produjeron en promedio 7195.42 flores y las hembras 1410.33, siendo esta diferencia significativa ($t=4.178$, $P<0.0001$). Asimismo, cada inflorescencia de un macho tiene aproximadamente cinco veces más flores que la de una hembra.

Al comparar el número de flores por inflorescencia entre diferentes categorías de tamaño se encontraron dos patrones diferentes asociados con los sexos. Una inflorescencia de una palma hembra tiene en promedio 640 flores (intervalo 478 a 728), sin que existan diferencias significativas en el número de flores por inflorescencia entre los distintos tamaños ($F=1.47$, $P=0.23$). En los individuos machos se encontró una relación positiva entre estas variables (Figura 14b). De esta manera, las palmas que midieron entre 1.60 y 3.20 m tienen un promedio de 1183 flores por inflorescencia. Para las categorías 5 y 6, una prueba de comparación múltiple basada en la mínima diferencia significativa no detectó diferencias entre los promedios obtenidos (3083 y 2812, respectivamente). Y los individuos mayores a 12.80 m producen el mayor número de flores por inflorescencia (6111 en promedio) ($F=9.36$, $P<0.0001$; Figura 14a).

c) Infrutescencias y frutos

En total, se registraron 6456 frutos en 32 infrutescencias de 15 palmas distribuidas en 4 clases de tamaño (3, 4, 5 y 6). En el Cuadro 3 se especifican los porcentajes de individuos, infrutescencias y frutos para cada categoría.

Del total de hembras reproductivas, 15 individuos (el 40.54%) produjeron todas las infrutescencias, las cuales representan el 23.7% de todas las inflorescencias producidas por las hembras durante este estudio. De 1995 a 1998,

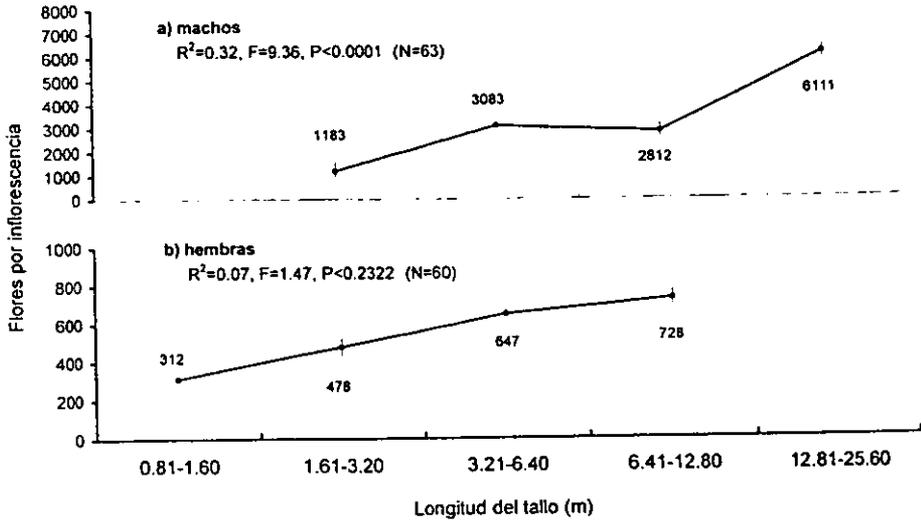


Figura 14. Producción de flores por inflorescencia en a) machos y b) hembras de *C. elatior*, en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz.

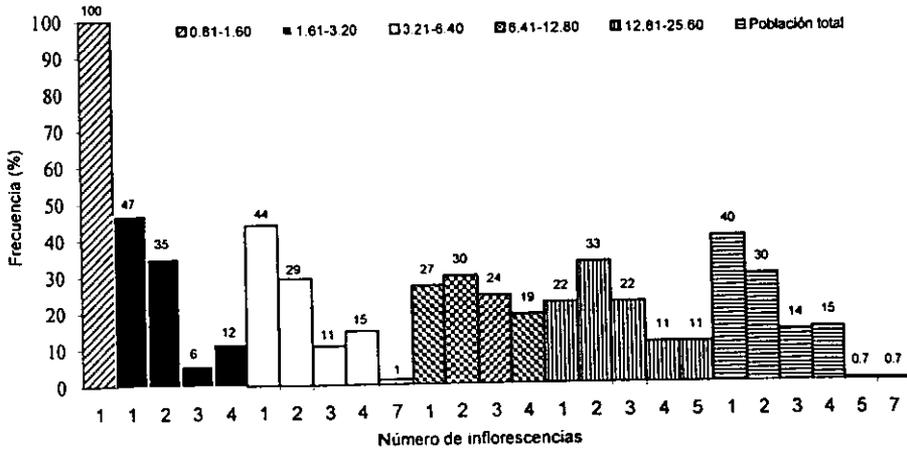


Figura 15. Variación en la frecuencia del número de inflorescencias producidas por palmas agrupadas en cinco categorías de tamaño y considerando a la población total de *C. elatior*.

las infrutescencias totales por individuo variaron entre 1 y 8, con un promedio de 1.9 por palma (0.48 al año). Es importante señalar que 5 de estos individuos contribuyeron con el 62.5% de las infrutescencias y con el 68.23% de los frutos.

Se detectaron diferencias significativas en el número de frutos por infrutescencia entre las 4 clases de tamaño (ANDEVA, $F=7.55$, $P<0.0009$). Se realizó una prueba de comparación múltiple basada en la mínima diferencia significativa (Sokal y Rohlf, 1981) para detectar entre que tamaños se presentaron las diferencias. Las categorías 3, 4 y 5 (de 80cm a 6.40 m en conjunto) no difieren significativamente entre sí en el número promedio de frutos por infrutescencia (intervalo 163-200), en cambio, las palmas que midieron entre 6.40 y 12.80 m produjeron en promedio 641 frutos, presentando diferencias significativas con las otras tres clases de tamaño. Sin embargo, es necesario señalar que el tamaño de muestra de esta clase es muy bajo.

Por último, el rendimiento reproductivo estimado fue de 0.163, esto significa que alrededor del 16% de las flores pistiladas producen frutos.

Cuadro 3. Producción de infrutescencias y frutos de palmas de *C. elatior* en cuatro categorías de tamaño, de 1995 y 1998.

Categoría	Frutos totales	Individuos (%)	Infrutescencias (%)	Frutos (%)
3	367	13.3	6.90	5.91
4	1959	26.7	41.38	31.58
5	2595	46.7	44.83	41.83
6	1283	13.3	6.90	20.68

2) Variación individual en el comportamiento reproductivo

El número de inflorescencias por individuo varió de 1 a 7 en un año. Entre los 80 y 160 cm, que es el tamaño del primer evento reproductivo, los individuos que se reprodujeron tuvieron una inflorescencia al año. O bien, en la categoría 3 el 100% de las palmas reproductivas presentó una inflorescencia. En la 4, el 47% de las plantas produjeron una inflorescencia, el 35% formaron 2, en el 6% se registraron 3 y el 12% de los individuos produjeron 4 inflorescencias. La información detallada para las otras clases de tamaño y la población total se muestra en la Figura 15.

a) Secuencias reproductivas

En el Cuadro 4 se presentan las frecuencias de las secuencias reproductivas considerando el total de individuos reproductivos (T), y a los machos (M) y a las hembras (H) por separado. Se detectaron 12 secuencias de las 16 posibles para los 4 años de observación. Dos secuencias con un evento reproductivo, 0100 y 0001, presentaron las frecuencias más altas. La primera representa a los individuos que se reprodujeron sólo en el segundo año de observación, cuyas frecuencias fueron T: 23%, M: 26% y H: 19%. Y la segunda, a las palmas que produjeron inflorescencias únicamente en 1998, teniendo los siguientes porcentajes T: 16%, M: 15% y H: 16%. Estas dos secuencias explican el comportamiento del 39%, 41% y 35% de los individuos reproductivos, machos y hembras, respectivamente.

Para analizar las secuencias con dos eventos reproductivos se consideraron dos casos 1) en años consecutivos (0011, 0110 y 1100) y 2) alternados (0101). En el primero, las frecuencias estimadas fueron T= 17%, M= 15% y H= 19%, y en el segundo, 12%, 9% y 16%, respectivamente. En total, el 29% (intervalo 24-35) de las palmas se reprodujeron 2 veces en los 4 años de observación.

Las plantas que produjeron inflorescencias o infrutescencias durante tres años consecutivos (secuencias 0111 y 1110) constituyen el 14% de los individuos reproductivos totales, el 13% de los machos y el 16% de las hembras.

Cuadro 4. Frecuencias de las secuencias reproductivas para el total de palmas reproductivas (T), machos (M) y hembras (H) de *C. elatior*, entre 1995 y 1998.

Clase	Secuencia	T (%)	M (%)	H (%)
0	0000	4	7	0
1	0001	16	15	16
1	0100	23	26	19
1	1000	8	11	5
2	0011	2	0	5
2	0101	12	9	16
2	0110	6	2	11
2	1100	8	13	3
3	0111	10	7	14
3	1101	1	2	0
3	1110	5	7	3
4	1111	5	2	8

Estas 8 secuencias (el 67%) descritas mediante cuatro componentes: un evento reproductivo, dos eventos consecutivos o alternados y tres reproducciones continuas, explican el 82%, el 78% y el 86% de la variación individual en el comportamiento reproductivo de los individuos de ambos sexos en conjunto, de los machos y de las hembras, respectivamente.

Las palmas que produjeron estructuras reproductivas durante cuatro años consecutivos (secuencia 1111) fueron poco frecuentes en la población. Entre estas, se identificaron un macho (2%) y tres hembras, que representan el 8%. Estas últimas contribuyeron de manera importante a la producción de estructuras reproductivas, puesto que produjeron el 22% de las inflorescencias femeninas, el

16% de las infrutescencias y el 24% de los frutos. En el Cuadro 5 se especifican las frecuencias de las inflorescencias, infrutescencias y frutos para cada secuencia reproductiva.

Cuadro 5. Frecuencia de inflorescencias, infrutescencias y frutos en relación a las secuencias reproductivas de palmas de *C. elatior* muestreadas en la selva de Los Tuxtlas, en cuatro eventos anuales consecutivos.

Secuencia	Inflorescencias (%)			Infrutescencias (%)	Frutos (%)
	Masculinos	Femeninos	Total		
0001	9	5	7	0	0
0100	17	8	13	22	20
1000	5	2	4	0	0
0011	0	7	3	0	0
0101	12	11	11	9	3
0110	2	16	8	38	32
1100	17	4	11	0	0
0111	12	21	16	16	21
1101	5		3		
1110	17	3	10	0	0
1111	6	22	13	16	24

b) Variación en la frecuencia reproductiva

Adicionalmente, las secuencias se agruparon en 5 clases: 0, 1, 2, 3 y 4, de acuerdo al número de años en que se reprodujeron los machos y las hembras de *C. elatior* (Figura 16a). A partir de esta información, se determinó que la frecuencia de individuos disminuye a medida que se consideran más eventos reproductivos. De esta manera, al considerar ambos sexos en conjunto (T) y machos (M) y hembras (H) por separado, la mayoría de palmas reproductivas (T:47%, M:52% y H:41%) produjeron inflorescencias o infrutescencias sólo en uno de los cuatro años de observación. Las palmas con 2 eventos reproductivos constituyen el 29% del total, el 24% de los machos y el 35% de las hembras. Todas las palmas que se reprodujeron tres años representan el 16%, donde M=15% y H=16%. Finalmente,

la menor frecuencia se presentó en la clase que incluye a los individuos que se reprodujeron cuatro años consecutivos (T:5%, M:2% y H:8%).

En la Figura 16: b, c, d y e, se presentan las frecuencias del número de años en que se produjeron estructuras reproductivas de *C. elatior*, en 4 categorías de tamaño: 4) 1.60-3.20 m, 5) 3.21-6.40 m, 6) 6.41-12.80 m y 7) mayores de 12.81 m. Se excluyeron las primeras tres categorías debido a la ausencia de individuos reproductivos o a su baja frecuencia. La mayoría de las palmas reproductivas de *C. elatior* produjeron inflorescencias o infrutescencias sólo en uno de los 4 eventos posibles, este hecho fue más frecuente en los machos en comparación con las hembras, las cuales tendieron a presentar estructuras reproductivas durante más tiempo (promedio 1.9 años) que los machos (1.5 años) ($t=1.83$, $P<0.071$). Esta tendencia general está dada por los machos y las hembras que midieron entre 6.41 y 12.80 m (Figura 16c), los cuales difieren significativamente en el número de años reproductivos ($t=2.44$, $P<0.0220$). El promedio para los machos fue de 1.6 años y presentaron las frecuencias más altas en la clase de un año reproductivo. Entre las hembras, la mayoría produjo estructuras reproductivas durante 3 años, siendo el promedio de 2.6 años.

Asimismo, las pruebas de comparación múltiple entre todas las hembras de las 4 categorías de tamaño, revelaron que estas palmas (6.41-12.80 m) mostraron diferencias significativas con las que midieron entre 1.61 y 3.20 m, en éstas, la mayoría produjo estructuras reproductivas sólo una vez de 4 posibles (1.3 años en promedio). En el caso de los machos, el número de eventos reproductivos no se relacionó con el tamaño individual.

Y finalmente, en el Cuadro 6 se puede apreciar la producción de inflorescencias, de infrutescencias y de frutos para cada clase reproductiva.

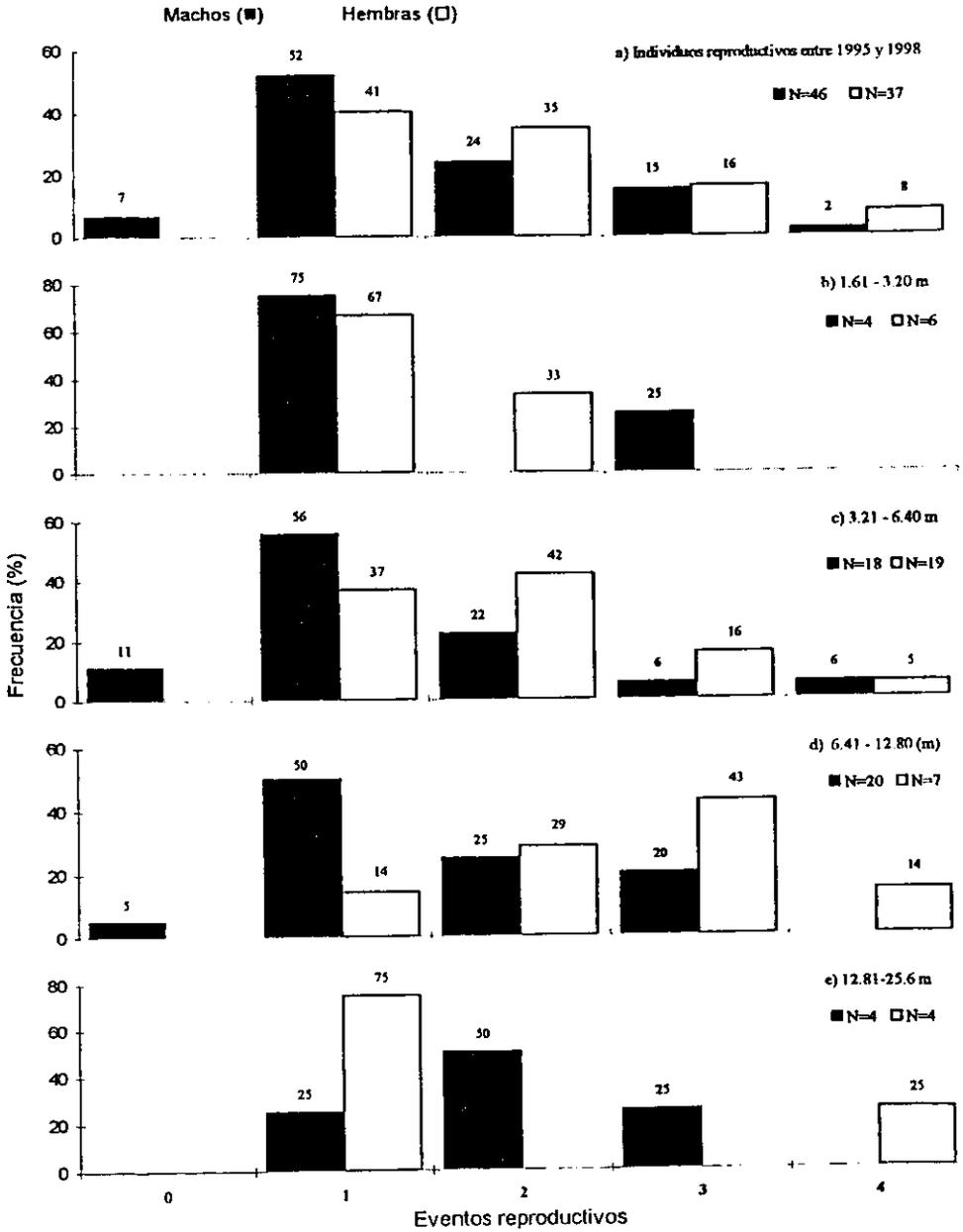


Figura 16. Frecuencia de eventos reproductivos de machos (■) y hembras (□) de *C. elatior* entre 1995 y 1998 considerando la población total y cuatro categorías de tamaño que incluyen palmas reproductivas adultas.

Cuadro 6. Inflorescencias, infrutescencias y frutos de *C. elatior* en 4 clases de individuos reproductivos, designadas 1, 2, 3 y 4 de acuerdo al número de años de producción de estas estructuras reproductivas. El tamaño de muestra se indica entre paréntesis.

Clase reproductiva	Inflorescencias (%)			Infrutescencias (%)	Frutos (%)
	Machos	Hembras	Total		
1	30 (49)	16 (21)	24 (70)	22 (7)	20 (1319)
2	31 (50)	38 (51)	34 (101)	47 (15)	35 (2252)
3	33 (54)	24 (33)	29 (87)	16 (5)	21 (1349)
4	6 (9)	22 (30)	13 (39)	16 (5)	24 (1536)
Total	(162)	(135)	(297)	(32)	(6456)

Modelo de flujo numérico

El modelo de flujo numérico de *C. elatior* que se muestra en la Figura 17 se construyó para un año, a partir de la estructura de tamaños y de los datos anuales de crecimiento, sobrevivencia y reproducción registrados de 1995 a 1998.

