



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"DINAMICA POBLACIONAL DEL ARBOL DE TILA
(*Ternstroemia tepezapote* Shcdlt.&Cham. Theaceae) EN EL
BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA DE STO. TOMAS
TEIPAN, OAXACA MEXICO."

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

RAFAEL EDUARDO POMPA VARGAS



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE TESIS: M. en C. IRENE PISANTY BARUCH



2004 FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Dinámica poblacional del árbol de Tila (Ternstroemia tepezapote Shcdlt.&Cham. Theaceae)
en el bosque mesófilo de montaña de Sto. Tomás Teipan, Oaxaca México."

realizado por Rafael Eduardo Pompa Vargas con número de cuenta 09519041-1

quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario M. en C. Irene Pisanty Baruch

Propietario Dr. Carlos Martorell Delgado

Propietario M. en C. Pedro Eloy Mendoza Hernández

Suplente M. en C. Mariana Hernández Apolinar

Suplente Biol. Ernesto Vicente Vega Peña

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Agradecimientos.

Quiero expresar mi agradecimiento a tantas personas que sería imposible ponerlas a todas.

Primeramente, quiero agradecer a mis padres que fueron quienes me dieron la gran oportunidad de compartir esta aventura que se llama vida.

A mi mamá Silvia, porque me enseñó que todas las metas que uno se fije pueden ser alcanzadas y porque en ella he visto esa gran característica de luchar contra la corriente y no darse por vencido. Muchas gracias mamá.

A mi papá Miguel, porque siempre ha sido para mí un ejemplo y me ha enseñado lo mucho que deja el estudio y porque definitivamente sigue siendo un héroe para mí.

A la familia Pompa-Rodríguez, por habernos dado tantas alegrías. A mi Carnis, por todo lo que hemos compartido desde niños y porque espero que nos veamos pronto para compartir todo lo que nos ha faltado.

A mi hermana Gaby, porque en ella veo un gran potencial, porque me ha hecho ver y recordar el camino que yo también anduve y porque espero que compartamos mas momentos juntos.

Quiero expresar el profundo agradecimiento que tengo hacia mi asesora Irene Pisanty, por la paciencia que ha tenido para conmigo, por enseñarme tantas cosas; por compartir y darme un espacio en su agitada agenda y porque definitivamente la considero una amiga. Gracias Irene. Al personal del INE, en especial a Clau Hoyos y a la Señora Gloria por su amabilidad y gran trabajo.

A Lety Merino, por invitarme también a participar en este proyecto y por todo todo lo que me ayudó en momentos difíciles. Por creer en mí y apostar en mi formación como profesionalista. Muchas Gracias Lety.

A mis sinodales, Carlos Martorell, por sus valiosos comentarios al trabajo. A Ernesto, por la ayuda en la estadística y por los comentarios que me han servido para cambiar mi visión ante la vida.

A todo el personal del Laboratorio Especializado de Ecología porque me brindaron su apoyo y la confianza en todo momento para sentirme como en mi casa. En especial quiero agradecer a Pedro por los comentarios a mi tesis y por todo el apoyo en el campo. A Mariana por los comentarios a este trabajo, por los consejos y apoyo que me brindó y por permitirme usar sus datos no publicados. A Tere Valverde por ser la gran persona que es y

por enseñarme, quizá sin querer, que la constancia y la disciplina pueden hacer a un gran investigador y un gran ser humano. A Paty Martínez por la ayuda en el campo, por los datos que tomó y por que sin su ayuda, seguramente este trabajo hubiera sido mucho mas difícil de terminar. A Ariel, por ser tan buen cuate.

Al Doctor Zenón Cano, porque definitivamente el fue quien me enseñó a apasionarme por la Ecología. A mis profesores de la carrera: Al. Dr. Luis Felipe Jiménez, al Prof. Ernesto Velásquez, por enseñarme lo maravilloso que es el mundo de las plantas. Y a todos lo profesores que encontré el la carrera.

A toda la comunidad de Santo Tomás Teipan por permitirme trabajar en su propiedad y por todo el apoyo recibido. Especialmente a la Familia Ramírez, A Don Genaro y a Doña Gaby por su cariño, humildad, y buena voluntad, y por esos frijolitos de la olla que tan bien hacen después de trabajar con frio y hambre. A Felix, Noeli, Olga, Melisa, Estela y Ulises por su alegría y por hacernos la vida más fácil en el frío de Teipan. A Don Margarito, y a Julián por el apoyo en la toma de datos. Gracias.

A todos los cuates y compañeros del taller. Vania, Pablo Piña, Nancy, Laura Esquivel.

Quiero agradecer a toda la banda de la fac. que durante todo este tiempo me han brindado su amistad y cariño y por todos los reventones y aventuras que hemos pasado juntos. En especial a Poncho, Marcos, Carlo, Elda, Lauris, Beto, Ismael, Alex, Ramón, Berni, Dan, Coatlicue, el Xumer, Neto, Kim, Diego, Gibrán, Pablito, Lety Coria, Adni; a Ale Aguilar por todo lo que compartimos, Ale Naranjo, Yos, y a la Anix, por ser quién es.

A toda la banda del primer semestre que definitivamente me hicieron pasar el filtro: Aldo, Ernesto, Goyo, Alfredo y Juan.

Quiero agradecer al Proyecto DGAPA IN309799 por el apoyo económico en este trabajo.

A la UNAM, que mas que una escuela siempre ha representado para mi un hogar.

Finalmente quiero agradecer a Sandrita Mora por haberla encontrado entre millones de posibilidades, por enseñarme a vivir alegremente en condiciones difíciles y compartir conmigo todo lo que hemos compartido; por que quizá sin saberlo ha sido un ejemplo para mi y por todo lo que representa de ahora en adelante para mi en mi vida.

A la vida, porque aunque a veces es dura, un solo momentito de felicidad vale por todos los demás. Gracias.

INDICE

Capitulo I

1.	INTRODUCCIÓN	1
1.1	Presentación	1
1.2	Dinámica de poblaciones de árboles: Germinación, reclutamiento y Establecimiento	2
1.3	Crecimiento	5
1.3.1	Análisis clásico y análisis demográfico del crecimiento	5
1.3.2	Crecimiento, exploración, ocupación y explotación del espacio y de los Recursos	5
1.4	Demografía	6
1.4.1	Tablas de Vida	8
1.4.2	Matrices de proyección	8
1.4.3	Triángulo Demográfico	12
1.5	Objetivos	13
1.5.1	Objetivo general	13
1.5.2	Objetivos particulares	13
1.6	Sitio de estudio	14
1.6.1	Aspectos físicos y biológicos	14
1.6.2	Aspectos socioeconómicos	15
1.7	Descripción de la especie en estudio	17

Capitulo II

2.	MÉTODOS	19
2.1	Selección del área	19
2.2	Parámetros considerados	19
2.3	Análisis demográfico	
2.3.1	Criterios de categorización	20
2.3.2	Determinación de las categorías	20
2.3.3	Análisis de supervivencia bimestral a lo largo de 18 meses	20

2.3.4	Análisis matricial para uno y dos años	21
2.4	Análisis de fecundidad	21
2.5	Análisis de crecimiento	23
2.5.1	Tasa de crecimiento por categorías	23
2.5.2	Tablas de destino	24
2.6	Análisis de germinación	24
2.6.1	Germinación en condiciones controladas	24
2.6.2	Germinación en campo	25
Capítulo III		
3.	RESULTADOS	26
3.1	Análisis demográfico con base en categorías diamétricas	26
3.1.1	Categorías	26
3.1.2	Supervivencia	27
3.1.3.	Fecundidad	28
3.1.3.1.	Estimación de la fecundidad a partir del número de plántulas y del número de frutos	28
3.1.3	Análisis matricial	30
3.1.4	Análisis de la estructura de estadios	34
3.1.5	Triángulo demográfico	35
3.2	Análisis demográfico basado en categorías por altura	36
3.2.1.	Determinación de las categorías por altura	36
3.2.2.	Análisis matricial	37
3.2.3	Análisis de la estructura de estadios	42
3.2.4	Triángulo demográfico	44
3.3.	Crecimiento	45
3.3.1	Variación promedio por categoría	45
3.3.1.2	Tasa de crecimiento por diámetro y por altura	46
3.3.2	Dinámica de ramas en individuos menores de un metro	48
3.3.3	Destino por categorías con base en el número de ramas	49
3.4	Germinación	54