Este modelo describe los cambios numéricos en la población de *C. elatior*. En ésta, cada semilla tiene el 2.7% de probabilidades de llegar a ser plántula o de manera equivalente, se producirán en promedio 3 plántulas por cada 100 semillas. La progresión, la permanencia, la fecundidad y la mortalidad para cada categoría de tamaño pueden revisarse en la matriz de transición que se muestra en el Cuadro 7a. La mayoría (79.8%) de los individuos que midieron menos de 40 cm permanecieron en esta misma categoría durante los tres años y alrededor del 15.8% alcanzaron tamaños de 0.41 a 0.8 m, por lo tanto sólo el 4.4% murió. Entre los individuos de la categoría 2 (41-80 cm) también predominó la sobrevivencia, aunque en estas palmas las probabilidades de crecimiento son mayores que las de la categoría 1, incluso algunas transitaron hasta la categoría 4. En la categoría 3 (0.81-1.60 m) se encontró al individuo de menor tamaño al que se le pudo reconocer el sexo, fue una hembra que midió 90 cm y produjo una

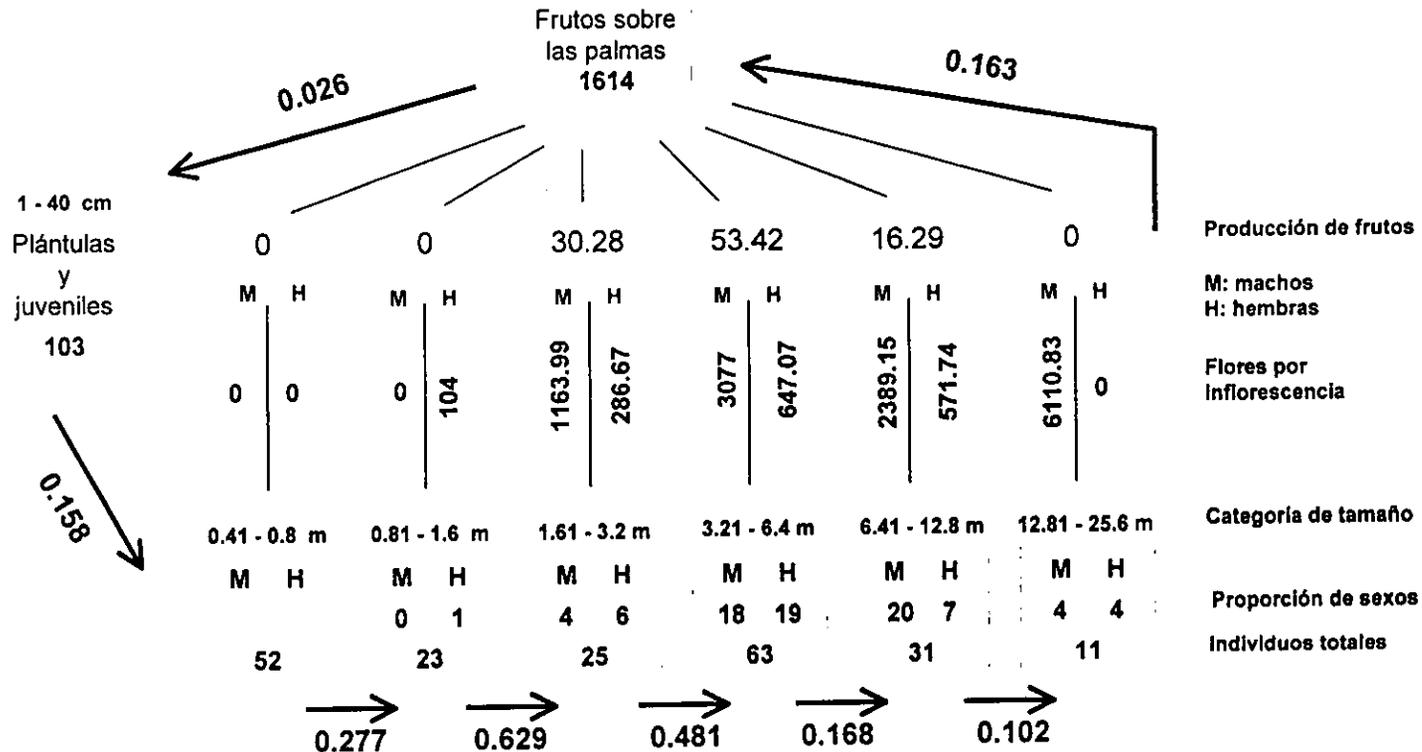


Figura 17. Modelo de flujo numérico para una población de *C. elatior* en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Los valores junto a las flechas representan las probabilidades de transición.

inflorescencia. Esta categoría presentó las mayores probabilidades de transición y en 1998, el 62.9% de los individuos habían alcanzado tamaños que permitieron distribuirlos entre las dos siguientes clases de tamaño. En la clase 4 (1.61 - 3.20 m), las probabilidades de progresión fueron mayores que las de permanencia, palmas de ambos sexos presentaron inflorescencias, los machos produjeron 4 veces más flores que las hembras, las cuales contribuyeron con el 30.28% de la producción total de frutos. En la categoría 5, una de las tres mejor representadas en la estructura de tamaños, predominó la permanencia (68.2%) y la progresión fue de 16.8%, esto significa un 85% de sobrevivencia o un 15% de mortalidad. Aquí se detectó la mayor producción de flores y se produjo la mayoría de los frutos (53.42%). En la categoría 6 se presentaron las mayores probabilidades de mortalidad (22.5%); la producción de frutos es menor (16.3%) que en las otras dos clases en que éstos se producen. La relación entre machos y hembras es casi 3:1, sin embargo, éstas mostraron mayores probabilidades de sobrevivencia. En la categoría 7 se estimó el 22.3% de mortalidad; los machos produjeron el número máximo de flores por planta (6111 en promedio). Por el contrario, en el caso de las hembras no se dispone de información suficiente para estimar su producción floral.

Con respecto al rendimiento reproductivo, las hembras producen en promedio 5.9 veces más flores que frutos, esto significa que la probabilidad que tiene una flor de llegar a ser fruto es del 16.0%.

Finalmente, la tasa finita de incremento poblacional, λ , para *C. elatior* es igual a 1.044, lo que equivale al 4.4% de crecimiento anual. En general, la permanencia, cuya probabilidad es igual a 62.4%, constituye el parámetro demográfico más importante en la dinámica de esta población; el crecimiento representa el 29.2% y la fecundidad el 8.4%. En el Cuadro 7b se especifican los valores de elasticidad para cada clase de tamaño.

Cuadro 7. Probabilidades de permanencia, transición y fecundidad de *C. elatior*, calculadas para un año, con base en las estimaciones de estos parámetros en tres intervalos anuales consecutivos, 1995-1996, 1996-1997 y 1997-1998. Se presentan dos matrices*, a) una de transición de Lefkovitch y b) una con valores de elasticidad.

a) Matriz de transición de Lefkovitch. Se muestran también las probabilidades de mortalidad.

categoría de tamaño

final ↓ inicial →

(m)	1 0.01-0.4	2 0.41-0.8	3 0.81-1.6	4 1.61-3.2	5 3.21-6.4	6 6.41-12.8	7 12.81-25.6
1) 0.01-0.4	0.798			0.505	0.799	0.377	
2) 0.41-0.8	<i>0.155</i>	0.676					
3) 0.81-1.6	<i>0.003</i>	<i>0.219</i>	0.268				
4) 1.61-3.2		<i>0.058</i>	<i>0.542</i>	0.365			
5) 3.21-6.4			<i>0.087</i>	<i>0.481</i>	0.682		
6) 6.41-12.8					<i>0.168</i>	0.673	
7) 12.81-25.6						<i>0.102</i>	0.777
mortalidad	0.044	0.048	0.102	0.154	0.150	0.225	0.223

b) Matriz con valores de elasticidad

(m)	1 0.01-0.4	2 0.41-0.8	3 0.81-1.6	4 1.61-3.2	5 3.21-6.4	6 6.41-12.8	7 12.81-25.6
1) 0.01-0.4	0.273			0.023	0.057	0.005	
2) 0.41-0.8	<i>0.082</i>	0.151					
3) 0.81-1.6	<i>0.002</i>	<i>0.062</i>	0.022				
4) 1.61-3.2		<i>0.020</i>	<i>0.055</i>	0.041			
5) 3.21-6.4			<i>0.009</i>	<i>0.053</i>	0.115		
6) 6.41-12.8					<i>0.005</i>	0.008	
7) 12.81-25.6						<i>0.005</i>	0.014

*Los caracteres en negritas, cursivas y negritas-cursivas representan las probabilidades de permanencia, transición y fecundidad, respectivamente.

III Demografía de *C. elatior*

Discusión

Estructura poblacional y patrones de sobrevivencia

En las selvas húmedas, prácticamente todas las poblaciones presentan generaciones sobrepuestas por lo que la estructura de la población resulta de balances dinámicos entre el nacimiento y la sobrevivencia de individuos de diferente edad que simultáneamente concurren. En *C. elatior*, la estructura de tamaños fue espacial y temporalmente constante, la mayoría de las palmas midieron menos de 80 cm o entre 3.21 y 6.40 m. De esta manera, en estas categorías de tamaño se presentaron mayores frecuencias que en las tallas intermedias (Figura 1). Esta estructura se asemeja a la que Bongers y sus colaboradores (1988) denominaron Tipo III, la cual puede originarse por 1) dos eventos pulsares de nacimientos, donde las palmas grandes reflejan un evento de reclutamiento más antiguo que los individuos pequeños, 2) la transición de individuos de un tamaño pequeño a un tamaño mayor sólo en situaciones ambientales infrecuentes en el tiempo, 3) variación en las tasas de mortalidad entre los distintos tamaños, siendo mayor en los individuos de tallas intermedias, o 4) la tasa máxima de crecimiento en plantas de tamaños intermedios.

Si analizamos estos posibles orígenes para tratar de explicar la estructura poblacional de *C. elatior*, tenemos que 1) la producción masiva de frutos parece ocurrir en eventos pulsares. En el año 1996 se detectó la mayor proporción y la menor mortalidad de individuos reproductivos (18 % y 31%, respectivamente), y se registró el 90.15% de los frutos totales del periodo de estudio. 2) Para explorar la segunda hipótesis se analizó la transición anual de los individuos y se detectó un patrón temporal uniforme, por lo que puede descartarse la posibilidad de que esta

estructura sea causada por situaciones ambientales infrecuentes en el tiempo. 3) En las tallas intermedias (0.80-3.20 m), la mortalidad es mayor que en las categorías 1 y 2, pero no en relación con la 5 (3.21-6.40 m). 4) Las probabilidades de progresión más altas se registraron justamente en las categorías intermedias, pudiendo ser éste el origen de la estructura de tamaños de *C. elatior*. En la selva de Los Tuxtlas, entre las especies arbóreas que muestran una estructura similar se encuentran *Cecropia obtusifolia*, *Pterocarpus rohorii* y *Nectandra ambigens* (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Para muchas especies de las selvas húmedas, las mayores tasas de mortalidad se presentan en las semillas, plántulas y plantas juveniles (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992; Clark, 1994). En las semillas, el riesgo de muerte por depredación se ha relacionado con la forma en que las plantas despliegan sus frutos (Janzen, 1969; Dirzo, 1987). *C. elatior* es una especie que se propaga únicamente mediante la reproducción sexual, por lo que sus probabilidades de morir varían con su vigor o su edad. En esta especie, la probabilidad de sobrevivencia de una semilla es de 0.026. Aunque no se abordaron las causas de la mortalidad de las semillas, se observaron infrutescencias con todas sus semillas muertas unidas aún a la planta materna, antes de ser dispersadas. Esta población presentó fluctuaciones fuertes e irregulares en la producción de semillas por lo que puede esperarse que sean poco depredadas (Janzen, 1976; 1978; Silvertown, 1980). Por el contrario, *C. tepejilote*, la especie biológicamente mejor caracterizada del género *Chamaedorea* en la selva de Los Tuxtlas, produce tantas semillas que se ha propuesto el fenómeno de la saciación como un escape a los curculiónidos que las depredan en la fase de predispersión (Oyama, 1987).

Las plántulas constituyen otro de los estadios de alta mortalidad en las especies de selvas húmedas. Una proporción importante de estas muertes se debe a la pérdida de follaje y a la ruptura del tallo y de los meristemos por la caída de ramas. La hojarasca que cae sobre las plántulas puede ocasionar su muerte o bien favorecer su sobrevivencia, dependiendo de la especie en cuestión (Martínez-

Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Las plántulas de *C. elatior*, las cuales presentan sólo pequeñas hojas bífidas, estuvieron escasamente representadas en la localidad estudiada, debido principalmente a su baja frecuencia (3% de la población inicial) y en menor grado, a la dificultad para localizarlas entre la hojarasca y para distinguir las fenotípicamente de las plántulas de *C. pinnatifrons*, con las cuales coexisten. La escasa presencia de plántulas puede deberse a mortalidad alta de las semillas o de las plántulas mismas. En el primer caso, se esperaría que las pocas semillas que logren germinar tengan altas probabilidades de tener éxito ya que la competencia intraespecífica sería mínima y por lo tanto se puede esperar que no tenga consecuencias en la sobrevivencia de las plántulas. Para evaluar estos supuestos sería necesario realizar experimentos de germinación. Las plántulas que son pequeñas y con cotiledones fotosintéticos tienden a morir al quedar sepultadas por la hojarasca (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990). En contraste, aquellas cuyas hojas logran rebasar el nivel de la hojarasca o están libres de ésta se encontrarían muy probablemente bajo condiciones favorables de luz y tendrían mayores posibilidades de sobrevivir. Oyama (1987) reportó que las plántulas de *C. tepejilote* respondieron vigorosamente a condiciones adecuadas de recursos lumínicos a pesar de que esta especie ha sido clasificada como típicamente umbrófila. En ésta y en *Nectandra ambigens*, los daños mecánicos provocados por la caída de ramas, árboles y lluvias, son los que más influyen en la sobrevivencia de las plántulas. En plantas heliófilas como *Cecropia obtusifolia* se han reportado altas tasas de mortalidad en los primeros estadios del ciclo de vida, las cuales se han relacionado con deficiencias lumínicas dentro del claro, deshidratación por excesivas cargas calóricas, el movimiento del sustrato de establecimiento y la pérdida de follaje por daños físicos o por herbívoros (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992).

Las palmas de *C. elatior* menores a 40 cm, que incluyen los estadios de plántulas y juveniles, presentaron la mayor probabilidad anual de sobrevivencia (intervalo 0.95-1.00, promedio 0.97). Asimismo, en *C. pinnatifrons*, una especie del

mismo subgénero que *C. elatior*, se encontró que murieron sólo el 3% de las plántulas, entre las cuales la sobrevivencia se relacionó con la humedad del suelo y los recursos lumínicos en que éstas emergieron, esperándose bajos niveles de germinación en los años secos (Ataroff y Schwarzkopf, 1992). En otras especies, esta baja tasa de mortalidad se atribuye a la capacidad eficiente para mantener un balance positivo de carbono en condiciones limitantes de recursos lumínicos (Pompa y Bongers, 1988); y a la baja intensidad de daños físicos y bióticos en los juveniles o a la capacidad para contrarrestarlos (Martínez-Ramos, 1985).

En el caso de las plantas adultas, aún no se dispone de la información suficiente para detectar las principales fuentes de mortalidad. Entre éstas, una de las más importantes es la caída de ramas y árboles, provocando la muerte de las plantas adultas al golpearlas, doblarlas, dañar el sistema de raíces o el tejido fotosintético. Cada individuo de *C. elatior* tiene mayor probabilidad de morir a medida que su tamaño se incrementa; como ocurre hacia el final del ciclo de vida del árbol pionero *Cecropia obtusifolia* y de las palmas *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea tepejilote*, lo cual posiblemente refleja etapas seniles (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992). En Los Tuxtlas, aproximadamente el 1% de palmas maduras de *Astrocaryum mexicanum*, son golpeadas o dobladas anualmente por la caída de ramas y árboles. Cada año, alrededor de un 4% de las palmas golpeadas muere debido a que queda destruido el único meristemo de crecimiento apical, o bien porque se daña severamente el sistema de raíces y/o el tejido fotosintético (Martínez-Ramos *et al.*, 1988). En *C. tepejilote*, la mortalidad también se relaciona con la caída de ramas, árboles u otros objetos que dañan el meristemo apical o que doblan a los individuos rompiendo las raíces fulcrantes de los mismos debilitando su fuerza de sostén y fijación. Otra causa de mortalidad, aunque menos frecuente, es el daño que hacen las tuzas a las raíces de estas plantas (Oyama, 1987).

En la planta herbácea *Aphelandra aurantiaca* la caída de ramas y árboles también es una fuente importante de mortalidad de los individuos adultos. Sin

embargo, ésta presenta tejidos de alta resistencia en los tallos y la posibilidad de propagarse por clonación, las cuales parecen ser respuestas adaptativas a la elevada frecuencia de caída de objetos del dosel (Calvo, 1989; De Steven, 1989). De manera alternativa, *C. pinnatifrons* tiene un tallo muy flexible y delgado, menor a 2 cm de diámetro, que le permite crecer aún cuando el peso de las ramas caídas del dosel provocan que quede postrada sobre el suelo (Ataroff y Schwarzkopf, 1992). Esto también ocurre en el caso de *C. elatior*, la cual presenta un tallo flexible y delgado. De esta manera y de acuerdo con las observaciones realizadas entre 1995 y 1998, posiblemente las causas que explican la mayor mortalidad de los individuos maduros de esta especie, y que no se registraron en los otros estadios, se relacionan con la destrucción parcial o total del único meristemo de crecimiento, la presencia de hongos (no determinados) que cubren las hojas y en algunos casos al corte del tallo. Aunque no registramos las causas de la pérdida del meristemo apical, las evidencias indicaron que los individuos reproductivos son más susceptibles a este factor de mortalidad, causado muy posiblemente por animales que lo consumen. En las lianas *Ipomoea phillomega* y *Marsdenia laxiflora*, el meristemo apical de ramas con entrenudos alargados presenta altas tasas de herbivoría debido posiblemente a que no está protegido por las hojas primordiales, las cuales están desplazadas por el alargamiento del tallo (Peñalosa, 1985).

En *C. tepejilote*, la especie en la que se realizó el estudio comparativo más detallado entre individuos machos y hembras en la selva de Los Tuxtlas, Oyama (1987) también encontró que los machos tienen las mismas probabilidades de mortalidad que las hembras. Sin embargo, aunque también reportó diferencias entre la sobrevivencia de los individuos reproductivos y aquellos que no se reprodujeron, en este caso, y a diferencia de *C. elatior*, estos últimos presentaron una mayor mortalidad.

Si estos resultados se relacionan al esfuerzo reproductivo, parecen concordar con lo predicho por la teoría, en la cual se supone que hay una relación

negativa entre la sobrevivencia y el esfuerzo reproductivo, debido a la inversión considerable en materiales y energía metabólica para la producción de estructuras reproductivas (Willson, 1983). De manera que la baja mortalidad juvenil y la mayor sobrevivencia de las palmas adultas que no se reprodujeron durante el período de estudio puede asociarse con un bajo esfuerzo reproductivo. Sin embargo, la determinación de las causas de mortalidad de *C. elatior* únicamente será posible con métodos específicos enfocados a este propósito.

Proporción de sexos

Al igual que en *C. elatior*, los machos y las hembras se encuentran en la misma proporción en otras dos especies del género *Chamaedorea*, *C. tepejilote* en Los Tuxtlas, Veracruz (Oyama, 1987; Otero, 1998) y *C. pinnatifrons* en Los Andes, Venezuela (Ataroff y Schwarzkopf, 1992). En estas especies no es posible conocer el sexo de los individuos a partir de las estructuras vegetativas, por lo que en realidad se determinó la proporción sexual de los individuos reproductivos. Ésta se estimó con el 54%, 69% y 90% de los adultos de *C. elatior*, *C. tepejilote* y *C. pinnatifrons*, respectivamente; indicando la independencia entre la proporción sexual de 1:1 y el porcentaje de individuos reproductivos en las poblaciones de estas palmas. La similitud en la frecuencia de ambos sexos puede indicar que los machos son tan exitosos como las hembras. Asimismo, el hecho de que diferentes especies respondan de la misma forma sugiere que es una estrategia evolutiva ventajosa. Particularmente, en *Simmondsia chinensis* (Wallace y Rundel, 1979) y en *Populus deltoides* (Farmer, 1964) esta correspondencia se asoció al equilibrio en la asignación de recursos; en *C. tepejilote* se puede atribuir a la similitud en las probabilidades reproductivas y de mortalidad entre los sexos (Oyama, 1984; 1987), lo que también es una explicación válida en el caso de *C. elatior*.