3.4.1	Germinación en condiciones controladas	54
3.4.2	Germinación en campo	56
Capítulo IV		
4.	DISCUSIÓN	58
4.1	Tasa de supervivencia	58
4.2	Reclutamiento	58
4.3	Fecundidad	59
4.4	Contribución relativa de cada una de las categorías de tamaño a la tasa finita de crecimiento	60
4.5	Producción de ramas como mecanismo de exploración y ocupación del espacio	61
4.6	Análisis bimestral del crecimiento	62
4.7	Patrones de germinación de las semillas	63
Capítulo V		
5.	CONCLUSIONES	65
6.	BIBLOGRAFÍA	67

1. INTRODUCCIÓN.

1.1 Presentación.

El tipo de propiedad de la tierra y las estructuras locales de gobierno tienen una estrecha relación con el manejo de los recursos naturales y con el estado de conservación que presentan (Ostrom 2000). Este trabajo es parte del proyecto “Instituciones Comunitarias y Recursos Forestales. Evaluación Comparativa de dos Comunidades Usuarias de Bosques Templados” (DGAPA IN309799), cuyo objetivo final es la exploración entre las estructuras de gobierno comunitario y la conservación de los recursos forestales de la comunidad de Santo Tomás Teipan, Oaxaca.

En particular, el presente estudio busca contribuir al conocimiento de la dinámica poblacional del árbol de tila (*Ternstroemia tepezapote*), que es una especie arbórea que se distribuye en el bosque mesófilo de Sto. Tomás Teipan, en el estado de Oaxaca. Dado que esta especie es utilizada con fines comerciales, es necesario conocer los principales parámetros demográficos para desarrollar un plan de manejo que permita a la comunidad de Teipan realizar un aprovechamiento sustentable de esta especie. Para ello se utilizaron matrices de proyección poblacional basados en dos años de datos (2001-2003), además, se cuantificó el crecimiento de las primeras etapas del ciclo de vida de la especie y se realizó un análisis de la germinación en condiciones controladas y en condiciones de campo, lo que permitió tener una visión más completa del comportamiento de la especie.

Inicialmente en el capítulo I se revisa el marco teórico útil para este trabajo, como son las características generales y particulares de las especies arbóreas de los procesos de germinación, reclutamiento y establecimiento, y las herramientas demográficas utilizadas. En el capítulo II se revisan los métodos empleados y se describirá la especie de estudio así como las características físicas y socioeconómicas de la comunidad de Sto. Tomás Teipan. El tercer capítulo abarca los resultados obtenidos de las matrices de proyección poblacional, del análisis de crecimiento y germinación de la especie. Es esta parte los

resultados se abordan primero para la categorización por diámetro y posteriormente para las categorías por altura. Por último en el capítulo IV se discuten los resultados obtenidos.

1.2 Dinámica de poblaciones de árboles: Germinación, reclutamiento y establecimiento.

La germinación es uno de los estados críticos en el ciclo de vida de la mayoría de las especies arbóreas (Harper 1977). El proceso de germinación se ve afectado por muchos factores externos e internos a las semillas, entre los que se encuentran las condiciones de latencia (Orozco-Segovia *et al.* 1993). Este proceso se define como un estado de reposo profundo, en el que las actividades metabólicas se encuentran en un estado basal y se considera como un mecanismo de resistencia a condiciones adversas (Baskin & Baskin 1998). La latencia puede ser primaria (innata) o secundaria (inducida) (Harper 1977). La primera está determinada por las condiciones de la propia semilla, y la segunda, provocada por las condiciones ambientales, se adquiere después de la separación de la planta parental. En ninguno de los dos casos se trata de un estado estático, si no más bien de un proceso dinámico de profundas consecuencias para las semillas y para la población de la que forman parte (Vleeshower *et al.* 1992).

En el proceso de germinación se pueden reconocer varias etapas que incluyen:

- a) Imbibición, durante la que se da un incremento en la tasa respiratoria y en la absorción de agua.
- b) Preparación para la germinación, durante la cual las semillas inician procesos bioquímicos como la reparación de mitocondrias, y la síntesis de RNA y proteínas.
- c) Germinación, que corresponde a la activación de los tejidos embrionarios y a la división y elongación celular, cuyo primer resultado es la emergencia de la radícula (Baskin y Baskin 1998; Bewley y Black 1994).

La presencia de sitios seguros para la germinación depende de muchos factores y procesos, entre los que se encuentran diversos aspectos de la dinámica de las comunidades. Por ejemplo, la apertura de claros en el dosel modifica las disponibilidades de recursos como

luz y nutrientes por lo que tiene un efecto importante en la supervivencia de las plántulas (Alvarez-Buylla 1986, Martínez-Ramos *et al.* 1989, Withmore 1989) y en su crecimiento (Popma y Bongers 1991), así como en la composición de especies en el bosque (Brokaw y Scheiner 1989). Además, la apertura de claros en el dosel de un bosque produce una dinámica que permite el intercambio de especies en el tiempo, ya que pone a disposición de las plantas los recursos para que diferentes especies se establezcan (Arriaga 1987).

Muchas especies arbóreas dependen de la presencia de semillas latentes en el banco de semillas del suelo para la colonización de hábitats recientemente perturbados (Camacho-Cruz *et al.* 2000). Los sitios en los que puede germinar una semilla se relacionan con factores abióticos, como la cantidad y calidad de luz, la disponibilidad de agua en el suelo y la temperatura. También intervienen factores bióticos como la ecofisiología de la semilla, muchas de cuyas características se relacionan con su trayectoria evolutiva (Vleeshauer *et al.* 1992), la relación entre el tiempo de fructificación y dispersión, los síndromes de dispersión, el efecto de los depredadores y las respuestas de las semillas a los mismos, y los modos de almacenamiento de manera tanto espacial como temporal (Valverde y Silvertown 1995; Camacho-Cruz *et al.* 2000) La respuesta a estos factores ha sido identificada en muchas ocasiones como adaptativa y como una cierta garantía de éxito para el establecimiento de las plantas (Orozco-Segovia *et al.* 1993, van der Valk 1992).

Canham y Marks (1985) reconocen tres patrones de dispersión de semillas y su relación con la germinación en las poblaciones de especies leñosas: (a) plantas que poseen un retraso mínimo o inexistente entre la dispersión y la germinación, (b) aquellas que poseen un retraso marcado, y (c) aquellas que poseen un retraso intermedio. Estas características son específicas para cada especie y están relacionadas con la fisiología de las semillas. La dispersión de las semillas depende de varios factores como los vectores de dispersión y el tiempo de su liberación, así como de la distancia a la que se dispersan y su destino final (van der Valk 1992).

El reclutamiento es la incorporación de nuevos individuos a la población. Según Swaine *et al.* (1987), la tasa de reclutamiento es un reflejo de la fecundidad de las especies y de la supervivencia de los individuos juveniles en la población. Generalmente, los estados más críticos en el ciclo de vida son las primeras etapas de desarrollo, y al alcanzar el estado

juvenil o adulto la probabilidad de sobrevivir incrementa (Swaine *et al.* 1987; Rey *et al.* 2000, Mendoza-Hernández 2002). Algunos factores abióticos, como la disponibilidad de agua y la cantidad y calidad de la luz son determinantes para el reclutamiento. La supervivencia de los individuos juveniles sugiere que conforme las plantas van creciendo, adquieren características que les permiten tolerar la desecación en los periodos desfavorables, el enterramiento por la hojarasca producida por plantas más altas y la herbivoría, entre otros factores de selección. La supervivencia de las plántulas depende, en términos generales, del microhábitat donde se desarrollen (Schupp 1995; Rey *et al.* 2000; Mendoza 2002).