Crecimiento

El crecimiento de las plantas puede relacionarse a factores ambientales y endógenos. Entre los extrínsecos, la luz se ha utilizado frecuentemente para explicar la variación en el incremento en altura y se ha mostrado que en lugares abiertos, diferentes especies presentan generalmente una tasa de crecimiento mayor que en localidades de bosque maduro. De esta manera, el efecto del dosel puede explicar el lento crecimiento de plántulas de las selvas tropicales. La apertura y cierre de claros en el dosel determina diferentes condiciones de luz, las cuales influyen en el ciclo de vida de las plantas que viven en el sotobosque. Éste alberga una gran cantidad de plántulas e individuos juveniles que crecen muy lentamente, debido quizá al predominio de condiciones lumínicas desfavorables en este ambiente umbrófilo.

Sin embargo, la situación ambiental que afecta a cada planta explica parcialmente las diferencias en el crecimiento entre los individuos, los cuales pueden responder con un incremento relativamente inmediato a condiciones ambientales favorables. En las plántulas, se han reportado mayores tasas de incremento en zonas abiertas que en localidades de selva madura en el caso de *Poulsenia armata*, *Nectandra ambigens* y *C. tepejilote* (Del Amo, 1985). Esta última es considerada como una especie típicamente tolerante a la sombra con una notable regeneración en los claros (Martínez-Ramos, 1985), la cual puede permanecer un largo período en estado de "crecimiento lento" seguido de una respuesta de crecimiento rápido por la formación de un claro en el dosel (Oyama, 1987). Las plantas adultas de *Podococcus bartieri*, *C. tepejilote* y *A. mexicanum*, presentaron tasas de crecimiento relativamente constantes, indicando que el incremento en altura depende principalmente de factores endógenos y en menor grado del ambiente (Bullock, 1980; Oyama, 1987; Martínez-Ramos *et al.*, 1988). En este sentido, para *C. tepejilote* se ha sugerido que la variación en las condiciones lumínicas está determinando parte de las diferencias en el incremento individual. Asimismo, al abrirse un claro el incremento en altura de *A. mexicanum* aumenta casi al doble respecto a lo observado en las

fases regenerativas maduras, aunque sin producir efectos importantes sobre la dinámica poblacional de esta palma (Martínez-Ramos *et al.*, 1988). Por el contrario, las plantas de *Chamaedorea seifrizii* que se desarrollaron en condiciones de sombra se incrementaron el doble de las que crecieron sin restricciones de luz (Broschat y Donselman, 1986).

Por otra parte, en diferentes especies se han reportado distintas tasas de incremento en altura en relación al tamaño (medidos en clases diamétricas), las cuales se han explicado por la forma de crecimiento, su ubicación en la estratificación vertical de la comunidad y por ser caducifolias o perennifolias (Lang y Knight, 1983). Alternativamente, en *Brosimum alicastrum* y *Cecropia obtusifolia*, las cuales dependen de la apertura de claros en el dosel para incrementar su tamaño, también existe una correlación entre el tamaño de los individuos y la tasa de crecimiento promedio (Peters, 1991; Álvarez-Buylla, 1986). Asimismo, este tipo de correlación también se presentó en *C. elatior*. En esta población, los individuos pequeños (menores a 80 cm) tienen las tasas más bajas de incremento promedio, lo cual concuerda con el patrón general de plántulas y juveniles que sobreviven en el sotobosque de las selvas tropicales.

En *C. elatior*, la fase de crecimiento suprimido termina de manera súbita, sin que se conozcan los factores involucrados, pero sus efectos son tan grandes que el incremento promedio alcanza su máximo nivel entre aquellos individuos que midieron de 80.1 a 160 cm. Este alargamiento del tallo muy probablemente se relaciona con un aumento en la distancia entre las cicatrices foliares. Esto también parece ocurrir en la palma *Archontophoenix cunninghamiana*, en la que estudios anatómicos y alométricos muy detallados mostraron que el crecimiento limitado de los individuos con entrenudos cortos aparentemente se relaciona a restricciones en las condiciones de luz (Waterhouse y Quinn, 1978). En el árbol *Nectandra ambigens*, cuyas plantas jóvenes pueden sobrevivir exitosamente bajo condiciones de sombra (Martínez-Ramos, 1985), el incremento en altura se asocia

específicamente a sitios abiertos (Del Amo, 1985) y sólo es capaz de regenerarse en claros de gran tamaño (Bongers *et al.*, 1988).

C. tepejilote incrementa su tamaño rápidamente en respuesta a la formación de un claro en el dosel, de manera similar, se puede esperar que, debido a su proximidad filogenética, la luz sea también un promotor del crecimiento en *C. elatior*. En Los Tuxtlas, esta especie forma parte de la vegetación de las cimas de montaña, donde la acción combinada del viento y las pendientes pronunciadas promueven la caída frecuente de árboles, originando diversas fases sucesionales en las que predominan los árboles pequeños, lo cual se intensifica hacia las cimas, en donde incluso las formas de crecimiento dominantes son herbáceas y árboles heliófilos (Ibarra-Manríquez, *et al.*, 1997).

El rápido crecimiento de las trepadoras en zonas abiertas se considera como una manifestación de heliofilia. En muchas especies, el hábito trepador puede manifestarse o permanecer suprimido de acuerdo a las condiciones ambientales (Peñalosa, 1985). Putz (1983) sugiere que la flexibilidad y la rápida elongación del tallo de las palmas trepadoras del género *Desmoncus* las habilita a "moverse" hacia los claros. En *C. elatior*, la única trepadora del género *Chamaedorea*, la tasa máxima de crecimiento concuerda con el alargamiento de los entrenudos y el desarrollo del hábito trepador. A partir de este momento asignará más recursos para incrementar su tamaño y menos para engrosar su delgado tallo (máximo 2 cm), lo que constituye una característica distintiva de las plantas trepadoras (Gentry, 1985). A diferencia de los adultos de *A. mexicanum* y *C. tepejilote*, cuyas tasas de crecimiento en altura son bajas y relativamente constantes (promedio anual de 1.75 y 9 cm, respectivamente), el tallo de *C. elatior* puede incrementarse en promedio (262.5 cm al año) entre 150 y 29 veces más que el de aquellas palmas arbóreas. La falta de evidencias actuales sobre el crecimiento poblacional de las trepadoras imposibilita la confrontación de este patrón con el de otras especies que comparten esta forma de crecimiento.

Sin duda, muchos otros factores influyen en el crecimiento de las especies tropicales. Por ejemplo, en algunas especies de la familia Moraceae, Primack y sus colaboradores (1985) atribuyeron el 9% de la variación en la tasa de crecimiento a la distribución espacial de los individuos que crecieron rápido con respecto a la de otros individuos ubicados a su alrededor. Este tipo de estudios motivan la exploración de otras fuentes ambientales o genéticas actualmente desconocidas para esclarecer las causas de la variabilidad en el crecimiento.

Por otro lado, las hojas de *C. elatior* son de vida larga, la cual se ha considerado una ventaja adaptativa a las restricciones de luz del sotobosque (Kikuzawa, 1989). Se ha propuesto que la longevidad de las hojas es mayor si su producción requiere un alto costo energético y las tasas fotosintéticas son bajas, puesto que se necesitaría más tiempo para compensar esta inversión (Chabot y Hicks, 1982). En plántulas de *C. tepejilote* se encontró que el área foliar es mayor en los individuos que crecieron en condiciones de mayor cantidad de luz (Del Amo, 1985). En *C. elatior*, las evidencias indican que algunas plántulas cambiaron sus hojas bífidas por pinnadas en menos de un año, incrementando su área foliar y probablemente, la asimilación de carbono. Asimismo, puede sugerir una rápida transición de algunas plántulas al estadio de juveniles, de esta manera, es posible que las observaciones anuales sean muy espaciadas como para detectar a las plántulas, lo cual también puede explicar su baja frecuencia en la población.

La variación en la producción de hojas a través de la vida de las palmas implica diferentes tasas de crecimiento dependiendo del tamaño de los individuos. En el caso de otras palmas, De Steven y sus colaboradores (1987) encontraron que los juveniles tienen tasas más lentas que los adultos. En *C. pinnatifrons*, un juvenil produce una hoja en el mismo lapso que un adulto produce 1.5 (Ataroff y Schwarzkopf, 1992). En el caso de *C. elatior*, la proporción 1:3.24 representa la relación entre la producción foliar de individuos juveniles y adultos, respectivamente. Asimismo, los adultos de esta especie producen más del doble de las hojas que producen las palmas maduras de *C. pinnatifrons*.

En *C. elatior*, la máxima producción foliar y el aumento en longitud del tallo concuerdan con la manifestación del hábito trepador. Las plantas trepadoras asignan gran parte de sus recursos a la formación de órganos fotosintéticos, lo que se asocia a una alta competitividad por la luz, que es uno de los factores más utilizados para explicar su rápido incremento de tamaño y parte de las diferencias en las tasas de reposición foliar (Putz y Mooney, 1991). De hecho, estas plantas contribuyen con una gran proporción de la hojarasca en las selvas tropicales (Gentry, 1983).

C. elatior mostró una relación positiva entre la longitud del tallo y el número de hojas totales que parece contrastar con el comportamiento asintótico de producción foliar registrado entre palmas adultas de diferentes categorías de tamaño, sin embargo, lo que está indicando es la vida larga de las hojas. Esto significa que en una trepadora con 13 hojas, por ejemplo, la hoja de mayor edad puede tener alrededor de 4 años si consideramos que un adulto promedio produce una hoja cada 111 días (3.7 meses). Esta larga permanencia puede favorecer la recuperación del elevado gasto energético que canalizan las trepadoras del sotobosque hacia sus tejidos fotosintéticos, los cuales constituyen las fuentes principales de reservas (Jayasekara y Jayasekara, 1995). En la palma *A. mexicanum* se encontró que los adultos con copas significativamente más pequeñas que el promedio de la población tienen una mayor probabilidad de morir (Piñero *et al.*, 1984), debido posiblemente a que una menor área foliar afecta negativamente su capacidad para captar luz y nutrirse (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Reproducción

C. elatior florece de febrero a junio, este periodo corresponde principalmente a la época de secas y al inicio de la de lluvias. En la selva de Los Tuxtlas, el pico de floración ocurre durante la temporada de secas (Carabias-Lillo y

Guevara-Sada, 1985), en la que también florecen otras especies de palmas como *A. mexicanum*, *Bactris mexicana*, *C. ernesti-augusti*, *C. pinnatifrons* y *Desmoncus ferox* (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1996). En ausencia de precipitación, las flores son una fuente importante de agua y néctar para los polinizadores, de esta manera, la mayor frecuencia de éstos en las estructuras florales aumentará las probabilidades de cruzamiento entre los individuos de una especie. Asimismo, esta temporada es propicia para el transporte de polen de plantas con polinización anemófila (Morellato y Leitao-Filho, 1996) y es posible que la precipitación inminente favorezca el desarrollo y la maduración de los frutos.

Bawa y sus colaboradores (1985) propusieron que las palmas del género *Chamaedorea* son polinizadas por viento. *C. pinnatifrons* y *C. elatior* pertenecen a un subgénero integrado por 26 especies (Hodel, 1992) cuyas flores estaminadas tienen aberturas laterales entre los pétalos, los cuales están unidos por el ápice (Aguilar, 1986; Henderson, *et al.*, 1995). En un estudio sobre biología reproductiva de *C. pinnatifrons*, Listabarth (1992) observó que unos pequeños insectos conocidos comúnmente como "thrips" (Thysanoptera) entran a las flores estaminadas por las hendiduras laterales, provocando la salida del polen y favoreciendo su transporte a través del viento. Por lo que este tipo de sistema se denominó "polinización por viento inducida por insectos" (Henderson, 1995). En el caso de *C. elatior* se desconoce el mecanismo de polinización, sin embargo, la presencia de polen pegajoso y flores olorosas parecen indicar algún tipo de zoofilia (Henderson, 1986; Oyama, 1997).

En esta población, *C. elatior* mostró un patrón de floración anual. Esta periodicidad se ha reportado con mayor frecuencia en especies que florecen durante la época de secas o que alcanzan el dosel de la selva, mientras que los patrones continuos o subanuales son más comunes en el sotobosque, donde las condiciones microclimáticas son relativamente más estables. En términos generales, Newstrom y sus colaboradores (1993) estudiaron la fenología de 173 especies en una selva centroamericana y encontraron que la floración es continua

en el 7% de los árboles, subanual en el 55%, anual en el 29% y supraanual en el 9%.

La producción temporal de inflorescencias involucra la expresión de factores ambientales y genéticos. Peters (1991) propuso que la variación anual en el comportamiento reproductivo de *Brosimum alicastrum* está determinada en gran medida por la disponibilidad de agua, y en *A. mexicanum* se asoció a la heterogeneidad de recursos lumínicos y la disponibilidad de nutrientes (Piñero y Sarukhán, 1982). En el caso de *C. elatior*, las semejanzas en la producción temporal de inflorescencias entre los machos y las hembras pueden indicar la acción de factores ambientales locales. Sin embargo, aunque en esta población, las palmas de ambos sexos mostraron un pico en la producción de inflorescencias en el mismo año (1996), por cada inflorescencia de las hembras se produjeron 1.62 con flores estaminadas, lo que puede señalar diferencias en el potencial reproductivo relacionadas al dimorfismo sexual, cuya regulación depende principalmente de ajustes internos a nivel individual.

Las diferencias en la producción de inflorescencias entre los cuatro eventos anuales consecutivos en que se estudió *C. elatior*, concuerdan parcialmente con la variación reportada para *C. pinnatifrons* (Ataroff y Schwarzkopf, 1992). En ésta, también se registró un pico en la productividad reproductiva, seguido por dos periodos de descanso en los que la planta produce un mínimo de inflorescencias, aunque se observó solamente en las hembras, mientras que los machos presentaron una producción máxima y constante durante los 3.5 años de muestreo. En *C. tepejilote* también se detectó una mayor productividad y constancia en los machos (Oyama, 1987; Otero, 1998), lo cual posiblemente señala menores restricciones a la reproducción en comparación con las hembras (Oyama, 1987), las cuales probablemente asignan más recursos a estructuras reproductivas, como ocurre en *C. pinnatifrons*, en la que la alta mortalidad de las yemas de las hembras se puede deber a una mayor asignación energética hacia las inflorescencias en desarrollo (Ataroff y Schwarzkopf, 1992).

En *C. elatior*, la similitud en la producción de inflorescencias entre individuos de diferentes tamaños contrasta con la información reportada para otras palmas. En *Calypstrogyne ghiesbreghtiana* se produjeron más inflorescencias a medida que aumentó el diámetro del tronco, el área foliar o la disponibilidad de la luz (Cunningham, 1997). *C. pinnatifrons* y *C. tepejilote*, también presentaron diferencias en la productividad con respecto al tamaño. La primera mostró inicialmente una producción constante que decreció en las plantas más grandes, mientras que en la segunda se observó una relación positiva inicial que posteriormente se mantuvo relativamente constante (Oyama, 1987; Ataroff y Schwarzkopf, 1992; Otero, 1998). El aumento inicial en la fertilidad puede interpretarse como un proceso de ganancia en energía lumínica a medida que los individuos ganan altura (Sarukhán *et al.*, 1984. Oyama, 1990), por lo que en este periodo la luz es un factor limitante en la producción de inflorescencias. En el caso de *C. elatior*, esta productividad se caracterizó por su constancia en todo el ámbito de tamaños de los individuos reproductivos, lo cual puede atribuirse a que ésta, como otras trepadoras, utiliza prioritariamente los recursos lumínicos captados para incrementar la longitud de su tallo y producir tejidos fotosintéticos (Putz, 1980; Gentry, 1983; 1985); y el desarrollo de estructuras reproductivas parece ocurrir cuando estas palmas han rebasado un tamaño umbral que permite captar luz de manera continua, y en estas condiciones, la productividad constante de inflorescencias puede estar regulada principalmente por factores intrínsecos.

En algunas palmas, la producción de inflorescencias se ha explicado en relación a la disponibilidad de reservas almacenadas. En *C. ghiesbreghtiana*, se explicó mediante el nivel de carbohidratos (Cunningham, 1997). La floración de esta especie concuerda con un descenso en las reservas, en cambio, un aumento de éstas provocó la formación de estructuras reproductivas a corto plazo. En este patrón, una inflorescencia se desarrolla cuando el almacenamiento de recursos excede un umbral, en tanto que permanece suprimida mientras las reservas sean escasas, manteniendo así un nivel relativamente estable de carbohidratos

acumulados. Asimismo, *Geonoma congesta*, *A. mexicanum* y *C. ghiesbreghtiana* suprimieron la producción de inflorescencias después de la remoción artificial de sus hojas (Mendoza *et al.*, 1987; Chazdon, 1991; Cunningham, 1997). La estrategia observada en estas palmas indica que almacenar recursos para la sobrevivencia, después de periodos de estrés, es una condición previa a la inversión en estructuras reproductivas. En *C. elatior*, la población está formada principalmente por individuos no reproductivos, mientras que sólo el 27% se reprodujo, lo cual también indica la prioridad de asignar recursos a la sobrevivencia, y posteriormente a la reproducción. Además, el crecimiento cuantioso que distingue a esta palma puede estar influyendo en la baja frecuencia de eventos reproductivos de esta trepadora (Gentry, 1991b). En algunos casos excepcionales, se encontraron individuos con inflorescencias y sin meristemo, los cuales permanecieron todavía dos años en pie, y antes de morir produjeron frutos maduros, lo cual puede evidenciar la capacidad de estas palmas para movilizar reservas almacenadas hacia estructuras reproductivas, como sugieren Oyama y Mendoza (1990) para *C. tepejilote*.

El límite superior de producción de inflorescencias también está restringido por la formación de hojas. En el ápice del tallo de *C. elatior*, se localiza el único meristemo de crecimiento, éste produce simultáneamente una hoja y una yema, que al desarrollarse dará origen a una inflorescencia, implicando que el desarrollo de estructuras reproductivas y de hojas puede ocurrir con la misma regularidad. En esta especie, se produjeron en promedio de 3 a 4 hojas y 0.224 inflorescencias anuales por individuo porque a pesar de que en promedio cada palma reproductiva produjo casi una inflorescencia al año, la mayoría de los individuos se reprodujeron sólo en uno de los cuatro posibles eventos. Por lo tanto el desarrollo de inflorescencias permanece distante del nivel máximo esperado de acuerdo con la disponibilidad de yemas. Sin embargo, la producción equitativa de inflorescencias y de hojas entre los adultos de diferentes tamaños parece señalar la existencia de una relación constante entre estos atributos. Comparativamente, las hembras de la palma *C. pinnatifrons* presentaron de 2 a 3 inflorescencias y 5

hojas en promedio al año, en este caso fue posible relacionar la mortalidad de las yemas axilares con el grado de desarrollo de las estructuras reproductivas presentes en la planta. A diferencia de los machos, los cuales parecen estar en el límite superior de producción, mostrando una inflorescencia por cada hoja (Ataroff y Schwarzkopf, 1992).