Una vez reclutados, los nuevos individuos en la población pueden o no crecer rápidamente, dependiendo de la concordancia entre las condiciones requeridas por las semillas y las necesarias para que las plántulas se desarrollen. Según Swaine y Whitmore (1988), los árboles tropicales se pueden englobar en dos categorías dependiendo de su patrón de colonización. La primera categoría incluye a los pioneros no tolerantes a la sombra que germinan, se establecen y crecen solamente en los claros, y la segunda a los que no requieren de más luz para crecer, i.e., a especies que germinan y se establecen en la sombra, sin rebasar los primeros estadios de crecimiento. Estos árboles se desarrollan cuando se abre un claro y cuentan con los recursos, particularmente con los lumínicos, que disparan su crecimiento. Sin embargo, se ha considerado que una clasificación de este tipo no toma en cuenta los diferentes mecanismos que están insertos en la dinámica de las poblaciones, como son los procesos de dispersión y latencia de las semillas o el crecimiento y la fecundidad diferenciales en cada uno de los estadios del ciclo de vida (Martínez-Ramos *et al.* 1989).

Existen diversos factores bióticos y abióticos que afectan la supervivencia de los individuos reclutados. Entre los factores bióticos se pueden enumerar la herbivoría, el efecto de organismos patógenos como hongos y bacterias, así como la competencia intra e interespecífica (Auspurger 1984). En cuanto a los factores abióticos, se pueden encontrar la falta de agua, la calidad y cantidad de radiación solar, y la microtopografía (Battaglia *et al.* 2000, Auspurger 1984).

1.3 Crecimiento.

1.3.1 Análisis clásico y análisis demográfico del crecimiento.

Los análisis del crecimiento en los estudios ecológicos se evalúan de dos diferentes maneras. Una forma muy sencilla es medir la tasa de cambio en la altura o en el diámetro de una planta a lo largo del tiempo, sin perder de vista que estos parámetros pueden presentar valores negativos debidos a procesos mecánicos como la fractura de un tallo y a variaciones estacionales en las condiciones ambientales. Una ventaja de estos análisis es que se pueden aplicar modelos cuantitativos como las matrices de Leslie y Lefkovitch (Caswell 1989), basados en la clasificación de las poblaciones individuales o modulares en categorías y vertiendo los datos en matrices de transición. Esto nos permite observar la probabilidad de pasar de una categoría a la otra en intervalos determinados de tiempo, con lo cual se logra una visión dinámica del crecimiento. Las mediciones de individuos a lo largo del tiempo representan una manera eficaz de determinar los parámetros demográficos para el crecimiento de una planta (Chiariello *et al.* 1989).

Muchos ecólogos, como Grime y Hunt (1975), han realizado estudios demográficos que implican métodos destructivos y miden el crecimiento mediante la acumulación de biomasa a través del tiempo, realizando cosechas de individuos completos y comparando la biomasa inicial con la biomasa final. Esta técnica no permite conocer la dinámica del crecimiento de la planta en el tiempo, pues se basa en un proceso destructivo. Otra manera de evaluar el crecimiento es viendo al individuo como una población de unidades estructurales (módulos) que se repiten una y otra vez, en cuyo análisis se pueden aplicar métodos demográficos, es decir, contar y medir la producción de estructuras modulares nuevas, así como la muerte de estructuras viejas (Sarukhán y Harper 1973; Harper y White 1974; Harper 1977; Chiariello *et al.* 1989).

1.3.2 Crecimiento, exploración, ocupación y explotación del espacio y de los recursos.

El crecimiento modular de las plantas les permite explorar el espacio, así como explotar los recursos en respuesta a las exigencias del medio (Silvertown y Charlesworth 2001). El

espacio se puede concebir como un sitio en donde se encuentran recursos que un organismo puede utilizar y por los que puede llegar a competir con otros organismos (Begon *et al.* 1996). El patrón de ramificación influye en las formas de la copa y es determinante en la captación de luz y espacios como recursos (Harper 1982; Vázquez-Rosas 2000). Harper (1985) menciona que las diferentes partes de una planta se ven sometidas a diferentes presiones selectivas dado que pueden competir por espacios y recursos con plantas de otra especie, con plantas de la misma especie y aún con otras partes de la misma planta. Grime (1979) y Bazzaz (1996) utilizan el término “forrajeo” para describir cómo es que las plantas exploran el ambiente mediante la producción de módulos a fin de encontrar y ocupar sitios donde los recursos son suficientes. Hutchings y de Kroon (1994) definen al forrajeo como el proceso por el cual una planta busca y ocupa un sitio, y se ramifica en su hábitat incrementando su capacidad de adquirir recursos esenciales.

1.4 Demografía.

La demografía es una herramienta ecológica que nos permite visualizar, entre otras cosas, la acción a corto plazo de la selección natural, así como aproximarnos a las fuerzas de selección que van moldeando las historias de vida de los organismos. Inicialmente se desarrolló para las poblaciones humanas, y actualmente tiene un amplio uso en ecología animal y vegetal (Harper y White 1974, Begon *et al.* 1996).

La ecuación fundamental que representa el crecimiento de una población es la siguiente:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad (1)$$

donde

N_t = número de individuos presentes originalmente,

N_{t+1} = número de individuos al tiempo $(t+1)$

B = número de nacimientos,

D = número de muertes,

I = número de individuos que inmigran y

E = número de individuos que emigran.

En general, para las poblaciones vegetales es difícil conocer tanto I como E , por lo que estas variables son poco usadas en la práctica.

Uno de los modelos demográficos más simples, propuesto por Malthus en 1798, parte de la base de que las poblaciones humanas crecen de manera geométrica. Este modelo no considera densidad-dependencia, variabilidad genética o estructura de edades, y se puede expresar así:

$$\frac{\delta N}{\delta t} = r N \quad (2)$$

donde

$\frac{\delta N}{\delta t}$ = cambio en número de individuos con respecto al tiempo,

r = tasa intrínseca de crecimiento poblacional y

N = número de individuos.

Un modelo que considera límites al crecimiento de la población es la ecuación logística de Verhulst, que incluye el concepto de la capacidad de carga (K), correspondiente al número máximo de individuos que puede sostener el ambiente, y r , que es la tasa intrínseca de crecimiento natural, que representa una medida del incremento en el número de individuos de una población:

$$\frac{\delta N}{\delta t} = rN (K-N)/K \quad (3)$$

donde

$\frac{\delta N}{\delta t}$ = cambio en el número de individuos en el tiempo

r = tasa intrínseca de crecimiento

N = número de individuos

K = capacidad de carga.

En un proceso de crecimiento de este tipo se observan tres fases. La primera es un periodo

de crecimiento exponencial en el que no hay competencia intraespecífica. La segunda corresponde a una fase con limitación de recursos, determinada por la capacidad de carga (K), que hace que disminuya la tasa de crecimiento de la población. Finalmente, la tercera y última fase se caracteriza por una tasa estable de crecimiento que corresponde a la parte asintótica de la curva y es igual a cero (Begon *et al.* 1996).

1.4.1 Tablas de vida.

Las tablas de vida son una representación tabular de la supervivencia y la mortalidad de una población. Las tablas de vida de cohorte u horizontales son aquellas que siguen la vida de los individuos de una generación a través del tiempo; en cambio, las tablas de vida verticales o estáticas miden a la población en un mismo momento, por lo que se puede encontrar una mezcla de varias generaciones (Stearns 1994).

Las tablas de vida cuentan con varias columnas que distinguen el ciclo vital de los organismos. La primera indica las etapas o categorías de estado (o de edad) que se distinguen en el ciclo vital de los individuos de la población. La segunda columna, N_x , muestra el número de individuos encontrados en cada categoría. La columna siguiente (l_x) es la proporción de individuos que sobrevive al inicio de cada intervalo. Para efectos de comparación entre una población y otra, el primer renglón de la columna l_x se estandariza a 1, 10 ó 100 (Begon *et al.* 1996).

La tasa de mortalidad específica de cada fase se denota como q_x y como d_x al número de individuos que mueren. La tasa de mortalidad específica también se puede considerar como la probabilidad media de morir que tiene un individuo y es equivalente a $1-p_x$ donde p es la probabilidad de supervivencia (Begon *et al.* 1996).