La producción de flores y de frutos de *C. elatior* muestra la importancia del dimorfismo sexual de esta palma dioica. La mayor productividad de los machos concuerda con los resultados encontrados para *C. pinnatifrons* (Ataroff y Schwarzkopf, 1992) y *C. tepejilote* (Oyama, 1987; Otero, 1998). En ésta, y en las hembras de *C. elatior*, la variación en el tamaño de las palmas parece ser independiente del número de flores producidas. En cambio, la relación positiva entre la producción floral de los machos y la longitud del tallo de *C. elatior* puede estar asociada al incremento de área foliar (estimada como hojas totales en pie) a medida que los individuos crecen, lo cual puede aumentar la captación de luz, generando una mayor producción de carbohidratos, esto permitiría la formación de inflorescencias más grandes, y por lo tanto, de mayor número de flores, causando la asociación positiva entre el tamaño y las flores. En este mismo sentido, el aumento de hojas totales conforme incrementa el tamaño de las hembras, puede explicar la mayor producción de frutos y el aumento de los eventos reproductivos a medida que estos individuos crecieron, lo que posiblemente indica una asignación diferencial de recursos en relación con el sexo de las palmas. Adicionalmente, la producción de flores estaminadas fue continua a través de los periodos anuales, mientras que el desarrollo de los frutos se caracterizó por su variabilidad temporal. Un comportamiento reproductivo similar se detectó en *C. pinnatifrons*. En ésta, las hembras presentaron un patrón de ciclos reproductivos, que inician con la producción consecutiva de tres yemas, las cuales completan su desarrollo; las siguientes cuatro no se desarrollan y un nuevo ciclo empieza con la octava yema. El ciclo completo dura aproximadamente 36 meses y origina una producción continua y limitada de frutos maduros en la población, la cual alcanza un pico de productividad máxima cada tres años. En *C. elatior*, la mayor proporción de frutos

en el año de 1996, no puede explicarse por la producción de inflorescencias de las hembras, la cual es temporalmente constante. De esta manera, para elaborar modelos predictivos de productividad reproductiva parece ser necesario considerar a nivel individual, la producción de infrutescencias en el año anterior (Cunningham, 1997) y las inflorescencias en desarrollo (Ataroff y Schwarzkopf, 1992).

En *C. elatior*, las fluctuaciones anuales en la producción de frutos pueden interpretarse como una evidencia del elevado costo que se requiere para producir frutos. Esta estrategia parece ser exitosa en especies con restricciones energéticas a la reproducción. La asignación limitada de recursos posiblemente es compensada con la gran inversión temporal que se requiere desde la formación de las yemas hasta la producción de inflorescencias, infrutescencias y frutos maduros. Este lento desarrollo, provoca un patrón reproductivo plurianual, en el que un mismo individuo puede presentar estructuras reproductivas de diferente edad y estado de desarrollo.

Estos ciclos reproductivos prolongados se relacionan con patrones de reproducción supra-anual, la cual se caracteriza por la variación en la intensidad reproductiva entre los años de mayor productividad, los que se alternan con periodos sin actividad reproductiva o con producción relativamente baja (Murawski, 1995). La población de *C. elatior* se reproduce anualmente, sin embargo, al analizar la periodicidad reproductiva individual es notorio que la mayoría de las palmas de ambos sexos produjeron inflorescencias o infrutescencias sólo en uno de cuatro eventos posibles. En *C. tepejilote*, este tipo de reproducción fue más frecuente en las hembras que en los machos, lo que se atribuye a una menor asignación de recursos a la producción de flores estaminadas en relación a la costosa inversión de las hembras para el desarrollo de los frutos. (Oyama, 1987). En esta especie, el 94% de los individuos se reprodujeron, mientras que en *C. elatior* sólo el 27% produjeron estructuras reproductivas, señalando que la limitación energética y el umbral fisiológico que se requiere para asignar recursos a la reproducción es mayor en *C. elatior*. En ésta,

la formación de inflorescencias e infrutescencias en un periodo reproductivo posiblemente causa una disminución en las reservas almacenadas, lo cual suprime la producción de inflorescencias hasta que se restablecen los recursos necesarios para el desarrollo de nuevas estructuras reproductivas (Oyama, 1987; Ataroff y Schwarzkopf, 1992; Cunningham, 1997).

Dinámica poblacional

En general, los modelos matriciales que se han elaborado suponiendo que las tasas de fecundidad y sobrevivencia a estadios específicos permanecen constantes a través del tiempo indican que las poblaciones de plantas en selvas húmedas cambian a velocidades lentas o se encuentran cerca de un equilibrio numérico ($\lambda=1$). En Veracruz se ha estudiado la dinámica de algunas poblaciones de plantas. Entre éstas, el valor de λ para *Astrocaryum mexicanum* varía entre 0.9890-1.0120 (Piñero, et al., 1984); de 0.9699 a 1.1232 para *Chamaedorea tepejilote* (Oyama, 1987); entre 0.9928-1.0346 para *Cecropia obtusifolia* (Álvarez-Buylla, 1994); de 1.0635 para *Brosimum alicastrum* (Peters, 1991); de 1.0085 para *Omphalea oleífera* (Palomeque, 1988); de 0.891 a 1.228 para *Aphelandra aurantiaca* (Calvo, 1989) y de 1.044 para *Chamaedorea elatior* (este trabajo).

Sin embargo, el ambiente en las selvas tropicales varía espacial y temporalmente, por lo tanto, es de esperarse que está dinámica influya en el crecimiento diferencial de las poblaciones. En *Cecropia obtusifolia* (Álvarez-Buylla, 1994) y *Calathea ovandensis* (Horvitz y Schemske, 1986) que son plantas demandantes de luz y en *Aphelandra aurantiaca* (Calvo, 1989), una especie tolerante a la sombra, se han reportado variaciones importantes en λ con respecto a la heterogeneidad ambiental causada por la formación de claros. En el caso de *Astrocaryum mexicanum*, la fecundidad, el crecimiento y la mortalidad aumentan al abrirse un claro en comparación con lo observado en las fases regenerativas maduras (Martínez-Ramos, et al., 1988). Sin embargo, estos cambios

demográficos no tienen efectos importantes sobre la dinámica poblacional de esta palma.

Las variaciones ambientales afectan de manera distinta a especies con diferentes propiedades demográficas. En las poblaciones de plantas con ciclos de vida cortos λ depende en mayor grado de la fecundidad y de la progresión en las etapas tempranas del ciclo de vida. Este es el caso de *Cecropia obtusifolia*, que depende de manera estricta de los claros para establecerse, crecer y reproducirse (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Por el contrario, en las poblaciones de plantas con ciclos de vida prolongados λ depende en mayor grado de la sobrevivencia en la etapa adulta. En estas poblaciones la probabilidad que tienen los individuos juveniles y preadultos de transitar al estadio adulto es pequeña puesto que las tasas de mortalidad son elevadas en las primeras fases del ciclo de vida y el crecimiento de los individuos es muy lento; como ocurre en *Astrocaryum mexicanum* (Martínez-Ramos, *et al.*, 1988).

En el caso de *C. elatior* será necesario evaluar la influencia de la variación espacial y temporal sobre el crecimiento poblacional y analizar la sensibilidad de esta especie a cambios en la sobrevivencia, el crecimiento y la fecundidad debido a que aún no hay predicciones teóricas ni de los efectos de la heterogeneidad ambiental, ni de los parámetros demográficos más importantes, en la dinámica poblacional de plantas trepadoras.

IV

Variación y estructura
genética de *C. elatior*

IV Variación y estructura genética de *C. elatior*

Introducción

La composición genética de los individuos, las poblaciones y las especies está determinada por procesos históricos y ecológicos. La variación genética y su estructuración espacio-temporal son atributos compuestos que pueden ser comparados entre poblaciones que difieren en historia y características ecológicas. Algunos de los procesos que determinan la estructura genética son el flujo de genes, la endogamia y la deriva génica, los cuales pueden ser inferidos mediante análisis de biología reproductiva y de variación isoenzimática (Hamrick, *et al.*, 1979; Loveless, 1992; Murawski, 1995).

Los marcadores isoenzimáticos han revelado que las poblaciones naturales tienen niveles sorprendentes de variación genética, siendo ésta la que determina el potencial para el cambio evolutivo de las especies (Hamrick y Godt, 1990). El mantenimiento de esta variación dentro y entre poblaciones de plantas se relaciona con atributos ecológicos y de historia de vida, de manera que las poblaciones de una especie pueden tener diferentes grados de variación genética (Hamrick, *et al.*, 1979; Loveless y Hamrick, 1984; Hamrick y Godt, 1990).

Loveless y Hamrick (1987), en un estudio de variación y diversidad genética de árboles tropicales, encontraron un resultado inesperado: las especies polinizadas por viento presentaron mayores niveles de diferenciación genética interpoblacional que los árboles polinizados por animales. A partir de esta evidencia, los estudios posteriores, aún escasos, sobre variación genética de plantas tropicales indican que debido a diferencias en densidad, dispersión y sistemas reproductivos entre poblaciones de selvas tropicales y de bosques

templados, no es posible predecir los niveles y distribución de la variación genética de las plantas tropicales a partir de los patrones reportados para especies de zonas templadas (Hamrick, *et al.*, 1992; Hamrick y Murawski, 1991; Hamrick, 1994a).

El conocimiento de los patrones espaciales y temporales de la variación genética en las poblaciones tropicales ayudará a entender los procesos de diversificación, especiación y adaptación en selvas tropicales. Fedorov (1966) y Ashton (1969) se basaron en percepciones diferentes, y a menudo contrastantes, acerca de las formas de reproducción y los patrones de flujo genético para explicar la especiación y la diversificación de los árboles tropicales. Fedorov (1966) propuso que la mayoría de las especies se autofertilizan, provocando endogamia; este modelo predice alta diferenciación entre las poblaciones y distribución aleatoria de la variación genética. Esta hipótesis es paralela a la teoría de balances alternados de Wright (1932, 1978). De acuerdo con ésta, se presenta una subdivisión de la población en grupos pequeños entre los cuales hay muy poco flujo génico, lo que produce diferenciación por deriva génica. En contraste, Ashton (1969) minimizó el efecto de la deriva, sugirió que, en la selvas, la mayoría de árboles tienen fertilización cruzada; este modelo predice mucha variación dentro de las poblaciones y que esta distribución está correlacionada con algunos parámetros ambientales (Bawa y O'Malley, 1987).

A pesar de las controversias generadas a partir de estos postulados, los estudios de variación isoenzimática de plantas tropicales incluyen algunas centenas de especies, entre éstas, la mayoría son árboles nativos de América Central (Hamrick, 1994a), además, las especies con baja densidad poblacional, que son los principales constituyentes de la diversidad en las selvas húmedas, están subrepresentadas en estos estudios. De manera que aún es difícil establecer generalizaciones sobre la variación y la estructura genética de especies tropicales. No obstante, las evidencias disponibles indican que los árboles tropicales y los de bosques templados presentan niveles similares y elevados de

variación genética, la cual reside principalmente dentro de las poblaciones, existiendo baja diferenciación entre éstas (Hamrick, 1994b).

Entre las investigaciones de variación y estructura genética poblacional de plantas que habitan en selvas húmedas mexicanas están incluidas las palmas *Astrocaryum mexicanum* (Eguiarte, 1990; Eguiarte *et al.*, 1992; 1993), *Chamaedorea tepejilote* (Otero, 1998) y *Desmoncus quasillarius* (Escalante *et al.*, 1998); y dos especies de árboles, *Cecropia obtusifolia* (Garay, 1991; Garay y Álvarez-Buylla, 1997; Álvarez-Buylla, *et al.*, 1996b), y *Psychotria faxlucens* (Pérez-Nasser, 1990; Pérez-Nasser, *et al.*, 1993). Las diferencias en algunos de los atributos ecológicos de estas especies fomentarán el establecimiento de patrones más representativos de los niveles y distribución de la variación genética para los taxa tropicales, los cuales contribuirán a entender los procesos de diversificación y especiación en las selvas húmedas. Asimismo, ésta es la motivación principal para analizar la variación y la estructura genética de *Chamaedorea elatior*, una palma trepadora que por su baja densidad poblacional puede constituir un componente representativo de muchas plantas que viven en la selva tropical húmeda.

En este contexto, los objetivos de este trabajo son: 1) estimar los niveles de variación genética poblacional de *Chamaedorea elatior*; 2) cuantificar la distribución de la diversidad genética dentro y entre poblaciones de *C. elatior*; 3) caracterizar la estructura genética de esta especie; 4) determinar los niveles de endogamia; 5) evaluar la diferenciación entre poblaciones de *C. elatior*; y 6) inferir la influencia de la endogamia, la deriva génica y el flujo de genes en la distribución de la variación genética de *C. elatior*.

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

IV Variación y estructura genética de *C. elatior*

Materiales y métodos

Se colectaron sistemáticamente tres pinas de la hoja más joven de 379 individuos de *C. elatior* distribuidos en 4 sitios, los cuales se denominaron Vigía 5, La Torre, Límite Norte y Santa Marta. En los tres primeros, localizados en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, se marcaron 175, 78 y 56 individuos, respectivamente. Y por último, se muestrearon 70 palmas en una población de la sierra de Santa Marta, Veracruz. Estas pinas se congelaron en nitrógeno líquido (-196°C) para su conservación y transporte al laboratorio, donde fueron almacenadas en un ultracongelador (-80°C).

Para estimar la variación genética dentro y entre poblaciones de *C. elatior* se utilizó la técnica de electroforesis horizontal en geles de almidón siguiendo los protocolos de Vallejos (1983), Soltis y Soltis (1989), Wendel y Weeden (1989), Murphy y sus colaboradores (1990) y Kephart (1990). Para extraer las enzimas, las hojas se molieron en una mezcla formada por tres partes de la solución YO (Yeh y O'Malley, 1980) y una de Veg II (Cheliak y Pitel, 1984). La preparación de esta solución de extracción se especifica en el Apéndice 1. El tejido macerado se absorbió en papel filtro y se almacenó en el ultracongelador hasta su uso (entre 1 y 7 días).

Para obtener los genotipos de estas palmas se utilizaron 18 enzimas y tres sistemas de soluciones amortiguadoras 1) sistema C (Stuber *et al.*, 1988), 2) sistema D (Stuber *et al.*, 1988) y 3) Sistema Morfolín-Citratos (Wendel y Weeden, 1989). 1) En el sistema C, la solución del electrodo contiene 0.19 M de ácido bórico y 0.04 M de hidróxido de litio, y para el gel (11.5%^{PN}) se usaron 9 partes de solución trizma base (0.05 M de trizma base y 0.007 M de ácido cítrico) y una

parte de la del electrodo. Las 10 enzimas que se resolvieron en este sistema son diaforasa (DIA; C. E. 1.6.99), glucosa 6 fosfato deshidrogenasa (G6PD; C. E. 1.1.1.49), glutamato deshidrogenasa (GDH; C. E. 1.4.1.3), esterasa (EST; C. E. 3.1.1.), leucina aminopeptidasa (LAP; C. E. 3.4.11.1), glutamato oxaloacetato transaminasa (GOT; C. E. 2.6.1.1), peroxidasa catódica (CPX; C. E. 1.11.1.7), peroxidasa anódica (APX; C. E. 1.11.1.7), rubisco (RUB; C. E. 4.1.1.39) y menadion reductasa (MNR; C. E. 1.6.99.2). 2) El sistema D consiste de una solución del electrodo de 0.07 M de L-Histidina y 0.007 M de ácido cítrico, y el gel (11.5%^{PV}) se preparó con una dilución 1:4 a partir de la solución del electrodo. Las 4 enzimas que se revelaron son malato deshidrogenasa (MDH; C. E. 1.1.1.37), fosfoglucomutasa (PGM; C. E. 5.4.2.2), enzima málica (ME; C. E. 1.1.1.40) y fosfoglucosa isomerasa (PGI; C. E. 5.3.1.9). 3) El sistema Morfolín-Citratos se basa en una solución del electrodo de 0.040 M de ácido cítrico y 0.068 M de N-3-aminopropil morfolina y el gel (12%^{PV}) se preparó con una dilución 1:19 de la solución del electrodo. Se revelaron 4 enzimas: fosfatasa ácida (ACPH; C. E. 3.2.3.2), fosfogluconato deshidrogenasa (6PGD; C. E. 1.1.1.44), isocitrato deshidrogenasa (IDH; C. E. 1.1.1.41) y sikimato deshidrogenasa (SDH; C. E. 1.1.1.25). En la mayoría de los casos, las fórmulas para la tinción de las enzimas (ver el Apéndice 1) fueron modificadas cuantitativamente hasta obtener la resolución óptima de cada locus.

Los niveles de variación genética dentro y entre las poblaciones de *C. elatior* fueron estimados con las frecuencias alélicas obtenidas a partir de los genotipos individuales analizados con el programa Biosys-1 (Swofford y Selander, 1981). A nivel intrapoblacional, se determinó: 1) el número de alelos por locus, A ; 2) el número efectivo de alelos por locus, A_e , el cual se obtuvo mediante la fórmula $A_e = 1/\sum p_i^2$ (Nei, 1987); 3) el porcentaje de loci polimórficos, P , se estimó al dividir el número de loci en los que la frecuencia del alelo más común no excede 0.95 entre el número total de loci (Hartl y Clark, 1989); 4) el número promedio de alelos por locus polimórfico, A_p ; 5) el número efectivo de alelos por locus polimórfico, A_{ep} ; 6) la heterocigosidad observada, H_o , se obtuvo contando directamente el número

individuos heterocigos por locus; 7) la heterocigosidad esperada, H_e , se calculó para cada locus polimórfico y cada subpoblación mediante la fórmula $H_e = 1 - \sum p_i^2$, donde p_i es la frecuencia de cada uno de los alelos presentes en el locus (Levene, 1949; Nei, 1987).

Los índices de fijación o coeficientes de endogamia, F , que miden el exceso de individuos homocigos debidos a apareamientos no al azar, se estimaron para cada uno de los loci polimórficos y cada sitio de muestreo con la fórmula $F = (H_e - H_o) / H_e$ (Wright, 1921). La significancia de las diferencias entre las frecuencias observadas y las esperadas en el equilibrio de Hardy-Weinberg se evaluó con $X^2 = F^2 N(k-1)$, $gl = [k(k-1)]/2$; N = tamaño de la muestra y k = número de alelos (Li y Horvitz, 1953).

Las desviaciones de las frecuencias genotípicas observadas con respecto a las esperadas en el equilibrio de Hardy-Weinberg para cada locus en cada subpoblación también se analizaron con pruebas de X^2 de bondad de ajuste utilizando la fórmula de Levene (1949) y la corrección de Yates. La confiabilidad de esta prueba se reduce a medida que aumentan las clases genotípicas con bajas frecuencias esperadas (Sokal y Rohlf, 1981). Por lo tanto, para incrementar el grado de confianza se repitió la prueba reagrupando todos los genotipos en tres clases 1) los homocigos para el alelo más común, 2) los heterocigos para el alelo común y cualquier otro alelo y 3) cualquier otra combinación.