1.4.2 Matrices de proyección.

Las matrices de proyección permiten describir cuantitativamente el ciclo de vida de una población y proyectar su crecimiento bajo el supuesto de que las condiciones medioambientales prevaletes permanecerán constantes a lo largo del tiempo (Caswell 1989). Las poblaciones donde los individuos se agrupan por edades se pueden describir en

una matriz de Leslie en la que los únicos elementos diferentes de 0 se encuentran en el primer renglón y en la subdiagonal (Silvertown *et al.* 1993). Cuando los individuos se clasifican por clases o estadios de tamaño o de desarrollo (i.e., no se categorizar por edades) se utiliza una matriz de Lefkovitch (Caswell 1989; Silvertown *et al.* 1993) que, a diferencia de las matrices de Leslie, cuenta con elementos diferentes de 0 en la diagonal principal, ya que al tratarse de clases de tamaño o estadios de desarrollo existe la posibilidad de que algunos individuos permanezcan en la misma clase de un tiempo t a un tiempo $t + 1$. En general en los organismos modulares, y muy particularmente las plantas, el crecimiento y la supervivencia se ven reflejados en el tamaño o en el estadio de desarrollo más que en la edad, y la matriz de Lefkovitch es más apropiada (Silvertown *et al.* 1993). Otra descripción matricial posible es la de Goodman, que conjunta los estadios de desarrollo con la edad, pero dada su dificultad generalmente es poco usada (Caswell 1989; Silvertown *et al.* 1993).

El modelo matricial de crecimiento poblacional está dado por la siguiente ecuación (Caswell 1989, van Tienderen 1995):

$$n(t+1) = \mathbf{A} n(t) \quad (4)$$

donde

n = vector de n renglones y una columna

a_{ij} = probabilidad de transición en un tiempo determinado

t = tiempo

\mathbf{A} = matriz cuadrada de $n \times n$ cuyos valores corresponden a la permanencia (o *stasis*), crecimiento, fecundidad, y retrogresión, que en algunos casos corresponde al crecimiento clonal (Caswell 1989).

El valor propio, o eigenvalor, dominante de una matriz \mathbf{A} es λ y corresponde a la tasa finita de crecimiento poblacional (Caswell 1989). Si $\lambda > 1$ la población aumenta, si $\lambda < 1$ la población decrece y si $\lambda = 1$ la población permanece estable.

Los análisis de sensibilidad miden el impacto sobre λ de cambios infinitesimales en la transición relativos a cambios de igual magnitud en otros elementos de \mathbf{A} . Esta medida puede ser usada para evaluar la presión hipotética de la selección natural en algunos atributos de las historias de vida (de Kroon *et al.* 1986). La sensibilidad está dada por:

$$s_{ij} = v_i w_j / \langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle = \partial \lambda / \partial a_{ij} \quad (5)$$

donde

s_{ij} = sensibilidad del elemento ij ,

a_{ij} = ij -ésimo elemento de la matriz \mathbf{A} .

v y w = vectores propios dominantes izquierdo (valor reproductivo) y derecho (estructura de edades) respectivamente, y

λ = tasa finita de crecimiento poblacional o valor propio de la matriz.

La sensibilidad permite identificar las transiciones en las que el crecimiento poblacional resulta más sensible, pero presenta algunas desventajas derivadas de que a_{ij} se mide en valores absolutos que implican diferentes escalas. Las probabilidades de transición no pueden exceder la unidad, mientras que los valores de reproducción sí lo hacen, de modo que los valores de sensibilidad de diferentes poblaciones no pueden ser comparados entre sí. Un segundo problema surge en la interpretación de S_{ij} porque cualquier cambio pequeño en a_{ij} puede traducirse en un cambio grande en S_{ij} . Así, S_{ij} puede ser alto aún cuando $a_{ij} = 0$ (de Kroon *et al.* 1986).

Estas dificultades en el análisis de la sensibilidad llevaron a la formulación de otro parámetro conocido como elasticidad, que es una medida de la contribución relativa de cada transición a λ (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989; van Tienderen 1995; Silvertown *et al.* 1996). La elasticidad e_{ij} del elemento a_{ij} de la matriz es:

$$\begin{aligned} e_{ij} &= \delta (\ln \lambda) / \delta (\ln a_{ij}) \\ &= (a_{ij} / \lambda) (\delta \lambda / \delta a_{ij}) \end{aligned} \quad (6)$$

donde

e_{ij} = elasticidad del elemento ij-ésimo de la matriz

$\delta(\ln \lambda) / \delta(\ln a_{ij})$ = razón de la diferencial del logaritmo natural de λ , entre la diferencial del logaritmo natural de cada uno de los ij-ésimos elementos de la matriz de transición, o lo que es lo mismo,

$(a_{ij} / \lambda) (\delta \lambda / \delta a_{ij})$ = razón de cada transición entre λ multiplicada por el diferencial de λ con respecto a cada elemento de la transición ij-ésima de la matriz A

Una de las propiedades importantes del índice de elasticidad es que sus valores son relativos y el total de éstos suman 1, lo que hace posible hacer comparaciones entre diferentes poblaciones y diferentes especies (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989; Silvertown *et al.* 1993). Estas comparaciones no son posibles cuando se trabaja con los valores de transición y de sensibilidad porque son absolutos, por ello el concepto de elasticidad ha adquirido gran relevancia en la ecología de poblaciones.

Los análisis matriciales permiten obtener los diferentes vectores propios de las matrices, es decir, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) o vector propio dominante, el vector dominante derecho o estructura estable de edades o estadios (EEE), y el vector dominante izquierdo que es la estructura de valores reproductivos (Caswell 1989). El vector dominante derecho se obtiene iterando la matriz con el vector resultante y da una idea de cómo se comportaría idealmente la población si las condiciones ambientales fuesen constantes. En general, es difícil que las poblaciones se encuentren en equilibrio y presenten una EEE, dado que ésta solo se alcanza cuando las presiones de selección sobre cada categoría no cambian, algo que es difícil en un ambiente natural. La EEE es una consecuencia más bien matemática y no biológica (Caswell 1989).

Una limitación importante de los análisis matriciales es que no consideran que en las condiciones ambientales existen elementos estocásticos, al igual que en las relaciones ecológicas y en las presiones selectivas que se dan en la población (Heppel *et al.* 2000).

Debido a la posibilidad de que las condiciones dominantes cambien, los modelos matriciales hacen proyecciones y no predicciones. De Matos *et al.* (1998) encuentran que los modelos matriciales de elasticidad presentan restricciones matemáticas que impiden su interpretación, ya que en ocasiones la biología del organismo no se ve reflejada. Así también, los cambios en las tasas de los parámetros demográficos estudiados pueden variar, dando como consecuencia un cambio en los valores de elasticidad (Mills *et al.* 1999). El que estos factores se tomen en cuenta es fundamental si se quiere llevar a cabo un programa de manejo y/o conservación mediante el uso de matrices de proyección (Silvertown *et al.* 1996; López-Villavicencio 1999, de Kroon *et al.* 2000; Heppel *et al.* 2000).

1.4.3 Triángulo demográfico.

Las elasticidades se pueden graficar de manera triangular a modo de que los valores principales se agrupan sobre los ejes de un triángulo, que corresponden a tres procesos primordiales de una población, a saber, la supervivencia, la fecundidad y el crecimiento. La supervivencia es un valor compuesto de la permanencia, la retrogresión y el crecimiento. La fecundidad puede considerarse a partir del reclutamiento de plántulas o de la producción de semillas, y esta decisión generalmente dependerá de las características de la población. El crecimiento es el paso de una categoría de estadio a la siguiente (Silvertown 1996; Martínez-Romero 1997), o bien a una anterior cuando hay retrogresión, ya sea por un fenómeno de clonalidad o porque algo cause una disminución, por ejemplo, en el tamaño de una planta. Las regiones de la matriz se describen en la figura 1.



Figura 1. Regiones de la matriz de elasticidad para una planta. Los sombreados corresponden a la fecundidad (F), retrogresión (R), permanencia (P), y crecimiento (C) respectivamente.

		t						
		Estadio	Semilla	plántula	I	II	III	IV
t + 1	semilla		P	F	F	F	F	F
	plántula		C	P	R	R	R	R
	I		C	C	P	R	R	R
	II		C	C	C	P	R	R
	III		C	C	C	C	P	R
	IV		C	C	C	C	C	P

1.5 Objetivos.

En Santo Tomás Teipan se pretende establecer un plan de manejo a fin de proteger al bosque mesófilo del cual los pobladores reciben servicios ambientales muy relevantes. Como una contribución para ello, en este trabajo se analiza la demografía de una población en un sitio del cual se extrae la flor de la tila, y el crecimiento de las plantas en los primeros estadios de desarrollo, de acuerdo a los objetivos que se detallan a continuación.