La diversidad genética, o la proporción de loci heterocigos esperados en un individuo seleccionado al azar, dentro y entre las poblaciones de *C. elatior* fue estimada para cada locus polimórfico en tres niveles, 1) la población total (H_T), 1) dentro de las subpoblaciones (H_S) y 3) entre las poblaciones (D_{ST} y G_{ST}). Donde $H_S = 1 - \sum \bar{p}_i^2$ representa la proporción de variación compartida entre las subpoblaciones; D_{ST} es la diversidad genética entre las subpoblaciones; G_{ST} es el coeficiente de diferenciación genética. Estos componentes son sumatorios (Nei, 1987), de manera que $H_T = H_S + D_{ST}$, y $G_{ST} = (H_T - H_S) / H_T = D_{ST} / H_T$. G_{ST} se aproxima a

1 si la mayor parte de la diversidad genética se distribuye entre las subpoblaciones, en cambio, si se acerca a 0 indica una baja diferenciación entre las subunidades.

Adicionalmente, los estadísticos F_{IS} , F_{ST} y F_{IT} (Wright, 1951) fueron calculados para caracterizar la estructura genética poblacional de *C. elatior* a tres niveles jerárquicos, individuos, subpoblaciones y la población total. F_{IS} y F_{IT} miden la reducción de individuos heterocigos dentro de una subpoblación y en la población total causados por apareamientos no al azar entre los individuos en relación a los heterocigos esperados si todos los apareamientos se realizaran al azar, y si además, la población no estuviera subdividida, respectivamente. F_{IS} y F_{IT} pueden tener valores negativos si hay exceso de heterocigos y positivos cuando hay exceso de individuos homocigos. Las diferencias significativas de cero, valor esperado en el equilibrio de Hardy-Weinberg, se determinaron mediante $X^2 = F^2 N(k-1)$, $gl = [k(k-1)]/2$, donde N = tamaño de la muestra y k = número de alelos (Li y Horvitz, 1953). F_{ST} mide la diferenciación entre las subpoblaciones; presenta valores entre 0 y 1, si las frecuencias alélicas son idénticas entre las subpoblaciones o cuando existen alelos alternativos fijos entre éstas, respectivamente. Las diferencias significativas entre los valores estimados y los esperados en el equilibrio se establecieron al calcular $X^2 = 2NF_{ST}(k-1)$, $gl = [(k-1)(s-1)]$; s = número de subpoblaciones (Workman y Niswander, 1970).

El grado de subdivisión entre las subpoblaciones también se evaluó con base en la significancia de la heterogeneidad de las frecuencias alélicas para cada locus mediante una prueba de X^2 para una tabla de contingencia de $M \times N$ utilizando la fórmula de Pearson, donde M es el número de poblaciones y N el número de alelos (Swofford y Selander, 1981).

La diferenciación entre pares de subpoblaciones se determinó con medidas de identidad y distancia genética de Nei (1972; 1978). La identidad genética estándar de Nei (1972) entre dos subunidades de la población se define como

$I = J_{xy} / (J_x J_y)^{1/2}$ donde J_{xy} es la probabilidad de escoger un par de alelos idénticos, uno de la subpoblación X y otro de la Y ($J_{xy} = \sum p_{ix} p_{iy}$). J_x y J_y son las probabilidades de escoger un par idéntico dentro de cada subpoblación ($J_x = \sum p_{ix}^2$ y $J_y = \sum p_{iy}^2$). Este parámetro fluctúa entre 1 y 0. La distancia genética (D) se estimó a partir de I, como $D = -\log_e I$ (Nei, 1978), cuyos valores van de 0 a infinito. Entre dos subpoblaciones, $I=0$ implica la ausencia de alelos compartidos entre éstas; mientras que $I=1$ y $D=0$ si ambas tienen idénticas frecuencias alélicas en todos los loci. Los promedios aritméticos de identidad genética de todas las combinaciones pareadas entre subpoblaciones se utilizaron para construir un dendrograma mediante el método de ligamiento promedio no ponderado, UPGMA (Sneath y Sokal, 1973).

El flujo de genes entre las subpoblaciones, Nm , se determinó de manera indirecta utilizando dos parámetros de diferenciación genética, F_{ST} y G_{ST} , mediante la fórmula $Nm = [(1/F_{ST} \text{ o } G_{ST}) - 1] / 4$ (Wright, 1951), asumiendo que el flujo de genes es alto si $Nm > 1$ (Wright, 1931; Slatkin, 1985). Estos parámetros generan la estimación más robusta de Nm (Slatkin y Barton, 1989), la cual permite deducir la magnitud de la dispersión de genes a partir de la distribución espacial de los alelos entre las subpoblaciones (Neigel, 1997).

IV Variación y estructura genética de *C. elatior*

Resultados

Variación genética

En total, se registraron 108 alelos en 31 loci que codifican para 18 enzimas en 253 palmas de cuatro poblaciones de *C. elatior*. Entre éstas, el número promedio de individuos analizados fue de 67 en Vigía 5, 38 en La Torre, 25 en Límite Norte y 33 en Santa Marta. Entre las enzimas, ocho mostraron un locus cada una, en siete (6PGD, PGI, MDH, RUB, LAP, PGM y MNR) se detectaron 2 loci y en las otras tres (ACPH, DIA y EST) se observaron 3 loci. En el caso de los alelos, el número varió entre las poblaciones y los loci. De éstos, nueve presentaron 3 alelos, y otros nueve loci poseen 4 alelos cada uno. Hay seis loci con 2 alelos, cinco tienen 5 alelos, se encontró un locus con 1 alelo y otro con 7 alelos. Entre las poblaciones, el número observado de alelos (A) por locus fue, en promedio, igual a 2.71, con un intervalo de 2.55 a 2.93. El valor más alto corresponde a Vigía 5, donde se detectaron 91 alelos; hay 86 en Santa Marta, 80 en Límite Norte y 79 en La Torre. Asimismo, el número efectivo de alelos (A_e) por población fluctuó entre 1.60 y 1.70, siendo en promedio de 1.63. En la mayoría de los loci, A_e fue menor que A , indicando que la diversidad alélica se debe a la presencia de alelos que se encuentran en bajas frecuencias y al predominio de un alelo en un locus entre las poblaciones. En el Cuadro 1 se presenta el tamaño de muestra y el número de alelos (A y A_e) para cada locus en las cuatro poblaciones de *C. elatior*.

Las frecuencias alélicas de los 31 loci para las cuatro poblaciones de *C. elatior* se presentan en el Cuadro 2. Estos valores revelaron un alto porcentaje de loci polimórficos. Entre todos los loci, únicamente DIA-3 y RUB-1 resultaron monomórficos en todas las poblaciones. En cada una de éstas, varía el número de

estos loci. De esta manera, se detectaron ocho loci monomórficos en La Torre, cinco en Límite Norte, cinco en Santa Marta y cuatro en Vigía 5. Mientras que hay once enzimas (ACPH, SDH, G6PD, GDH, MDH, PGI, PGM, APX, ME, MNR y EST) formadas únicamente por loci polimórficos. Estas enzimas incluyen 19 (86.36%) de los 22 loci que son polimórficos en las cuatro poblaciones. Entre

Cuadro 1. Tamaño de muestra (N), número observado de alelos (A) y número efectivo de alelos (A_e) en 31 loci de *C. elatior*. Se presentan los valores de las cuatro localidades: Vigía 5 (V5), La Torre (To), Límite Norte (LN) y Santa Marta (SM).

Locus	Poblaciones															
	V5				To				LN				SM			
	N				A				A_e							
ACPH-1	34	16	14	7	3	2	2	3	1.20	1.13	1.32	1.78				
ACPH-2	58	27	25	17	4	4	4	4	3.43	3.83	3.73	2.39				
ACPH-3	74	47	31	49	3	2	3	3	2.12	1.99	2.39	2.16				
6PGD-1	30	17	24	12	3	1	2	1	1.52	1.00	1.84	1.00				
6PGD-2	43	33	28	33	2	2	2	3	1.34	1.66	1.37	2.00				
IDH	50	29	26	31	2	1	2	2	1.37	1.00	1.70	1.84				
SDH	71	43	30	36	5	4	4	4	1.34	1.21	1.52	1.46				
G6PD	85	45	29	41	3	2	2	3	1.20	1.14	1.27	2.04				
GDH	65	42	25	39	3	3	3	3	2.59	2.54	1.72	2.16				
LAP-1	21	8	20	6	1	1	1	2	1.00	1.00	1.00	1.95				
LAP-2	100	47	31	43	2	2	2	2	1.35	1.50	1.41	1.62				
MDH-4	107	57	31	52	4	4	4	4	2.56	2.34	2.17	2.32				
MDH-5	105	56	30	56	7	6	5	5	1.48	1.32	1.47	1.78				
PGI-1	86	52	29	47	3	3	2	2	1.71	1.71	1.58	1.77				
PGI-2	83	50	25	44	2	3	2	4	1.21	1.13	1.32	1.94				
PGM-1	47	37	21	39	4	3	3	3	2.29	2.08	1.41	2.23				
PGM-2	71	45	33	43	4	5	3	3	1.81	1.77	1.43	1.15				
DIA-1	41	24	18	13	2	2	2	2	1.49	1.60	1.12	1.45				
DIA-2	36	14	21	26	4	1	2	4	1.34	1.00	1.15	1.44				
DIA-3	12	18	14	4	1	1	2	1	1.00	1.00	1.07	1.00				
GOT-2	100	57	33	51	3	2	2	2	1.24	1.09	1.09	1.06				
APX	104	57	33	53	4	3	4	4	2.35	2.18	2.27	3.02				
CPX	107	57	33	49	1	2	1	2	1.00	1.02	1.00	1.18				
RUB-1	104	57	33	51	1	1	1	1	1.00	1.00	1.00	1.00				
RUB-2	32	4	6	26	3	2	2	1	1.33	1.60	1.80	1.00				
ME	36	26	9	26	5	5	4	3	2.40	3.90	2.61	1.43				
MNR-1	24	27	15	5	2	3	4	2	1.60	1.62	2.09	1.92				
MNR-2	103	54	32	26	2	2	3	3	1.15	1.20	1.25	1.36				
EST-1	91	48	28	13	3	2	2	3	1.18	1.26	1.37	1.49				
EST-2	76	32	33	28	2	2	2	4	1.76	1.64	1.66	1.59				
EST-3	93	52	29	43	3	3	3	3	1.77	1.61	1.61	2.29				
Promedio	67.39	38	25.45	32.55	2.93	2.55	2.58	2.77	1.62	1.61	1.60	1.70				
Error estándar	±5.47	±2.93	±1.36	±2.93	±0.2	±0.2	±0.2	±0.2	±0.10	±0.13	±0.10	±0.09				

Cuadro 2. Frecuencias alélicas para 31 loci en cuatro poblaciones de *C. elatior* localizadas en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz.

Locus	alelos	Poblaciones			
		Vigía 5	La Torre	Límite Norte	Santa Marta
ACPH-1	1	0.912	0.938	0.857	0.714
	2	0.059	0.063	0.143	0.214
	3	0.029	0.000	0.000	0.000
	4	0.000	0.000	0.000	0.071
ACPH-2	1	0.198	0.204	0.260	0.118
	2	0.319	0.259	0.280	0.588
	3	0.371	0.333	0.320	0.235
	4	0.112	0.204	0.140	0.000
ACPH-3	5	0.000	0.000	0.000	0.059
	1	0.588	0.543	0.435	0.449
	2	0.351	0.457	0.468	0.510
6PGD-1	3	0.061	0.000	0.097	0.041
	1	0.100	0.000	0.354	0.000
	2	0.800	1.000	0.646	1.000
6PGD-2	3	0.100	0.000	0.000	0.000
	1	0.151	0.227	0.161	0.182
	2	0.849	0.742	0.839	0.667
IDH	3	0.000	0.030	0.000	0.152
	1	0.160	0.000	0.288	0.645
SDH	2	0.840	1.000	0.712	0.355
	1	0.007	0.023	0.017	0.000
G6PD	2	0.028	0.000	0.117	0.028
	3	0.042	0.047	0.067	0.083
	4	0.859	0.907	0.800	0.819
	5	0.063	0.023	0.000	0.069
	1	0.024	0.000	0.000	0.000
GDH	2	0.912	0.933	0.879	0.622
	3	0.065	0.067	0.121	0.317
	4	0.000	0.000	0.000	0.061
	1	0.323	0.345	0.140	0.474
LAP-1	2	0.500	0.500	0.740	0.487
	3	0.177	0.155	0.120	0.038
	1	1.000	1.000	1.000	0.583
LAP-2	2	0.000	0.000	0.000	0.417
	1	0.845	0.787	0.823	0.744
MDH-4	2	0.155	0.213	0.177	0.256
	1	0.224	0.219	0.210	0.212
	2	0.019	0.009	0.016	0.019
	3	0.542	0.588	0.629	0.596
MDH-5	4	0.215	0.184	0.145	0.173
	1	0.048	0.045	0.017	0.000
	2	0.029	0.009	0.033	0.018
	3	0.819	0.866	0.817	0.723
	4	0.019	0.000	0.000	0.000
	5	0.029	0.027	0.033	0.027
PGI-1	6	0.052	0.045	0.100	0.188
	7	0.005	0.009	0.000	0.045
	1	0.256	0.173	0.241	0.319
	2	0.721	0.740	0.759	0.681
	3	0.023	0.087	0.000	0.000

Cuadro 2. (continuación...)

PGI-2	1	0.904	0.940	0.860	0.693
	2	0.096	0.050	0.140	0.057
	3	0.000	0.010	0.000	0.114
	4	0.000	0.000	0.000	0.136
PGM-1	1	0.511	0.351	0.048	0.372
	2	0.415	0.595	0.833	0.551
	3	0.064	0.054	0.119	0.077
	4	0.011	0.000	0.000	0.000
PGM-2	1	0.211	0.200	0.167	0.035
	2	0.711	0.722	0.818	0.930
	3	0.056	0.056	0.015	0.035
	4	0.021	0.011	0.000	0.000
	5	0.000	0.011	0.000	0.000
DIA-1	1	0.793	0.750	0.944	0.808
	2	0.207	0.250	0.056	0.192
DIA-2	1	0.056	0.000	0.000	0.000
	2	0.042	0.000	0.071	0.058
	3	0.861	1.000	0.929	0.827
	4	0.042	0.000	0.000	0.038
	5	0.000	0.000	0.000	0.077
DIA-3	1	0.000	0.000	0.036	0.000
	2	1.000	1.000	0.964	1.000
GOT-2	1	0.015	0.000	0.000	0.029
	2	0.895	0.956	0.955	0.971
	3	0.090	0.044	0.045	0.000
APX	1	0.563	0.614	0.621	0.330
	2	0.313	0.254	0.197	0.377
	3	0.101	0.132	0.106	0.283
	4	0.024	0.000	0.076	0.009
CPX	1	1.000	0.991	1.000	0.918
	2	0.000	0.009	0.000	0.082
RUB-1	1	1.000	1.000	1.000	1.000
RUB-2	1	0.031	0.000	0.000	0.000
	2	0.859	0.750	0.333	1.000
	3	0.109	0.250	0.667	0.000
ME	1	0.014	0.077	0.000	0.058
	2	0.069	0.077	0.222	0.000
	3	0.569	0.346	0.556	0.827
	4	0.292	0.250	0.111	0.115
	5	0.056	0.250	0.111	0.000
MNR-1	1	0.000	0.037	0.067	0.000
	2	0.750	0.759	0.633	0.600
	3	0.250	0.204	0.267	0.400
	4	0.000	0.000	0.033	0.000
MNR-2	1	0.000	0.000	0.016	0.000
	2	0.932	0.907	0.891	0.846
	3	0.068	0.093	0.094	0.135
	4	0.000	0.000	0.000	0.019
EST-1	1	0.005	0.000	0.000	0.077
	2	0.918	0.885	0.839	0.808
	3	0.077	0.115	0.161	0.115
EST-2	1	0.000	0.000	0.000	0.018
	2	0.316	0.266	0.273	0.196
	3	0.684	0.734	0.727	0.768
	4	0.000	0.000	0.000	0.018
EST-3	1	0.694	0.750	0.759	0.593
	2	0.290	0.240	0.207	0.233
	3	0.016	0.010	0.034	0.174

los siete loci restantes restantes, IDH, DIA-2 y RUB-2 son polimórficos en tres localidades, 6PGD-1 en dos y LAP-1, GOT-2 y CPX en una población. Esta información se detalla en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Número de loci polimórficos* para 18 enzimas registradas en cuatro poblaciones de *C. elatior*. Se indica el número total de loci en cada enzima.

Enzima	Número de loci	Loci polimórficos por población			
		Vigía 5	La Torre	Límite Norte	Santa Marta
1) ACPH	3	3	3	3	3
2) 6PGD	2	2	1	2	1
3) IDH	1	1	0	1	1
4) SDH	1	1	1	1	1
5) G6PD	1	1	1	1	1
6) GDH	1	1	1	1	1
7) LAP	2	1	1	1	2
8) MDH	2	2	2	2	2
9) PGI	2	2	2	2	2
10) PGM	2	2	2	2	2
11) DIA	3	2	1	2	2
12) GOT	1	1	0	0	0
13) APX	1	1	1	1	1
14) CPX	1	0	0	0	1
15) RUB	2	1	1	1	0
16) ME	1	1	1	1	1
17) MNR	2	2	2	2	2
18) EST	3	3	3	3	3
Total	31	27	23	26	26

* Un locus se considera polimórfico cuando la frecuencia del alelo más común no exceda 0.95.

El porcentaje de loci polimórficos (P) promedio para *C. elatior* fue de 82.26, fluctuando de 74.19 en La Torre a 87.09% en Vigía 5. Entre éstos loci, el número promedio de alelos por locus polimórfico (A_p) para las cuatro poblaciones fue igual a 3.04, siendo 1.77 el número promedio efectivo de alelos por locus polimórfico (A_{ep}) entre las cuatro localidades de esta especie. Los valores de P, A_p y A_{ep} para cada uno de los sitios muestreados se presentan en el Cuadro 4.

La heterocigosidad esperada (H_e) para *C. elatior* fue mayor que la observada (H_o), señalando una deficiencia de individuos heterocigos. El valor promedio de H_e entre las poblaciones fue de 0.316, con un intervalo de 0.285 a

0.357, y el de H_o fue de 0.173 (0.156 a 0.210), siendo en la población Santa Marta donde se registraron los valores más altos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Variabilidad genética en 31 loci en cuatro poblaciones de *C. elatior*. Se presentan los promedios poblacionales del porcentaje de loci polimórficos¹ (P), el número de alelos por locus polimórfico (A_p), el número efectivo de alelos por locus polimórfico (A_{ep}), la heterocigosidad observada (H_o) y la heterocigosidad esperada² (H_e). Se indican los errores estándar.