1.5.1 Objetivo general

- Determinar la dinámica poblacional y las características del crecimiento de *Ternstroemia tepezapote* en el bosque mesófilo de Santo Tomás Teipan, Oaxaca.

1.5.2 Objetivos particulares

- Cuantificar los principales parámetros demográficos como las tasas de supervivencia, reclutamiento, fecundidad y mortalidad, así como la tasa finita de crecimiento, a fin de realizar un análisis demográfico de *Ternstroemia tepezapote* mediante el uso de matrices de proyección poblacional.
- Determinar la contribución relativa de cada una de las categorías de tamaño a la tasa finita de crecimiento e identificar de esta manera los estadios en los que la población es más vulnerable.

- Analizar el papel de la producción de ramas como mecanismo de exploración y ocupación del espacio, en la dinámica poblacional y en el crecimiento de los individuos.
- Realizar un análisis del crecimiento de esta especie midiendo bimestralmente los diámetros y las alturas de los individuos muestreados a fin de complementar el análisis demográfico.
- Analizar los patrones de germinación de las semillas a fin de determinar el papel que juegan en la dinámica poblacional.

1.6 Sitio de estudio.

1.6.1 Aspectos físicos y biológicos.

El sitio de estudio está ubicado a 2400 msnm, a 16°14' de latitud norte y los 95° 57' de latitud oeste, los predios en lo que se realizó este trabajo son propiedad de Santo Tomás Teipan, municipio de Santa María Ecatepec, distrito de Yautepec, en el estado de Oaxaca, México.

Santo Tomás Teipan es un pequeño poblado de alrededor de 400 habitantes de origen chontal. Sus tierras comunales abarcan diversos tipos de vegetación que van desde la selva baja caducifolia, pasando por bosques de *Pinus*, *Pinus-Quercus* y un encinar húmedo que se entremezcla con el bosque mesófilo (*sensu* Rzedowski 1978) distribuidos a lo largo de un marcado gradiente altitudinal. El bosque mesófilo cubre un total de aproximadamente 327 has. El rango de altitudes de las tierras de esta comunidad se extiende de los 800 a los 2550 msnm.

El bosque mesófilo de Teipan ha sido caracterizado como un bosque maduro que se desarrolla bajo condiciones de humedad relativamente menores que otros bosques mesófilos del país. Las especies que dominan el bosque mesófilo de Teipan son *Cornus disciflora* y *Quercus ocoteifolia* y aunque las familias y géneros presentes en este bosque son típicos de los bosques tropicales nublados del país, la cercanía con comunidades

templadas o tropicales secas provoca una diversidad menor que otros bosques mesófilos típicos (Luna-Vega *et al.* 1999; Mejía-Domínguez 2003).

Aunque por la falta de estaciones climatológicas en la región no se tienen datos precisos del clima en Santo Tomás Teipan, la precipitación anual parece estar arriba de los 1400mm y la temperatura media anual está calculada en 12.3°C. De acuerdo a los datos del Instituto de Geografía de la UNAM para la estación climatológica más cercana, que está en Santa María Ecatepec, el clima de esta zona es C (w₂)(w)big, es decir, templado subhúmedo con lluvias en verano (Mejía-Domínguez 2003). Cabe aclarar, sin embargo, que Santa María Ecatepec se ubica a una altitud alrededor de 1000 metros más baja que Teipan.

En la figura 2 se muestra un mapa de la comunidad de Santo Tomás Teipan.

1.6.2 Aspectos socioeconómicos.

La comunidad de Santo Tomás Teipan cuenta con una organización relativamente buena que permite a las autoridades locales tomar decisiones e instrumentar estrategias de uso para el manejo de sus tierras y de los recursos que éstas les ofrecen. En las tierras más bajas, cubiertas de selva baja caducifolia, se realizan actividades extractivas y se plantan magueyes del tipo tobalá (*Agave potatorum*) que son comercializados para la producción de tequila en Jalisco. En los bosques de pino y encino predominan actividades extractivas, especialmente de leña, que es el combustible más usado. El bosque mesófilo, que se encuentra en la parte más alta de la propiedad comunal, colinda con el poblado. De él también se extrae leña, y además se colectan diferentes especies no maderables, entre las que destacan la flor de la manita (*Chirantodendron pentadactylon*) y la tila (*Ternstroemia tepezapote*), que se utilizan para preparar infusiones consideradas medicinales.

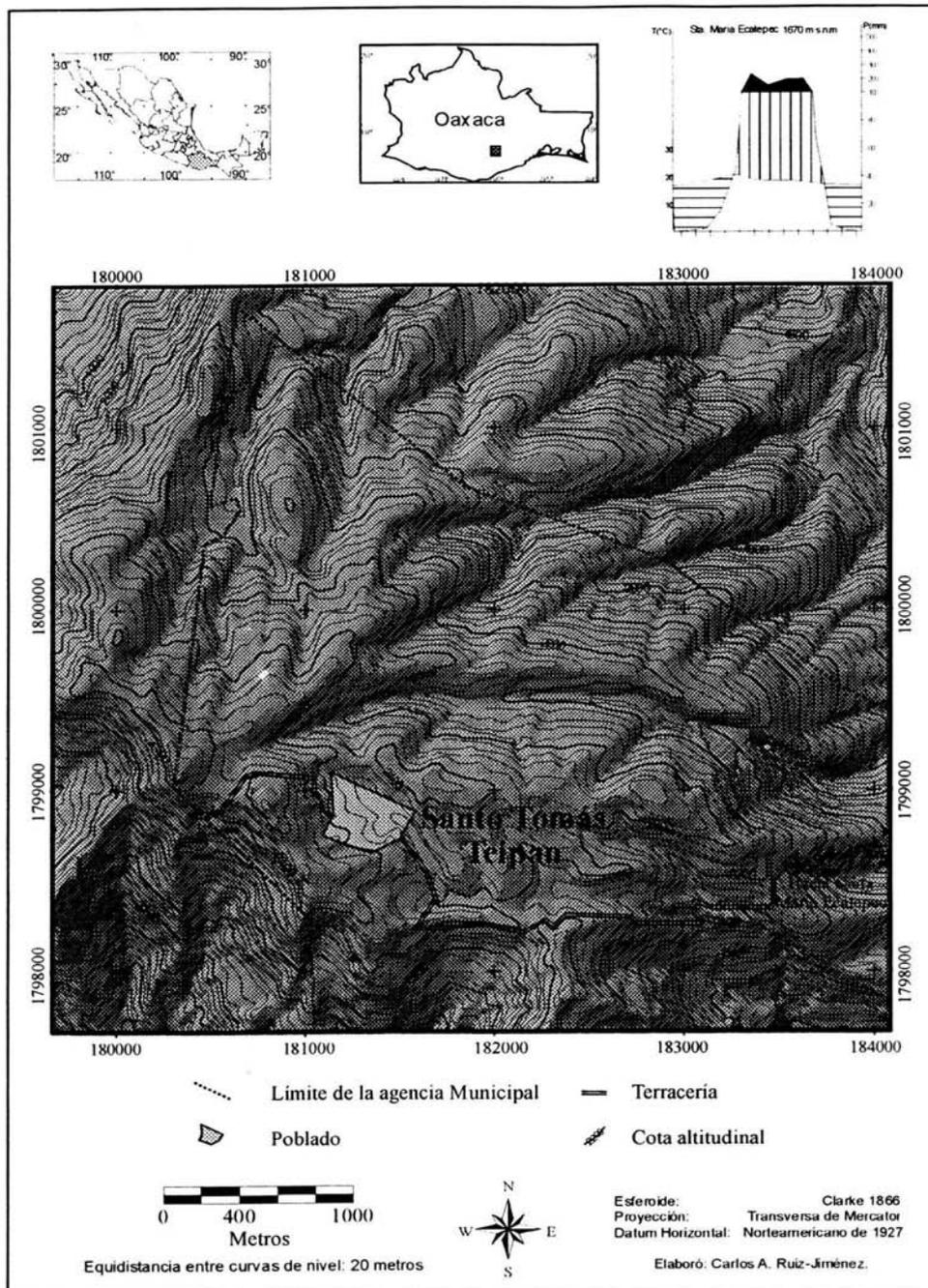


Figura 2. Localización de la comunidad de Sto. Tomás Teipán.