Población	P(%)	A_p	A_{ep}	H_o	H_e
1) Vigía 5	87.09	3.19±0.23	1.71±0.11	0.156±0.029	0.309±0.036
2) La Torre	74.19	3.04±0.24	1.82±0.16	0.161±0.032	0.285±0.042
3) Límite Norte	83.87	2.81±0.18	1.71±0.11	0.165±0.027	0.314±0.036
4) Santa Marta	83.87	3.08±0.17	1.84±0.08	0.210±0.033	0.357±0.037

¹ Un locus se considera polimórfico cuando la frecuencia del alelo más común no excede 0.95.

² Los valores esperados en Hardy-Weinberg (H-W) se calcularon según el método no sesgado de Levene (1949).

A partir de las estimaciones de H_o y H_e se calcularon 102 índices de fijación a nivel de loci y un coeficiente de endogamia para cada uno de los cuatro sitios muestreados de *C. elatior* (Cuadro 5). Los heterocigos observados concuerdan con los esperados en Hardy-Weinberg en 40 loci. Entre éstos, sólo ACPH-2, 6PGD-2, MNR-1 y MNR-2 se encuentran en equilibrio en las cuatro localidades. En contraste, se detectaron deficiencias de heterocigos en 62 loci, cuyos índices de fijación fueron significativamente mayores de cero. De éstos, en cinco loci (ACPH-3, PGI-1, PGM-1, DIA-1 y EST-3) H_e fue mayor que H_o en todos los sitios de observación. Éstos difieren en el número de loci con déficit de heterocigos. De éstos, se registraron 22 (81.5%) en Vigía 5, 14 (60.9%) para La Torre, 11 (57.7%) en Santa Marta y 15 (42.3%) en Límite Norte. Sin embargo, los coeficientes de endogamia calculados para cada una de las localidades, a partir de las heterocigosidades promedio, fueron significativamente mayores de cero en todos los casos, sugiriendo un exceso de individuos homocigos en estas subpoblaciones de *C. elatior*.

Cuadro 5. Índices de fijación (F) para cada locus polimórfico en cuatro poblaciones de *C. elatior*. Las desviaciones significativas de las frecuencias observadas con respecto a las esperadas se denotan con asteriscos. *** P<0.001; ** P <0.01; * P<0.05.

Locus	Población			
	Vigía 5	La Torre	Límite Norte	Santa Marta
ACPH-1	1.00***	1.00***	0.44	0.09
ACPH-2	0.03	0.06	0.04	0.31
ACPH-3	0.41***	0.87***	0.73***	0.59***
6PGD-1	0.81***		0.73***	
6PGD-2	0.20	-0.13	0.35	0.22
IDH	1.00***		0.91***	0.86***
SDH	0.89***	0.73***	0.33	0.74***
G6PD	0.50***	-0.05	-0.12	0.48***
GDH	0.75***	0.49***	0.34	0.57***
LAP-1				0.68
LAP-2	0.35***	0.12	0.24	0.03
MDH-4	0.21*	0.27*	0.29	0.33**
MDH-5	0.47***	0.35**	0.28	0.52***
PGI-1	0.94***	0.95***	0.81***	0.81***
PGI-2	0.59***	-0.04	0.19	0.26
PGM-1	0.74***	0.90***	0.52*	0.59***
PGM-2	0.53***	0.70***	0.21	0.31*
DIA-1	0.49**	0.56**	1.00***	0.76**
DIA-2	0.78***		0.65**	0.63***
GOT-2	0.43***			
APX	0.50***	0.42***	0.73***	0.22
CPX				0.46**
RUB-2	0.63***	1.00*	1.00*	
ME	0.72***	0.40	1.00***	0.87***
MNR-1	-0.30	-0.24	0.26	-0.50
MNR-2	-0.07	-0.09	-0.09	-0.14
EST-1	0.35***	0.08	0.35	0.32
EST-2	0.21	0.45*	0.10	0.34
EST-3	0.56***	0.60***	0.64***	0.63***
F poblacional	0.49***	0.43**	0.47*	0.41**

Adicionalmente, estas desviaciones de H_0 con respecto a H_0 para cada locus se ratificaron casi totalmente con pruebas de X^2 de bondad de ajuste y mediante el análisis de los genotipos reagrupándolos en tres clases (Apéndice 2, Cuadro A).

Estructura genética

Las estimaciones de diversidad genética (Nei, 1973; 1987) para todos los loci polimórficos de la población de *C. elatior* se muestran en el Cuadro 6. La diversidad de genes en la población total (H_T) es moderadamente alta, siendo el promedio igual a 0.354, con un intervalo de 0.045 en el locus CPX a 0.719 en ACPH-2. La diversidad dentro de las subpoblaciones también es alta (promedio

Cuadro 6. Estadísticos de diversidad genética de Nei y de F de Wright para 29 loci polimórficos de *Chamaedorea elatior*. *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.

Locus	Diversidad genética				Estadísticos F		
	Hs	D _{ST}	H _T	G _{ST}	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}
ACPH-1	0.241	0.013	0.254	0.050	0.408***	0.438***	0.050*
ACPH-2	0.690	0.029	0.719	0.040	0.085	0.122	0.040***
ACPH-3	0.535	0.009	0.544	0.017	0.645***	0.651***	0.016*
6PGD-1	0.199	0.045	0.244	0.184	0.760***	0.804***	0.184***
6PGD-2	0.356	0.010	0.366	0.028	0.131	0.155	0.028*
IDH	0.284	0.113	0.397	0.284	0.909***	0.935***	0.284***
SDH	0.272	0.005	0.276	0.016	0.640***	0.646***	0.017*
G6PD	0.252	0.028	0.280	0.100	0.282***	0.351***	0.097***
GDH	0.544	0.028	0.572	0.049	0.552***	0.574***	0.049***
LAP-1	0.122	0.065	0.187	0.349	0.657***	0.777***	0.349***
LAP-2	0.317	0.003	0.320	0.009	0.161*	0.168*	0.009
MDH-4	0.573	0.002	0.574	0.003	0.267***	0.269***	0.003
MDH-5	0.332	0.008	0.340	0.024	0.412***	0.424***	0.020***
PGI-1	0.407	0.005	0.412	0.012	0.879***	0.881***	0.012
PGI-2	0.254	0.016	0.269	0.059	0.254***	0.298***	0.059***
PGM-1	0.481	0.052	0.533	0.098	0.700***	0.730***	0.097***
PGM-2	0.329	0.013	0.342	0.038	0.483***	0.503***	0.038***
DIA-1	0.280	0.011	0.290	0.036	0.630***	0.643***	0.037
DIA-2	0.173	0.008	0.180	0.042	0.683***	0.696***	0.040**
GOT-2	0.105	0.002	0.106	0.014	0.253***	0.267***	0.019**
APX	0.586	0.025	0.611	0.041	0.452***	0.474***	0.041***
CPX	0.042	0.003	0.045	0.061	0.407***	0.439***	0.053***
RUB-2	0.267	0.126	0.393	0.320	0.912***	0.940***	0.320***
ME	0.561	0.052	0.612	0.084	0.703***	0.728***	0.084***
MNR-1	0.440	0.011	0.451	0.025	-0.241	-0.210	0.025
MNR-2	0.190	0.002	0.192	0.010	-0.118	-0.108	0.009
EST-1	0.238	0.004	0.242	0.015	0.270***	0.281***	0.015
EST-2	0.398	0.003	0.401	0.008	0.261***	0.267***	0.007
EST-3	0.440	0.010	0.449	0.022	0.605***	0.614***	0.022**
Promedio	0.331	0.023	0.354	0.065	0.442***	0.479***	0.065***

de $H_S=0.331$), lo que indica que las cuatro localidades comparten una gran proporción de la variación total. La mayor estimación de H_S se registró en el locus ACPH-2 (0.690) y la menor en CPX (0.042). En todos los loci, H_S fue mayor que la diferenciación absoluta entre las subpoblaciones (D_{ST}), cuyo promedio fue de 0.023, con un intervalo de 0.002 a 0.126 (Cuadro 6). En *C. elatior*, el coeficiente de diferenciación relativa (G_{ST}) indica que entre las subpoblaciones se distribuye el 6.5% de la diversidad de genes, por lo tanto, la mayor parte de ésta (93.5%) se puede encontrar en cualquiera de los sitios de muestreo. Los valores de G_{ST} de Nei concuerdan con los de F_{ST} de Wright, los cuales variaron entre 0.016 en ACPH-3 y 0.349 en LAP-1. Las estimaciones de F_{ST} , F_{IT} y F_{IS} difieren significativamente de cero ($P<0.05$) en 21 (72.4%), 25 (86.2%) y 25 (86.2%) loci, respectivamente (Cuadro 6). Asimismo, al analizar el promedio de los 29 loci polimórficos para cada uno de estos tres estadísticos se detectaron diferencias altamente significativas ($P<0.001$) en la población de *C. elatior*. Estos resultados indican un exceso de individuos homocigos con respecto a los que se esperarían si los apareamientos ocurrieran al azar dentro de las subpoblaciones y en la población total; además revelan que el 6.5% de la varianza total de las frecuencias alélicas se debe a diferencias entre las subpoblaciones.

Al evaluar el grado de subdivisión entre los sitios, con una prueba de X^2 para una tabla de contingencia construida con el número de subpoblaciones y el de alelos, se encontró que la heterogeneidad de las frecuencias alélicas es altamente significativa (promedio: $X^2=872.8$, g. l.=231, $P=0.000009$). Adicionalmente, las identidades genéticas de Nei (1972) calculadas para cada una de las seis posibles comparaciones pareadas entre las subpoblaciones señalaron altos valores de similitud en las frecuencias alélicas (Cuadro 7), siendo el promedio de 0.958. Las mayores distancias genéticas se registraron en las tres combinaciones formadas entre Santa Marta y cualquiera de los tres sitios muestreados en la selva de la Estación (Cuadro 7). De éstos, Límite Norte presentó menor similitud con Vigía 5 y La Torre en relación a la que éstas dos subpoblaciones comparten entre sí (Figura 1).

Cuadro 7. Identities genéticas (Nei, 1972)¹ y distancias genéticas (Nei, 1978)² para los seis pares posibles de subpoblaciones de *C. elatior*. ¹Abajo de la diagonal; ²arriba de la diagonal.

Población	Vigía 5	La Torre	Límite Norte	Santa Marta
Vigía 5		0.004	0.027	0.039
La Torre	0.990		0.022	0.051
Límite Norte	0.966	0.969		0.061
Santa Marta	0.953	0.940	0.929	

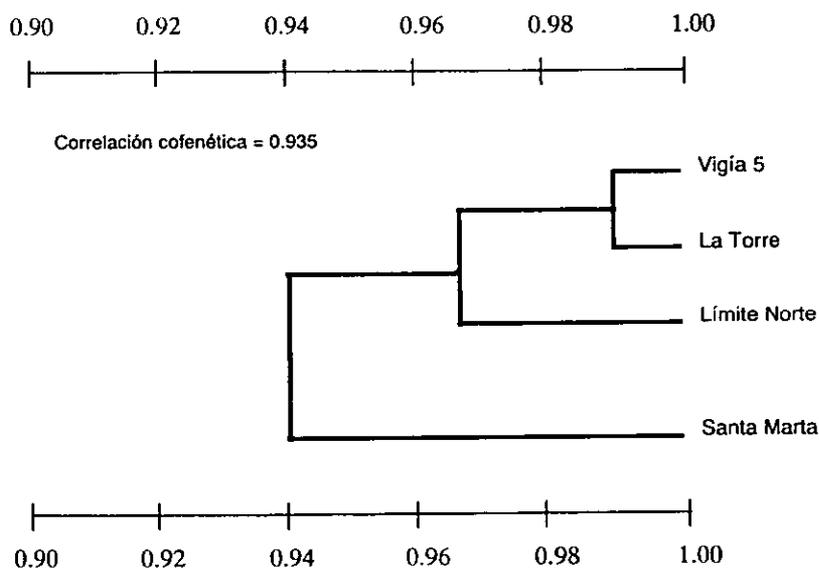


Figura 1. Dendrograma de identidad genética de Nei (1972), construido mediante UPGMA, para cuatro subpoblaciones de *C. elatior* en Los Tuxtlas, Veracruz.

Entre las subpoblaciones de *C. elatior*, el flujo de genes promedio estimado con los valores de G_{ST} y de F_{ST} de los 29 loci polimórficos fue de 3.60, en ambos casos; con valores que fluctúan desde 0.47 en el locus LAP-1 hasta 82.70 y 83.08 en MDH-4 (Cuadro 8).

Cuadro 8. Estimadores del flujo de genes entre cuatro subpoblaciones de *C. elatior* en Los Tuxtlas.

Locus	Nm (G _{ST})	Nm (F _{ST})
ACPH-1	4.79	4.75
ACPH-2	6.00	6.00
ACPH-3	14.63	15.38
6PGD-1	1.11	1.11
6PGD-2	8.70	8.68
IDH	0.63	0.63
SDH	15.00	14.46
G6PD	2.26	2.33
GDH	4.85	4.85
LAP-1	0.47	0.47
LAP-2	27.09	27.53
MDH-4	82.70	83.08
MDH-5	10.22	12.25
PGI-1	20.89	20.58
PGI-2	4.01	3.99
PGM-1	2.30	2.33
PGM-2	6.39	6.33
DIA-1	6.63	6.51
DIA-2	5.72	6.00
GOT-2	17.25	12.91
APX	5.82	5.85
CPX	3.85	4.47
RUB-2	0.53	0.53
ME	2.72	2.73
MNR-1	9.72	9.75
MNR-2	24.09	27.53
EST-1	15.95	16.42
EST-2	32.33	35.46
EST-3	11.36	11.11
Promedio	3.59	3.59

IV Variación y estructura genética de *C. elatior*

Discusión

Variación genética

C. elatior contiene mayores niveles de variación genética (especie: $P=83.87\%$, $A=3.48$, $A_e=1.64$ y $H_e=0.331$; población: $P=82.26\%$, $A=2.71$, $A_e=1.63$ y $H_e=0.316$) que los promedios reportados por Hamrick y Godt (1990) para 449 especies de plantas. Entre éstas, $P=50.5\%$, $A=1.96$, $A_e=1.21$ y $H_e=0.149$ a nivel de especie; y $P=34.2\%$, $A=1.53$, $A_e=1.15$ y $H_e=0.113$ a nivel población (Hamrick y Godt, 1990). Asimismo, al considerar solamente aquellos atributos ecológicos de las plantas que se han asociado con los máximos niveles generales de variación genética (Cuadro I) es posible notar que, en todos los casos, los promedios estimados para *C. elatior* son mayores.

Cuadro I. Características que se han asociado con los máximos niveles de variación genética para las plantas en general. Valores tomados de Hamrick y Godt (1990).

Atributos	Estimadores de la variación genética			
	P(%)	A	A_e	H_e
Categoría taxonómica:				
gimnospermas	57.7	1.93	1.21	0.160
Forma de vida:				
leñosas de vida larga	50.0	1.79	1.21	0.149
Extensión geográfica:				
amplia	43.0	1.72	1.23	0.159
Distribución regional:				
boreal-templada	64.5	2.08	1.25	0.184
Sistema reproductivo				
mixto-viento	54.4	1.99	1.28	0.198
Dispersión de semillas				
adhesión			1.20	
ingeridas				0.129
viento	42.9	1.70		
Modo de reproducción				
sexual	34.9	1.53	1.16	0.114
Estado sucesional				
tardío	43.9	1.67	1.19	0.133

Además, los niveles de variación genética reportados por Loveless y Hamrick (1987) para las ocho especies tropicales más polimórficas entre los árboles estudiados en la Isla Barro Colorado, Panamá, son en general, menores (promedios $P=65.6\%$, $A=2.02$, $A_e=1.48$ y $H_e=0.240$) que los de *C. elatior*. De estas plantas, sólo *Alseis blackiana*, un árbol bisexual polinizado por insectos y con dispersión anemófila, presenta mayor grado de variación genética ($P=89.7\%$, $A=2.64$, $A_e=1.78$ y $H_e=0.374$) que *C. elatior*.

Diversas condiciones experimentales pueden afectar los niveles de variación genética detectados mediante marcadores isoenzimáticos, por lo que sólo es recomendable realizar comparaciones si los genotipos fueron obtenidos con los mismos métodos (Nei, 1987; Hartl y Clark, 1989; Ward, *et al.*, 1992). En consecuencia, para validar un análisis comparativo de la variación genética de *C. elatior* se realizaron ensayos simultáneos, con métodos y criterios homogéneos para ésta y otras dos especies del género *Chamaedorea*, *C. tuerckheimii* y *C. tepejilote* (Luna y Oyama, datos no publicados). En esta última se registraron los valores más altos de variación ($A=2.86$, $P=90.69$, $H_e=0.41$) y en *C. tuerckheimii*, los menores ($A=2.37$, $P=64.10$, $H_e=0.25$). Este gradiente de variación genética puede explicarse por diferencias en algunos de los atributos ecológicos de estas palmas (Hamrick *et al.*, 1979; Loveless y Hamrick, 1984; Loveless, 1992), como distribución geográfica (Hodel, 1992; Henderson, 1995), densidad poblacional (Oyama, 1984; 1992), frecuencia de individuos y eventos reproductivos (Oyama 1987, 1990; ver Capítulo III), formas de vida (Aguilar, 1986; Hodel, 1992; Henderson, 1995) y por la influencia de la distribución espacial en la dispersión de semillas. No obstante, estas especies contienen mayores niveles de variación genética que los promedios reportados para las plantas en general, lo que, adicionalmente, puede atribuirse a la fecundación cruzada debida al dioicismo (Bawa, 1985) y a que son perennes de vida larga (Hodel, 1992).

De manera similar, en las 12 especies estudiadas del género *Stemonoporus* se observaron niveles de heterocigosidad excepcionalmente altos en relación con los de otros árboles tropicales (Murawski, 1995). Estos valores, que fluctúan entre 0.159 y 0.509 (promedio 0.301), resultan sorprendentes debido principalmente a la distribución restringida de muchas de estas especies (Murawski y Bawa, 1994). El mantenimiento de estos elevados niveles de polimorfismo genético se ha atribuido a factores históricos, hibridación, grandes distancias de dispersión de polen, apomixis y retención de polimorfismos ancestrales (Murawski, 1995).

Estructura genética

La estructura genética depende de la interacción de diferentes factores y de su importancia en relación a la escala espacial (Heywood, 1991; Epperson, 1995; Epperson y Li, 1997). En *C. elatior*, a primera vista pareciera existir una contradicción entre los altos niveles de variación genética y los de endogamia, y entre ésta y la baja diferenciación entre subpoblaciones, la cual indica flujo abundante de genes. Sin embargo, estos patrones estructurales pueden ser explicados por diferentes factores que varían en importancia dependiendo de la escala espacial.

En *C. elatior*, los altos niveles de endogamia ($F_{IS}=0.442$) señalan restricciones en la dispersión de genes. Asimismo, la mayoría de los árboles tropicales presentan elevadas tasas de fecundación cruzada generadas por el dioicismo o la autoincompatibilidad individual (Bawa, *et al.*, 1985; Murawski, 1995), lo que se ha asociado con bajos niveles de endogamia (Hamrick *et al.*, 1979; Loveless y Hamrick, 1984; Loveless, 1992). Sin embargo, la baja densidad de individuos reproductivos y la dispersión limitada de las semillas pueden generar altos niveles endogamia y estructuración genética a escala fina (patrones genéticos no azarosos) dentro de las subpoblaciones (Falconer, 1981; Bawa y O'Malley, 1987; Hamrick y Godt, 1990; Hamrick, 1994a; Foster y Sork, 1997;

Kaufman *et al.*, 1998). Adicionalmente, Stacy y sus colaboradores (1996) encontraron que la distancia de flujo efectivo de polen se incrementa si los árboles en floración se encuentran muy separados entre sí; por el contrario, la mayoría de los apareamientos ocurrieron entre vecinos cercanos si los individuos en floración estaban agrupados. Actualmente, existen pocos estudios sobre los efectos de los mecanismos de dispersión de semillas en la estructura genética poblacional de plantas tropicales (Hamrick, 1994; Nason, *et al.*, 1996). Entre éstos, Hamrick y sus colaboradores (1993) encontraron que los árboles conoespecíficos cercanos comparten más alelos en común, de manera que están más estrechamente relacionados entre sí, en comparación con los individuos separados por mayores distancias. En *C. elatior* se registraron menores niveles de endogamia que en *C. tepejilote* ($F_{IS}=0.482$), a pesar de que ésta presenta densidad elevada de individuos reproductivos y por lo tanto mayores probabilidades de apareamientos azarosos; estos resultados sugieren que en *C. tepejilote* existe gran estructuración genética a escala fina probablemente debida a la menor eficiencia de la polinización por viento y a la dispersión limitada de una gran cantidad de semillas emparentadas entre sí, las cuales al crecer determinan que los apareamientos entre individuos cercanos generen progenie endogámica; como ocurre en el árbol *Platypodium elegans* (Hamrick, *et al.*, 1993). En el caso de *C. elatior*, el déficit de apareamientos al azar detectado mediante el exceso de homócigos puede explicarse por la baja frecuencia de individuos y de eventos reproductivos en los sitios muestreados (Capítulo III). En comparación con *C. tepejilote*, los menores niveles de endogamia registrados en *C. elatior* posiblemente indican menor similitud genética a medida que aumenta la distancia entre palmas reproductivas, lo que aunado a la reproducción individual supraanual (Capítulo III) disminuye las probabilidades de que los mismos individuos se reproduzcan en años consecutivos, favoreciendo los apareamientos entre diferentes palmas durante los eventos reproductivos anuales de la población, lo cual aumentará la variación genética entre las semillas producidas en un mismo periodo reproductivo y entre diferentes años (Loveless, 1992). La distribución espacial de los genotipos

individuales de *C. elatior* requiere ser evaluada para determinar la estructura genética a escala fina y su relación con la endogamia detectada en esta especie.

La distribución de la variación genética de *C. elatior* concuerda con los patrones generales reportados para muchas especies de plantas tropicales. De esta manera, la mayor parte de la variación se encuentra dentro de los sitios muestreados y sólo una pequeña fracción (6.5%) se distribuye entre éstos (Hamrick y Godt, 1990; Loveless, 1992; Hamrick, 1994). Asimismo, la diversidad genética registrada dentro de cada sitio de muestreo (33.1%) constituye una muestra representativa de la diversidad total de *C. elatior* (35.4%). Esta estructura puede atribuirse a factores que intensifican la supervivencia o la multiplicación de genes, tales como la perennidad y la reproducción repetitiva; y que promueven el flujo de genes, como la fecundación cruzada y, posiblemente, polinización mediada por agentes bióticos (ver Capítulo III).

Los bajos niveles de diferenciación entre las subpoblaciones de *C. elatior* se asocian con un cuantioso flujo de genes ($Nm=3.59$). Recientemente, las estimaciones indirectas de dispersión de genes en las selvas tropicales demuestran que el flujo de polen mediado por agentes bióticos se realiza a mayores distancias que las esperadas para este mecanismo de polinización (Loveless y Hamrick, 1987; Eguiarte, *et al.*, 1992; Hamrick, 1994; Murawski, 1995; Kaufman, *et al.*, 1998). En contradicción a lo que ocurre en las zonas templadas, Loveless y Hamrick (1987) reportaron mayor diferenciación entre poblaciones de árboles tropicales con polinización anemófila que en las especies polinizadas por animales. Estos últimos también constituyen medios de fertilización más eficientes que el viento para aquellas plantas tropicales cuya densidad poblacional es baja (Loveless y Hamrick, 1987; Hamrick, *et al.*, 1992; Hamrick, 1994a). Incluso, Gentry (1991b), asumiendo la ausencia de polinización anemófila entre las lianas, consideró que este sistema de transporte de polen sería desventajoso para estas plantas debido a las grandes distancias entre individuos conespecíficos. En el caso de los árboles tropicales, la densidad de individuos reproductivos también es

baja y la polinización por animales se ha observado en la mayoría (96.4 al 100%) de las especies estudiadas (Bawa, *et al.*, 1985; Bawa, 1990). En muchas especies del género *Ficus*, las evidencias recientes indican que las avispas polinizadoras recorren distancias tan grandes que todos los individuos conespecíficos de la Isla Barro Colorado pueden formar una unidad reproductiva (Nason, Herre y Hamrick, datos no publicados: ver Murawski, 1995). Asimismo, aunque la eficiencia de la dispersión de polen a grandes distancias puede disminuir en poblaciones con muy bajas densidades, Stacy y sus colaboradores (1996) encontraron que aún en estas especies se realizan polinizaciones entre individuos separados por grandes distancias. Estos resultados ayudan a explicar la escasa diferenciación genética entre las subpoblaciones y la mayor distribución de la variación genética a nivel intrapoblacional reportados en las revisiones sobre árboles de selvas tropicales. Comparativamente, *C. tepejilote*, una especie polinizada por viento (Otero, 1998) y con alta densidad de individuos reproductivos (Oyama, 1987), presentó menor flujo de genes (1.49) y mayor diferenciación entre sitios (14.3%), que *C. elatior*. Estas diferencias estructurales también parecen sugerir, al menos en estas condiciones, una menor eficiencia de la polinización anemófila en el sotobosque, donde la humedad elevada y la vegetación densa, que puede interceptar el polen y constituir una barrera física para las corrientes de viento, pueden restringir el movimiento de polen por aire. En *C. elatior*, probablemente la distribución espacial de los individuos reproductivos, la polinización zoófila y la reproducción individual supraanual promuevan el transporte de polen a grandes distancias y disminuyan las fertilizaciones entre individuos cercanos evitando la diferenciación entre las subpoblaciones y reduciendo los efectos de la deriva génica. La baja diferenciación, las elevadas identidades genéticas y la proximidad física entre los tres sitios muestreados de *C. elatior* en la selva de Los Tuxtlas indican que éstos funcionan como una unidad reproductiva o población genética.

VI

Literatura citada

VI Demografía y genética de *C. elatior*

Literatura citada

- Aguilar, A. R. 1986. El género *Chamaedorea* Willd (Palmae) en el estado de Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Veracruzana, México.
- Álvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Álvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* **143**: 155-191.
- Álvarez-Buylla, E. y Martínez-Ramos, M. 1992. The demography of a neotropical pioneer tree: an evaluation of the pioneer-climax paradigm. *Journal of Ecology* **80**: 275-290.
- Álvarez-Buylla, E., Chaos, A., Piñero, D. y Garay, A. 1996a. Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: patch dynamics, seed dispersal, and seed banks. *Evolution* **50**: 1155-1166.
- Álvarez-Buylla, E., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. y Martínez-Ramos, M. 1996b. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 387-421.
- Ashton, P. S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of Linnnean Society* **1**: 155-196.
- Ataroff, M. y Schwarzkopf, T. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* **92**: 250-256.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**: 399-422.

- 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.
- Bawa, K. S. y O'Malley, D. M. 1987. Estudios genéticos y de sistemas de cruzamiento en algunas especies arbóreas de bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical* **35**: 177-188.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- Bongers, F., Pompa, J., Meave, J. y Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* **74**: 55-80.
- Broschat, T. K. y Donselman, H. 1986. Effects of several plant growth substances on height, flowering, and lateral shoot development of *Chamaedorea seifritzii*. *Principes* **30**: 135-137.
- Bullock, S. H. 1980. Demography of an under-growth palm in littoral Cameroon. *Biotropica* **12**: 247-255.
- Calvo, L. M. 1989. Demografía y dinámica de poblaciones de *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Carabias-Lillo, J. y Guevara-Sada, S. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En Gómez-Pompa, A. y del Amo, S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alhambra Mexicana, México. 27-66.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models. Construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Inc., EUA.
- Chabot, B. F. y Hicks, D. J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 229-259.
- Chazdon, R. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understory palm. *Journal of Ecology* **79**: 1137-1146.
- Cheliak, W. M. y Pitel, J. A. 1984. Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. Information Report PI-X-42. Petawa National Forestry Institute, Berkeley, EUA.

- Clark, D. A. 1994. Demography of La Selva plants. En McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenheide, H. A. y Hartshorn, G. S. (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago University Press, EUA.
- Conkle, M. T., Hodgskiss, P. D., Nunnally, L. B. y Hunter, S. C. 1982. Starch gel electrophoresis of conifer seeds: a laboratory manual. General Technical Report PSW-64. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service. Department of Agriculture, EUA.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En Gómez-Pompa, A. y del Amo, S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alhambra Mexicana, México. 103-128.
- Corner, E. J. H. 1954. The evolution of tropical forests. En Huxley, J., Hardy, A. C., y Ford, E. B. (eds.). *Evolution as a process*. Humanities, EUA. 34-46.
- Cunningham, S. A. 1997. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia* 111:36-44.
- De Steven, D. 1989. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of a panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology* 77: 579-596.
- De Steven, D., Windsor, D. M., Putz, F. E., De Leon, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19: 342-356.
- Del Amo, S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En Gómez-Pompa, A. y del Amo, S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alhambra Mexicana, México. 79-91.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Revista de Biología Tropical* 35: 119-131.
- Eguiarte, L. E. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Doctorado, Centro de Ecología y Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Eguiarte, L. E., Pérez-Nasser N. y Piñero, D. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69: 217-228.
- Eguiarte, L. E., Burquez, A., Rodríguez, J., Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. y Piñero, D. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective

- population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution* **47**: 75-87.
- Epperson, B. K. 1995. Fine-scale spatial structure: correlations for individual genotypes differ from those for local gene frequencies. *Evolution* **49**: 1022-1026.
- Epperson, B. K. y Li, T.-Q. 1997. Gene dispersal and spatial genetic structure. *Evolution* **51**: 672-681.
- Escalante, S., Orellana, R., Montaña, C. y Eguiarte, L. 1998. Estudio demográfico de *Desmoncus quasillarius* Bartlett (Arecaceae) en el sur de Quintana Roo, México. Séptimo congreso latinoamericano de botánica y XIV congreso mexicano de botánica. Sociedad Botánica de México, México.
- Falconer, D. S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Longman, Inglaterra.
- Farmer, R. E. 1964. Sex ratio and sex-related characteristics in eastern cottonwood. *Silvae Genetics* **13**: 116-118.
- Fedorov, A. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *Journal of Ecology* **54**: 1-11.
- Foster, P. y Sork, V. 1997. Population and genetic structure of the west african rain forest liana *Ancistrocladus korupensis* (Ancistrocladaceae). *American Journal of Botany* **84**: 1078-1091.
- Garay, A. A. 1991. Montaje de un sistema de loci polimórficos para una especie arbórea neotropical *Cecropia obtusifolia*. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Garay, A. A. y Álvarez-Buylla, E. 1997. Isozyme variation in a tropical pioneer tree species (*Cecropia obtusifolia*, Moraceae) with high contents of secondary compounds. *Biotropica* **29**: 280-290.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Larios, México.
- Gentry, A. H. 1983. Lianas and the "paradox" of contrasting latitudinal gradients in wood and litter production. *Tropical Ecology* **24**: 63-67.
- Gentry, A. H. 1985. An ecotaxonomic survey of panamanian lianas. En D'Arcy, W. y Correa, M. (eds.). *The botany and natural history of Panama*. Monographs in Systematic Botany. Missouri Botanical Garden, Volumen 10. 29-42.

- Gentry, A. H. 1991a. The distribution and evolution of climbing plants. En Putz, F. y Mooney, H. A. (eds.). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Inglaterra. 3-49.
- Gentry, A. H. 1991b. Breeding and dispersal systems of lianas. En Putz, F. y Mooney, H. A. (eds.). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Inglaterra. 393-423.
- Godt, M. J. W. y Hamrick, J. L. 1991. Genetic variation in *Lathyrus latifolius* (Leguminosae). *American Journal of Botany* **78**: 1163-1171.
- Hakim-Elahi, A. 1981. *Temporal changes in the population structure of the slender wildoat (Avena Barбата) as measured by allozyme polymorphism*. Tesis de doctorado. Universidad de Carolina, Davis, EUA.
- Hamrick, J. L. 1994a. Distribution of genetic diversity in tropical tree populations: implications for the conservation of genetic resources. En Lambeth, C. C. y Dvorak, W. (eds.). *Resolving Tropical Forest Resource Concerns Through Tree Improvement, Gene Conservation and Domestication of New Species*. Raleigh NC State University. En prensa.
- Hamrick, J. L. 1994b. Genetic diversity and conservation in tropical forests. En Drysdale, R. M., John, S. E. T. y Yapa, A. C. (eds.). *Proceedings International Symposium on Genetic Conservation and Production of Tropical Forest Tree Seed*. Asean-Canada Forest Tree Seed Centre.
- Hamrick, J. L., Linhart, Y. B. y Mitton, J. B., 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 173-200.
- Hamrick, J. L. y Loveless, M. D. 1986. Isozyme variation in tropical trees: procedures and preliminary results. *Biotropica* **18**: 201-207.
- Hamrick, J. L. y Godt, M. J. W. 1990. Allozyme diversity in plant species. En Brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L., Weir, B. S. (eds.). *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer Associates, EUA.
- Hamrick, J. L. y Murawski, D. A. 1991. Levels of allozyme diversity in populations of uncommon tropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* **7**: 395-399.
- Hamrick, J. L., Godt, M. W. y Sherman-Broyles, S. L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* **6**: 95-124.
- Hamrick, J. L., Murawski, D. A. y Nason, J. D. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio* **108**: 281-297.

- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Inglaterra.
- Hartl, D. L. y Clark, A. G. 1989. *Principles of population genetics*. Sinauer Associates, EUA.
- Hartshorn, G. 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra maculoba*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Tesis de Doctorado, Universidad de Washington, EUA.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review* 52: 221-259.
- Henderson, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, EUA.
- Henderson, A., Galeano, G. y Bernal, R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, EUA.
- Heywood, J. S. 1991. Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 335-355.
- Hodel, D. R. 1992. *Chamaedorea palms: the species and their cultivation*. Allen Press, EUA.
- Horvitz, C. C. y Schemske, D. W. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. En Estada, A. Fleming, T. H. (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. Junk Publishers, Holanda. 169-186.
- Ibarra-Manríquez, G. 1988. The palms of a tropical rain forest in Veracruz, México. *Principes* 32: 147-155.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca-Colín, S. 1987. *Listados florísticos de México. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Ibarra-Manríquez, G., Sánchez-Garfías, B. y González-García, L. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de México. *Biotropica* 23: 242-254.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca-Colín, S. 1996. Lista florística comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* 44: 427-447.

- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. y Nuñez-Farfán, J. 1997. La vegetación. En González, E., Vogt, R. y Dirzo, R. (eds.). *La historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. *Evolution* **23**: 1-27.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower?. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**: 347-391.
- Janzen, D. H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. En Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Inglaterra.
- Jayasekara, C. y Jayasekara, K. S. 1995. Photosynthetic characteristics of tropical tree species with special reference to palms. *Energy Conversion and Management* **36**: 919-922.
- Kaufman, S., Smouse, P. y Álvarez-Buylla, E. 1998. Pollen-mediated gene flow and differential male reproductive success in a tropical pioneer tree, *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae): a paternity analysis. *Heredity* **81**: 164-173.
- Kephart, S. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: a comparative analysis of techniques. *American Journal of Botany* **77**: 693-712.
- Kikuzawa, K. 1989. Ecology and evolution of phenological pattern, leaf longevity and leaf habit. *Evolutionary Trends in Plants* **3**: 105-110.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología. estudio de la distribución y la abundancia*. Harla, México.
- Lang, G. E. y Knight, D. H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* **64**: 1075-1080.
- Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**: 1-18.
- Levene, H. 1949. On a matching problem arising in genetics. *Annals of Mathematics and Statistics* **20**: 91-94.
- Li, C. C. y Horvitz, D. G. 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. *American Journal of Human Genetics* **5**: 107-117.

- Listabath, C. 1992. Insect-induced wind pollination of the palm *Chamaedorea pinnatifrons* and pollination in the related *Wendlandiella* sp. *Biodiversity and conservation* 1: 39-50.
- Lot-Helgueras A. 1976. La estación de biología tropical de Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental, México. 31-69.
- Loveless, M. D. 1992. Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forests* 6: 67-94.
- Loveless, M. D. y Hamrick, J. L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 65-95.
- Loveless, M. D. y Hamrick, J. L. 1987. Distribución de la variación en especies de árboles tropicales. *Revista de Biología Tropical* 35: 165-175.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alhambra Mexicana, México. 191-240.
- Martínez-Ramos M, Sarukhán J, Piñero D. 1988. The demography of tropical trees in the context of gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. En: Davy, A. J., Hutchings, M. J., Watkinson, A. R. (eds.). *Plant Population Ecology*. Blackwell, Oxford. 293-313.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.
- Mendoza, A., Piñero, D. y Sarukhan, J. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 75: 545-554.
- Milton, J. B. y Grant, M. C. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 479-499.
- Morellato, P. y Leitao-Filho, H. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern brazilian forest. *Biotropica* 28: 180-191.
- Murawski, D. A. 1995. Reproductive biology and genetics of tropical trees from a canopy perspective. En Lowman, M. D. y Nadkarni, N. M. (eds.). *Forest canopies*. Academic Press, EUA. 457-493.