Los pobladores de Teipan no cuentan con muchos ingresos económicos. El maíz que se produce a esta altura y a tan bajas temperaturas como las que aquí predominan es pequeño y no es comercializable. Por ello, la agricultura es limitada y es estrictamente de subsistencia. La actividad comercial que caracteriza a este poblado es la producción de alcatraces. Los predios de las casas y los bordes de los caminos, así como terrenos preparados *ad hoc* se utilizan para el cultivo de esta flor, que es altamente demandante de agua. Existen algunas prácticas incipientes de riego, pues la humedad ambiental no basta para los alcatraces. Los pobladores de Teipan reconocen al bosque mesófilo como la fuente de agua no sólo para su uso y consumo directo si no para mantener húmedos sus campos de alcatraz. Aún cuando no son denominados así, los servicios ambientales del bosque mesófilo están perfectamente identificados y se toman localmente medidas para preservarlos a través de los mecanismos locales, como las asambleas comunitarias.

La recolección de la tila es realizada principalmente por las mujeres, quienes lazan y tumban grandes ramas a fin de poder cortar las pequeñas flores que se producen en la periferia de la copa y que tienen peciolos muy cortos. La repetición continua de esta práctica acaba por abrir claros en el dosel del bosque, causando así una modificación en el mismo y una entrada mayor de radiación solar, lo que conlleva una menor retención de agua. Por ello, la asamblea comunal restringió, alrededor de 2001, la colecta de flores de tila. Esta veda ha sido intermitente, y no es necesariamente respetada por todos los pobladores, ni todo el tiempo.

La apertura de claros como consecuencia de las prácticas de colecta tiene el mismo efecto que la apertura por causas naturales, es decir, crea condiciones microambientales diferentes a las que predominan cuando el dosel está cerrado, sobre todo en lo que a disponibilidad de luz se refiere.

1.7 Descripción de la especie en estudio.

Ternstroemia tepezapote es un elemento arbóreo que se encuentra distribuido en México en los estados de Chiapas, México, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz; además se le

encuentra en Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá, en bosques de pino-encino, bosques de encinos, y bosques mesófilos de montaña. Generalmente se distribuye de los 1800 a los 2900 msnm, florece de noviembre a julio y fructifica de marzo a junio.

Los individuos de *Ternstroemia tepezapote* son árboles, algunas veces arbustos, de 2 a 20 m de alto, con un tronco de 60 cm de diámetro, y la corteza café-rojiza. Las hojas están agrupadas hacia el ápice de las ramas, con un peciolo de 1.5 cm de largo, canaliculado en la parte superior. La hoja es ovada, oblonga-ovobalada, o estrechamente ovada, atenuada en la base, obtusamente acuminada y algunas veces obtusa en el ápice, de 12 cm de largo y 5 cm de ancho, rígida a coriácea, con los márgenes planos a sobrevaltos y la mayoría enteros, la vena media está más o menos marcada arriba y prominente debajo, las venas laterales son conspicuas en ambas superficies. Las flores son axilares, solitarias, y los pedicelos son cilíndricos, de 2-5 cm de largo, las bracteólas están insertas justo debajo del cáliz, opuestas, desiguales, ovadas a subcirculares, de 4 mm de largo, los márgenes son enteros a glandular-lenticulados; los sépalos son desiguales, subcirculares a ampliamente ovalados, redondeados o agudos a apiculados en el ápice, de 10 mm de largo, blancos o verde-blancuzcos, el margen es escarpado, el exterior es enteramente marginado o algunas veces conspicuamente granular-denticulado; los pétalos son blancos, amarillos en el ápice, ovalados, y más cortos que el cáliz, conados a la base de los pétalos, de 1.5 mm de longitud, y las anteras estrechamente oblongas, de 2 mm de largo; ovario cónico, con 2 células, cada célula con 4-5 óvulos, el estilo de 7mm de largo, con el estigma puntiforme. El fruto es una baya ampliamente ovoide, y comunmente dominado por un pico estilar delgado, de 1.8 cm de largo y ancho, café, y reventado irregularmente a la madurez; con varias semillas, escarlata, de 10 mm de largo (Woodson *et al.* 1967).

Capítulo II

2. MÉTODOS.

2.1 Selección del área.

Se realizó un recorrido por el bosque de Santo Tomás Teipan, en particular en la región conocida localmente como Cerro Buenavista. Se eligió un sitio cercano a la comunidad en donde se encontraron numerosos individuos de tila correspondientes a diferentes tamaños y estadios de desarrollo. Una vez elegido el sitio, se tiraron tres cuerdas paralelas a partir de puntos elegidos al azar y siguiendo la pendiente, y se marcaron todas las plantas a 10 m de uno y de otro lado. Las cuerdas fueron una guía que permitió no omitir ninguna planta y, consecuentemente, realizar un censo confiable de las áreas elegidas.

Adicionalmente, y de manera similar a la zona de estudio, se eligió una zona más conservada en la cual se identificaron solamente adultos reproductivos, pues son los únicos presentes en esta zona. En ellos se realizó un conteo de estructuras reproductivas que permitió realizar una comparación en el número de semillas producidas en ambas zonas y con ello calcular la fecundidad de dos maneras diferentes (con base en el número de flores y por un lado, y en el reclutamiento por el otro, ver más adelante). Con los árboles de este lugar solamente se realizó el análisis de fecundidad.

2.2 Parámetros considerados.

En la zona de estudio se midió la altura y el diámetro de todos los individuos, así como el número de ramas en los individuos menores a 1m de altura. Con estos datos se realizaron los análisis de crecimiento y se introdujeron en las matrices de proyección. Además, se contaron los individuos que sobrevivieron de un mes a otro y con ello se calculó la tasa de mortalidad. En el caso de los árboles maduros, el diámetro se midió a 1.30m de altura del suelo con la ayuda de una cinta diamétrica, mientras que en las plantas más pequeñas se midió en la base del tallo con la ayuda de un vernier.

2.3 Análisis demográfico.

2.3.1 Criterios de categorización.

Los individuos de la zona de estudio se dividieron por categorías con base en el diámetro del tallo por un lado y en la altura por el otro. Esta categorización se hizo subjetivamente, cuidando que las categorías quedaran con un número suficiente de individuos a fin de poder construir adecuadamente los modelos matriciales (Caswell 1989). Los árboles en estadio reproductivo están englobados en una sola categoría que corresponde a aquellos que ya presentaban estructuras florales independientemente de su diámetro y de su altura.

2.3.2 Determinación de las categorías.

La zona de estudio incluyó un total de 261 plantas cuyos diámetros iban desde los 0.10 cm hasta los 80 cm, y sus alturas iban de los 0.05 a los 12 metros de altura.

Una vez tomados los primeros datos completos, se procedió a elaborar las categorías con base en el diámetro de las plantas. Se denominó “plántulas” a los individuos que presentaban un diámetro menor a 0.15 cm, independientemente de que presentaran hojas cotiledonarias o que ya tuvieran hojas fotosintéticamente activas; estas plantas conforman la primera categoría. Las diferentes categorías utilizadas se muestran en el apartado de resultados, en la tabla 3.1.

2.3.3 Análisis de supervivencia bimestral a lo largo de 18 meses.

El registro de todos los individuos se hizo bimestralmente durante dos años, que abarcaron desde mayo del 2001 hasta el mismo mes del 2003. Estos datos permitieron realizar el análisis de crecimiento de los individuos de esta población. Los datos bimestrales se tomaron hasta noviembre del 2002 y se volvieron a tomar datos en mayo de 2003, a fin de contar con un período de dos años completos para el análisis de supervivencia. Se calcularon las tasas de supervivencia y de mortalidad por medio de los métodos demográficos convencionales que reconocen a las tasas de supervivencia y de natalidad como esenciales. De acuerdo a estos métodos la tasa de mortalidad se cuantifica de la siguiente manera (Begon *et al.* 1996; Stearns 1994; Silvertown *et al.* 1993):

$$q_x = d_x / l_x \quad (7)$$

donde

q_x = tasa de mortalidad

d_x = número de individuos que muere durante un intervalo

l_x = porcentaje de individuos que sobrevive al inicio de un intervalo

La tasa de sobrevivencia se calculó como:

$$p_x = 1 - (d_x / l_x) \quad (8)$$

donde

p_x = tasa de supervivencia,

d_x = número de individuos que mueren durante un intervalo, y

l_x = porcentaje de individuos que sobrevive al inicio de un intervalo.