- Murawski, D. A. y Bawa, K. S. 1994. Genetic structure and mating system of *Stemonoporus oblongifolius* (Dipterocarpaceae) in Sri Lanka. *American Journal of Botany* **81**: 155-160.
- Murphy, R. W., Sites, J. W., Buth, D. G. y Hauffler, C. H. 1990. Proteins I. Isozyme electrophoresis. En Hillis, D. M. y Moritz, C. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, EUA. 45-126.
- Nason, J. D., Aldrich, P. R. y Hamrick, J. L. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. En Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. (eds.). *Tropical Forest Remnants*. Chicago University Press, EUA. 304-320.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist* **106**: 283-292.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**: 583-590.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, EUA.
- Neigel, J. E. 1997. A comparison of alternative strategies for estimating gene flow from genetic markers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**: 105-128.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W., Baker, H. G. y Colwell, R. K. 1993. Diversity of long-term flowering patterns. En McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenehede, H. A. y Hartshorn, G. S. (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago University Press, EUA. 142-160.
- O'Malley, D. M. y Bawa, K. S. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* **74**: 1143-1149.
- Otero, A. 1998. Variación genética y biología reproductiva de *Chamaedorea alternans* mediante el uso de los marcadores moleculares (RAPDs) en la selva de "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Oyama, K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de *Chamaedorea tepejilote* (Palmae). Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Oyama, K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz (México). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology* **78**: 648-663.
- Oyama, K. 1992. Population structure of the dominant palm species in the understory of a mexican lowland rain forest. *Tropics* **2**: 23-28.
- Oyama, K. 1993. Conservation biology of tropical trees: demographic and genetic considerations. *Environment update* Número 1: 17-32.
- Oyama, K. 1997. Las plantas. *Chamaedorea tepejilote*. En González, E., Vogt, R. y Dirzo, R. (eds.). *La historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México. 107-109.
- Oyama, K. y Mendoza, A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* **22**: 119-123.
- Palomeque, R. 1988. Demografía y herbivoría en *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae). Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Peñalosa, J. 1983. Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica* **16**: 1-9.
- Peñalosa, J. 1985. Dinámica de crecimiento de lianas. En Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alhambra Mexicana, México. 147-169.
- Pérez-Nasser, N. 1990. Biología reproductiva y estructura genética de *Psychotria faxlucens* (Rubiaceae) en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Pérez-Nasser, N., Eguiarte, L. E. y Piñero, D. 1993. Mating system and genetic structure of the distylous tropical tree *Psychotria faxlucens* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* **80**: 45-52.
- Peters, C. M. 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study from *Brosimum alicastrum* in México. En Gómez-Pompa, A., Whitmore, T. C., Hadley, M. (eds.). *Rain forest regeneration and management*. UNESCO, Francia. 91-118.
- Piñero, D., Sarukhán, J. y González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **37**: 69-118.

- 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.
- Pompa, J. y Bongers, F. 1988. The effects of canopy gaps on growth and morphology of rain forest species. *Oecologia* **75**: 625-632.
- Primack, R. B., Ashton, P. S., Cahill, P. y Lee, H. S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, east Malaysia. *Ecology* **66**: 577-588.
- Putz, F. 1980. Lianas vs trees. *Biotropica* **12**: 224-225.
- Putz, F. 1983. Developmental morphology of *Desmoncus isthmius*, a climbing colonial, coccosoid palm. *Principes* **27**: 38-42.
- Putz, F. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* **65**: 1713-1724.
- Putz, F. y Mooney, H. A. 1991. *The biology of vines*. Cambridge University Press, Inglaterra.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. En Solbrig, O. T. (ed.). *Demography and evolution in plant populations*. Blackwell Scientific Publications. Inglaterra. 161-188.
- 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 Sarukhán, J. (eds.). *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Associates, EUA. 83-106.
- SAS Institute. 1996. *JMP, statistics and graphics guide*. Versión 3.1., SAS Institute, EUA.
- Selander, R. K., Caugant, D. A., Ochman, H., Musser, J. M., Gilmour, M. N. y Whittam, T. S. 1986. Method multilocus enzyme electrophoresis for bacterial population genetics and systematics. *Applications and Environmental Microbiology* **51**: 873-884.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* **14**: 235-250.

- Silvertown, J. W. 1987. *Introduction to plant population ecology*. Longman Scientific & Technical, Singapur.
- Silvertown, J. W. y Lovett-Doust, J. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications, EUA.
- Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 393-430.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. En Real, L. A. (ed.). *Ecological genetics*. Princeton University Press, EUA. 3-17.
- Slatkin, M. y Barton, N. H. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43: 1349-1369.
- Sneath, P. H. y Sokal, R. R. 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. Freeman, EUA.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman, EUA.
- Solbrig, O. T. 1980. Demography and natural selection. En Solbrig, O. T. (ed.). *Demography and evolution in plant populations*. Blackwell Scientific Publications, Inglaterra. 1-20.
- Solórzano, L. S. 1998. Variación morfológica de las estructuras reproductivas de las lianas de la Estación de Biología Chajul, Chiapas, y de la Estación de Biología Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Soltis, D. E. y Soltis, P. S. 1989. *Isozymes in plant biology*. Dioscorides Press, EUA.
- Soltis, D.E., Haufler, C.H., Darrow, D.C. y Gastony, C. J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *American Fern Journal* 73: 9-27.
- Soto, M. y Gama, L. 1997. Climas. En González, E., Vogt, R. y Dirzo, R. (eds.). *La historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México.
- Stacy, E. A., Hamrick, J. L., Nason, J. D., Hubbell, S. P., Foster, R. B. y Condit, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *The American Naturalist* 148: 275-298.
- Stuber, C. W., Wendel, J. M., Goodman, M. M. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays*). Technical Bulletin 286. North Caroline State University, EUA.

- Swofford, D. L. y Selander, R. K. 1981. *BIOSYS-1 (release 1.7): a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. User's manual*. Illinois Natural History Survey, EUA.
- Vallejos, E. 1983. Enzyme activity staining. **En** Tanksley, S. D. y Orton, T. (eds.). *Isozymes in plant genetics and breeding*. Part A. Elsevier, Holanda. 469-516.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, M. E., Huante, P., Barradas, V. y Toledo, J. R. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect seed germination. *Ecology* **71**: 1952-1958.
- Wallace, C. S. y Rundel, P. W. 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. *Oecologia* **44**: 34-39.
- Ward, D. R., Skibinski, O. F. D. y Woodwark, M. 1992. Protein heterozygosity, protein structure, and taxonomic differentiation. **En** Hecht, K. M. (eds.). *Evolutionary Biology*, Volume 26. Plenum Press, EUA. 73-159.
- Waterhouse, J. T. y Quinn, C. J. 1978. Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunninghamiana*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **77**: 73-93.
- Wendel, J. y Weeden, N. 1989. Visualization and interpretation of plant isozyme. **En** Soltis, D. E. y Soltis, P. S. (eds.). *Isozymes in plant biology*. Dioscorides Press, EUA.
- Werth, C. R. 1985. Implementing an isozyme laboratory at a field station. *Virginia Journal of Science* **36**: 53-76.
- Willson, M. 1983. *Plant reproductive ecology*. John Wiley & Sons, EUA.
- Workman, P. L. y Niswander, J. D. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the papago. *American Journal of Human Genetics* **22**: 24-49.
- Wright, S. 1921. Systems of mating. *Genetics* **6**: 111-178.
- Wright, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* **16**: 97-159.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, cross-breeding and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics* **1**: 356-366.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* **15**: 322-354.

Wright, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations. Volumen 4: Variability within and among natural populations*. University of Chicago Press, EUA.

Wyatt, R. 1989. A general protocol of starch gel electrophoresis. Manuscrito.

Yeh, F. C. H. y O' Malley, D. 1980. Enzyme variations in natural populations of Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mub.) Franco, from British Columbia. 1. Genetic variation patterns in coastal populations. *Silvae Genetica* 29: 83-92.

Zar, J. H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc., EUA.

Zarco-Espinosa, V. M. 1999. Patrones biogeográficos y filogeográficos del género *Chamaedorea* (Palmae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

VII

Apéndice

VII Apéndice. Demografía y genética de *C. elatior*

1

Fórmulas para la tinción de las enzimas analizadas en *Chamaedorea elatior*

AcPH (Fosfatasa ácida; C.E. 3.1.3.2) (Hakim-Elahi, 1981)

- Buffer 1 M NaAc pH 5.0	6 ml
- H ₂ O destilada	90 ml
- MgCl ₂ al 10%	1 ml
- α-Naftil acido fosfato (sal de sodio) 1%	3 ml
- Sal granate rápida GBC	150 mg

Incubar en la obscuridad a temperatura ambiente.

6-PGD (Fosfogluconato deshidrogenasa; C.E. 1.1.1.44) (Cheliak & Pitel, 1984)

- 0.2 M Tris-HCl pH 8.0	5 ml
- MgCl ₂ 1%	1 ml
- TPN	1 ml
- MTT	1 ml
- PMS	0.5 ml
- ácido 6-fosfogluconico (sal trisódica)	10 mg

IDH (Isocitrato deshidrogenasa; C.E. 1.1.1.42) (Modificado de Soltis *et al.*, 1983)

1)

- Ac. isocítrico, sal trisódica	200 mg
- 0.2 M Tris-HCl pH 8.0	25 ml
- 1 M MgCl ₂ o al 10%	1 ml
- TPN (=NADP) 1%	1 ml
- MTT 1%	0.5 ml
- PMS 1%	0.2 ml

2)

- Agar	0.36 g
- 0.2 M Tris-HCl pH 8.0	25 ml

Calentar hasta que hierva y se disuelva bien el agar.
Mezclar 1) y 2). Incubar en la obscuridad a 37° C.

SDH (Shikimato deshidrogenasa; C.E. 1.1.1.25) (Modificado de Werth, 1985)

1)

- 0.2 M Tris-HCl pH 8.0	25 ml
- MgCl ₂ (10%)	1 ml
- TPN (=NADP) 1%	1 ml
- MTT 1%	1 ml
- PMS 1%	0.5 ml
- Ac. shikímico	40 mg

2)

- Agar	0.36 g
- 0.2 M Tris-HCl pH 8.0	25 ml

Calentar hasta que hierva y se disuelva bien el agar.
Mezclar 1) y 2). Incubar en la obscuridad a 37°.

G-6PD (Glucosa 6-fosfato deshidrogenasa; C.E. 1.1.1.49) (Modificado de Soltis *et al.*, 1983)

- 1 M Tris-HCl pH 8.0	10 ml
- H ₂ O destilada	40 ml
- MgCl ₂ 1 M	1 ml
- TPN (=NADP) 1%	2 ml
- MTT o NBT al 1%	2 ml
- PMS 1%	1 ml
- Glucosa 6-fosfato, sal disódica	100 mg

Incubar en la obscuridad a 37° C.

GDH (Glutamato deshidrogenasa; C.E. 1.4.1.2) (Conkle *et al.*, 1982)

- L-Glutamic acid monosodium salt	1 g
- DPN (=NAD)	10 mg
- 1 M Tris-HCl pH 8.0	10 ml
- H ₂ O destilada	40 ml
- MTT 1% ó NBT 1%	1.5 ml
- PMS 1%	0.5 ml

Incubar en la obscuridad a 37°C

LAP (Leucina aminopeptidasa; C.E. 3.4.11.1) (Werth, 1985)

- Buffer 0.2 M Tris-maleato pH 5.2 50 ml
- L-lucina-b-naftilamida-HCl 2.5% 1 ml

Incubar en la obscuridad a 37° C durante 30 min.

Añadir:

- Fast black K salt 100 mg

Disuelto en 5 ml de H₂O destilada justo antes de teñir.

Incubar en la obscuridad a 37° C.

MDH (Malate dehydrogenase; C.E. 1.1.1.37) (Conkle, *et al.*, 1982)

- NAD (DPN) 10 mg
- 0.05 M Tris-HCl pH 8.0 75 ml
- DL-malato pH 7.0 5 ml
- NBT 1 ml
- PMS 0.5 ml

Incubar en la obscuridad.

PGI (Fosfoglucoasa isomerasa; C.E. 5.3.1.9) (Modificada de Conkle *et al.*, 1982)

- D-fructuosa-6-fosfato, sal disódica 25 mg
- 0.05 M Tris-HCl pH 8.0 50 ml
- Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (10u / ml) 3 ml
- 1 M MgCl₂ o al 10 % 1 ml
- TPN (=NADP) 1 % 1 ml
- MTT 1% 1 ml
- PMS 1% 0.5 ml

Incubar en la obscuridad a temperatura ambiente.

PGM (Fosfoglucomutasa; C.E. 2.7.5.1) (Soltis *et al.*, 1983)

- Glucosa-1-fosfato 75 mg
- Glucosa-1-fosfato 70 mg
- 1 M Tris-HCl pH 8.0 5 ml
- H₂O destilada 40 ml
- 1 M MgCl₂ 1 ml
- Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa 30 u
- TPN (=NADP) 1% 1 ml
- MTT 1% 1 ml
- PMS 1% 0.3 ml

Incubar en la obscuridad a temperatura ambiente.

DIA (Diaforasa; C.E. 1.6.99) (Cheliak & Pitel, 1984)

- 0.2 M Tris-HCl pH 8.0	50 ml
- MTT 1%	1 ml
- 2, 6 diclorofenol-indofenol	1 mg
- β NADH	26 mg

GOT (Glutamato oxaloacetato transaminasa; C.E. 2.6.1.1) (Wyatt, 1989)

- Pyridoxal 5-phosphate	4 mg
- Fast blue BB salt	150 mg
- 0.2 M Tris-HCl pH 7.0	50 ml
- Substrato GOT pH 7.0	5 ml

Incubar en la obscuridad a 37^o C.

APX (Peroxidasa anódica; C.E. 1.11.1.7) (Hakim-Elahi, 1981)

- 3-Amino-9-ethylcarbazole	50 mg
- Dimetilformamida	3.5 ml
- H ₂ O destilada	45 ml
- Peróxido de hidrógeno al 3%	0.5 ml
- Cloruro de calcio al 1%	1 ml
- 1 M de Acetato de sodio pH 5.0	2.5 ml

Incubar en la obscuridad a temperatura ambiente.

CPX (Peroxidasa catódica; C.E. 1.11.1.7) (Hakim-Elahi, 1981)

- 3-Amino-9-ethylcarbazole	50 mg
- Dimetilformamida	3.5 ml
- H ₂ O destilada	45 ml
- Peróxido de Hidrógeno al 3 %	0.5 ml
- Cloruro de Calcio al 1%	1 ml
- 1 M Acetato de Sodio pH 5.0	2.5 ml

Incubar en la obscuridad a temperatura ambiente.

RUB (Rubisco; C.E. 4.1.1.39)

Vaso 1:

- Naphtol blue black (NBB) 0.005 g

Vaso 2:

- Acido acético 5 ml
- Metanol 20 ml
- H₂O destilada 20 ml

Agregar la mezcla del vaso 2 al vaso 1. Agitar bien y vaciar sobre el gel.

- i) Incubar por UNA HORA a temperatura ambiente.
- ii) Quitar la solución del gel sin lavar éste,
- iii) Agregar una nueva mezcla del vaso 2
- iv) Hacer dos cambios más (de 60 min cada uno)

ME (Enzima málica; C.E. 1.1.1.40) (Modificado de Soltis *et al.*, 1983)

- 0.2 M Tris-HCl pH 8.0 40 ml
- 1 M DL-Malato pH 7.8 5 ml
- 1 M MgCl₂ 1 ml
- TPN (=NADP) 1% 1 ml
- MTT 1% 1 ml
- PMS 1% 0.2 ml

Incubar en la obscuridad a 30^o C.

MNR (Menadione reductase; C.E. 1.6.99.2) (Conkle *et al.*, 1982)

- 0.05 M Tris-HCl pH 7.0 75 ml
- β-NADH (forma reducida) 25 mg
- NBT 10 mg
- Menadione 25 mg

Incubar en la obscuridad a temperatura ambiente.

EST (Esterasa; C.E. 3.1.1.) (Modificado de Selander *et al.*, 1986)

- Fast blue RR salt 50 mg
- a-Naphthyl acetate 25 mg
- Acetona 2 ml

Disolver muy bien y añadir:

- Buffer de fosfatos 1M pH 6.0 5 ml
- H₂O destilada 45 ml

Incubar en la obscuridad a temperatura ambiente.

Fórmula para preparar la solución de extracción

Se prepara mezclando tres partes de la solución YO (Yeh y O'Malley, 1980) y una de Veg II (Cheliak y Pitel, 1984).

Solución YO

10 ml	solución Tris-ácido cítrico pH 7.0*
0.05 g	NADP (TPN)
0.05 g	NAD (DPN)
0.018 g	ácido ascórbico
0.034 g	EDTA disódico
0.10 g	suero de albúmina de bovino
0.33 ml	2-mercaptoetanol

Aforar a 100 ml con H₂O destilada.

Buffer Veg II

0.31 g	ácido bórico
2 ml	tergitol
2 g	PEG 8000
7 g	PVP 40
1 g	PVP 360
0.88 g	ácido ascórbico
0.2 g	NAD
0.1 g	suero de albúmina de bovino
0.005 g	piridoxal 5-fosfato
0.27 g	sacarosa
0.19 g	cisteína-HCl
0.66 ml	2-mercaptoetanol

Aforar a 100 ml con H₂O destilada y ajustar el pH a 7.1 con NaOH.

*Solución Tris-ácido cítrico

1.57 g	trizma base
0.83 g	ácido cítrico

Aforar a 100 ml con H₂O destilada y ajustar el pH a 7.0.

VII Apéndice. Demografía y genética de *C. elatior*

2

Cuadro A. Desviaciones de la frecuencia de heterócigos observados en relación a los heterócigos esperados en el equilibrio de Hardy-Weinberg para los loci polimórficos en cuatro subpoblaciones de *C. elatior*. Se presenta la significancia de las pruebas de ajuste, donde 1=índices de fijación; 2= χ^2 de bondad de ajuste y 3= χ^2 para tres clases genotípicas. *** P<0.001; ** P <0.01; * P<0.05.

Locus	Población											
	Vigia 5			La Torre			Límite Norte			Santa Marta		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
AcPH-1	***	***	***	***	**	---	ns	ns	---	ns	ns	ns
AcPH-2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
AcPH-3	***	***	***	***	***	---	***	***	***	***	***	***
6PGD-1	ns	ns	---	ns	ns	ns	ns	ns	---	ns	*	ns
IDH	***	***	---	---	---	---	***	***	---	***	***	---
SDH	***	***	***	***	***	***	ns	ns	ns	***	***	***
G6PD	***	***	***	ns	ns	---	ns	ns	---	***	*	***
GDH	***	***	***	***	***	***	ns	ns	ns	***	**	***
LAP-1	---	---	---	---	---	---	---	---	---	ns	ns	---
LAP-2	***	***	---	ns	ns	---	ns	ns	---	ns	ns	---
MDH-4	***	***	***	*	***	***	ns	***	***	**	***	***
MDH-5	***	***	***	**	***	***	ns	*	*	***	***	***
PGI-1	***	***	***	***	***	***	***	***	---	***	***	---
PGI-2	***	***	---	ns	ns	ns	ns	ns	---	ns	**	ns
PGM-1	***	***	***	***	***	***	*	*	ns	***	***	**
PGM-2	***	***	***	***	***	***	ns	ns	ns	*	ns	ns
DIA-1	**	**	---	**	*	---	***	**	---	**	*	---
DIA-2	***	***	***	---	---	---	**	ns	---	***	***	**
DIA-3	---	---	---	---	---	---	---	ns	---	---	---	---
GOT-2	***	***	***	---	ns	---	---	ns	---	---	ns	---
APX	***	***	***	***	**	***	***	***	***	ns	ns	ns
CPX	---	---	---	---	ns	---	---	---	---	**	*	---
RUB-2	***	***	**	*	ns	---	*	*	---	---	---	---
ME	***	***	***	ns	***	***	***	*	**	***	***	***
MNR-1	ns	ns	---	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	---
MNR-2	ns	ns	---	ns	ns	---	ns	ns	ns	ns	ns	ns
EST-1	***	*	**	ns	ns	---	ns	ns	---	ns	ns	ns
EST-2	ns	ns	---	*	*	---	ns	ns	---	ns	ns	ns
EST-3	***	***	***	***	***	***	***	***	**	***	***	***