2.3.4 *Análisis matricial para uno y dos años.*

Los datos demográficos de la zona fueron analizados a través de una matriz de Lefkovich (por estadios) (Stearns 1994) para el primer año, para el segundo año, y para el período de los dos años juntos como un promedio. En ambos casos se calculó la tasa finita de crecimiento, y se hicieron las matrices de sensibilidad y de elasticidad correspondientes para determinar la contribución relativa a la tasa finita de crecimiento (λ) de cada una de las transiciones. Se construyeron las matrices con base en las categorías de diámetro y de altura. En estos análisis se calculó también la estructura de estadios esperada (EEE) y se comparó con la estructura observada mediante una prueba de G (Sokal y Rohlf 1996)

2.4 **Análisis de fecundidad.**

En el sitio de estudio se calculó la fecundidad a partir del número de individuos considerados como plántulas divididos entre el número de adultos reproductivos tanto para el primer año como para el segundo, en el que se registraron 18 individuos de la categoría I

y 33 individuos de la categoría 7, según la categorización por diámetro. Como esta categorización cambia según la variable utilizada, la fecundidad se volvió a calcular cuando se categorizó por altura.

Adicionalmente se calculó el número aproximado de botones, flores y frutos que produce cada individuo reproductivo, de enero a julio de 2002. Este análisis se realizó en la zona de estudio y en la zona considerada más conservada a fin de realizar una comparación de este parámetro. El gran número de flores que una copa bien desarrollada puede producir, su reducido tamaño y la dificultad para contarlas llevó a elegir al azar 15 árboles reproductivos en cada sitio. Las copas de los individuos seleccionados fueron visualmente divididas en cuatro cuadrantes, y dos de ellos fueron elegidos al azar. Con la ayuda de binoculares se contaron las flores que presentaban en la copa. Una vez realizado esto, el número de estructuras reproductivas fue multiplicado por dos, y la cifra resultante fue considerada como el número de frutos producidos por cada árbol, teniendo siempre presente que se trata del resultado de un muestreo aproximativo y no de un censo (Martínez-Romero 1997).

Los resultados obtenidos del conteo de las estructuras reproductivas se complementaron con el conteo del número de semillas presentes en una muestra de 100 frutos. Este conteo permitió obtener un número promedio de semillas no abortivas producidas por cada fruto.

El número promedio de semillas encontradas en esta muestra fue multiplicado por el número de frutos calculado a partir del conteo por cuadrantes a fin de contar con una aproximación confiable del número de semillas producidas, mismo que fue considerado como una segunda forma de medir la fecundidad. De esta manera, se obtuvo un número promedio aproximado de frutos, y consecuentemente de semillas, producidos por cada individuo reproductivo. El número promedio de semillas fue multiplicado por el número de individuos reproductivos considerados en la zona. Las demás categorías mantuvieron los valores derivados del muestreo realizado. No todas estas semillas germinarán y se establecerán, por lo que esta forma de calcular la fecundidad puede llevar a una sobrevaloración de este parámetro.

2.5 Análisis de crecimiento.

El diámetro y la altura fueron considerados, por separado, como medidas del crecimiento de las plantas a lo largo del tiempo. Además, en la zona de estudio durante el primer y el segundo año se contó el número de ramas en individuos menores a un metro de altura. Las ramas se consideraron como indicadores de la exploración y la ocupación del hábitat, dado que su producción y crecimiento representan una forma de forrajeo para las plantas. (Harper 1985, Silvertown y Lovett-Doust 1993; de Kroon y Hutchings 1995; Velázquez-Rosas 2000). Con los diferentes conteos del número de ramas se realizaron tablas de destino a fin de conocer la dinámica en la producción de ramas. Estas tablas de destino son una representación tabular de las transiciones en número de ramas que las plantas menores a un metro de altura presentaron en los dos periodos de estudio (Mendoza-Hernández 2002). Las medidas de los diámetros y las alturas sirvieron para calcular el incremento de estas dos variables a lo largo de los 18 meses de estudio. Se calcularon las tasas de incremento por año (2001-2002, 2002-2003, y 2001-2003) y por categoría para ambas variables. Este análisis se realizó con los individuos menores a 1m de altura.

2.5.1 Tasa de crecimiento por categorías.

Los datos obtenidos de la medición de los diámetros y de las alturas permitieron calcular la tasa promedio de crecimiento bimestral por categoría en función de la altura y del diámetro durante los dos años de estudio. La fórmula utilizada para determinar la tasa de crecimiento fue (Wilson y Tilman 1991):

$$r = (\ln (X_f / X_i)) / t \quad (9)$$

donde

r = tasa de crecimiento

$\ln (X_f / X_i)$ = logaritmo natural de la relación entre la medida final y la inicial (en centímetros)

t = tiempo calculado en meses.

2.5.2 Tablas de destino.

El número de ramas, su tasa de producción y su tasa de supervivencia fueron considerados como indicadores del crecimiento y de la ocupación del espacio y de los recursos. La dinámica de la producción de ramas se analizó a través de un análisis de destino (Mendoza-Hernández 2002). Para ello, se clasificó a los árboles de menos de un metro en categorías definidas por el número de ramas. Las tablas de destino se construyeron considerando la probabilidad de que un individuo pasara de una categoría a otra (según la categorización por ramas), y se representaron en modelos matriciales equivalentes a los empleados en los modelos demográficos clásicos. La dinámica de las ramas se analizó a través de su representación gráfica.

2.6 Análisis de Germinación.

2.6.1 Germinación en condiciones controladas.

En el año de 2002 se recolectaron frutos de tila para realizar experimentos de germinación. Las semillas se lavaron con cloro comercial (hipoclorito de sodio) durante 10 minutos a fin de eliminar los posibles agentes patógenos y después se sumergieron en un fungicida comercial (Captán) durante 30 minutos. Se hicieron dos lotes de 400 semillas cada uno. En el primer lote se sembraron 20 semillas distribuidas en 5 cajas de Petri por tratamiento. Las cajas contenían agar al 2%. En el segundo lote se sembraron 100 semillas en charolas con suelo proveniente del bosque de Santo Tomás Teipan. En total fueron 4 charolas.

Antes de sembrarlas las semillas fueron sometidas a los siguientes tratamientos:

1. Escarificación mecánica realizada con una aguja en el extremo distal de la semilla, a modo de no lastimar al embrión
2. inmersión en HCl con pH = 1 durante 10 minutos
3. inmersión en HCl con pH = 3 durante 10 minutos
4. semillas sin tratamiento alguno, que fungieron como testigo.

Las cajas de Petri y las charolas fueron colocadas en una cámara de ambientes controlados, con una temperatura de 25 °C y un fotoperiodo constante. Los parámetros considerados

fueron el número de semillas que germinaron y el porcentaje y la velocidad de germinación.

Se utilizó el coeficiente de velocidad de germinación de Kotowski (González- Zertuche y Orozco-Segovia 1996).

$$CV = \frac{\sum ni}{\sum (niti)} 100 \quad (10)$$

Donde:

CV = coeficiente de velocidad,

n_i = número de semillas germinadas al tiempo i , y

t_i = tiempo después de la siembra

Para analizar los resultados se realizó un análisis de varianza de dos vías sin réplicas (Sokal y Rohlf 1995). Este análisis permitió ver cual es el efecto de los diferentes sustratos y los tratamientos considerados sobre el porcentaje de germinación de las semillas de *T. tepezapote*. Además, Se realizó una prueba de t para datos pareados a fin de conocer si existen diferencias significativas entre los tratamientos.

2.6.2 Germinación en campo.

A fin de analizar la germinación en condiciones naturales, se realizaron dos experimentos que permitieron comparar el comportamiento de las semillas con y sin protección contra los depredadores:

1. Sin protección contra depredadores: se localizaron al azar 5 sitios en la zona de estudio. En cada uno de ellos se determinó un cuadrante de 1x1m, que fue subdividido en subcuadros de 10x10cm. Los ángulos del cuadrante fueron marcados con estacas de aluminio, a fin de poder identificar su ubicación con toda precisión y el cuadrante se delimitó con un marco del mismo material, en el que las subdivisiones estaban marcadas con hilo de nylon. De esta manera, cuando el marco que era colocado en la posición

correspondiente a las estacas era posible identificar cada subcuadro sin dificultades. En cada uno de los subcuadros se colocó 1 semilla en el mes de mayo de 2001. Las semillas correspondían al período reproductivo de ese mismo año, y fueron proporcionadas por la comunidad. La supervivencia y la germinación de estas semillas fueron registradas en cada salida de campo.

2. Con protección contra depredadores: De la misma manera, se escogieron 5 puntos al azar y en ellas se colocaron bolsas reticuladas de nylon en las que había 100 semillas de la cosecha de principios de año que fueron proporcionadas por la comunidad. Las semillas fueron acomodadas a fin de que no se encimaran unas sobre otras, y la bolsa fue colocada directamente sobre el suelo, a modo de que todas estuvieran en contacto con él a través del tejido de la bolsa, que si bien no permitía la entrada de depredadores sí permitía el paso de la humedad. Las bolsas fueron fijadas al suelo con dos clavos. Las semillas que germinaran en esta bolsa tendrían mucha dificultad en enraizar. El número de semillas que germinaba y que sobrevivía fue registrado en cada salida de campo.

Capítulo III

3. RESULTADOS.

3.1 Análisis demográfico con base en categorías diamétricas.

3.1.1 Categorías.

La primera categorización empleada se basa en los diámetros. La figura 3 muestra la frecuencia de cada una de ellas y los rangos en centímetros que cada categoría abraza.

Los resultados muestran que la categoría que posee más individuos es la 1, es decir, la que agrupa a las plantas más pequeñas, que miden de 0.05 a 0.149 cm de diámetro. Cerca de la cuarta parte de los individuos considerados pertenecen a esta primera categoría. Se puede ver también que las categorías 4 y 5 son las que presentan un número menor de plantas, pues sólo aglutinan al 10 y al 8% de la población respectivamente.

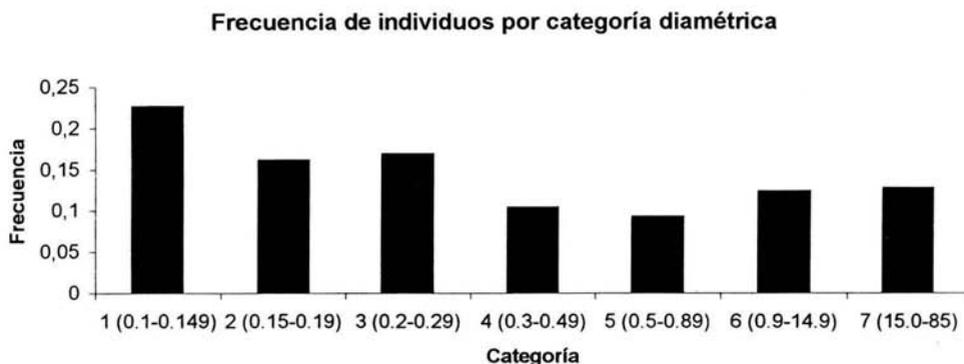


Figura 3. Frecuencia de individuos por categoría diamétrica. N = 261

3.1.2 Supervivencia.

Con base en los datos bimestrales tomados durante 18 meses en la zona de estudio fue posible determinar la supervivencia en cada período, y hasta el momento de la última observación.

Cabe resaltar que la tasa general de supervivencia es alta, para las primeras categorías a pesar de que sería de esperarse que fueran muy vulnerables. El porcentaje general de supervivencia entre mayo de 2001 y mayo de 2003 fue de 82.26%. La figura 4 muestra la curva de sobrevivencia de la especie en los dos años de estudio.

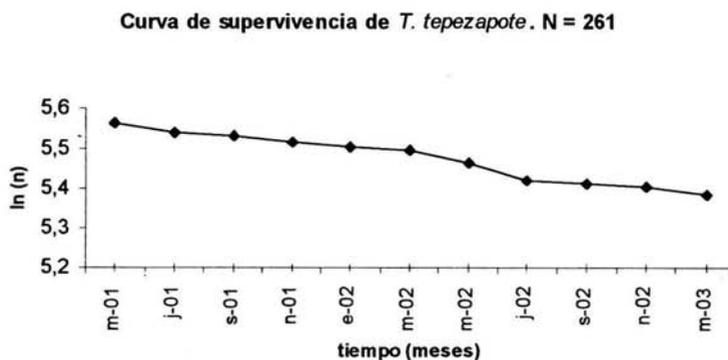


Figura 4. Curva de supervivencia de *T. tepezapote* en los dos años de estudio.

3.1.3. Fecundidad.

3.1.3.1. Estimación de la fecundidad a partir del número de plántulas y del número de frutos y semillas.

La fecundidad se calculó de dos maneras. La primera fue determinada a partir del número de plántulas presentes. El número de plántulas se dividió entre el número de adultos reproductivos con lo que se obtuvo un valor que representa al número de descendientes por adulto reproductivo. Este cálculo se realizó en la zona de estudio, para los periodos 2001-2002, 2002-2003 y el promedio para 2001-2003, tanto para las categorías basadas en el diámetro como para las que se identificaron con base en la altura.

Tabla 1. Tasa de fecundidad calculada a partir del número de plántulas para la variable diámetro y para la variable altura. Se muestran los valores para los periodos 2001-2002, 2002-2003 y el promedio para 2001-2003.

Variable	Periodo		
	2001-2002	2002-2003	2001-2003 (promedio)
Diámetro	1.78	0.09	0.93
Altura	0.93	0.93	0.93

Una segunda manera de calcular la fecundidad fue cuantificando de manera aproximada el número de estructuras reproductivas.

Los frutos de 29 adultos reproductivos presentes en ambas zonas (zona de estudio y zona más conservada) se contaron cada mes a partir de enero y hasta julio de 2002 con la finalidad de obtener un valor que permitiera comparar ambas zonas. Los resultados se muestran en la tabla 2 y en la figura 5.

En la zona conservada la producción de semillas se inició en el mes de marzo del año 2002, llegando a un pico máximo de producción en el mes de junio y manteniéndose más o menos

constante hasta el mes de julio. En la zona de estudio, la producción de frutos y semillas inicia en el mes de enero, dos meses antes que en la zona conservada. Se nota un incremento en la producción de semillas, que llega a un máximo en el mes de marzo; en el mes de mayo se observa un leve decremento e incrementa nuevamente en junio. Se puede ver que el número de semillas producidas en la zona conservada es muy superior que en la zona de estudio.

Tabla 2. Comparación del número de semillas promedio por individuo en la zona de estudio y en la zona conservada, para el año 2002.

	Zona de estudio	Zona conservada
Individuos considerados	14	15
Número de semillas promedio por individuo	4418.505 ± 337.68	13809.9 ± 850.76

La tabla 2 muestra que en la zona conservada la producción de semillas es mayor que en la zona más perturbada donde se realizó el resto del estudio. En la zona conservada el número de semillas es más de tres veces superior a la producción en la zona de estudio (Figura 5).

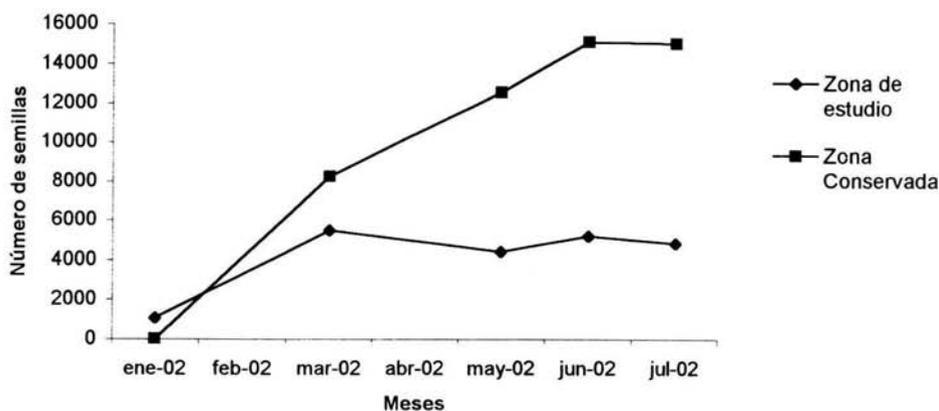


Figura 5. Número estimado de semillas producidas en la zona de estudio y en la zona conservada en el año 2002.

3.1.2 Análisis matricial.

El análisis demográfico basado en la clasificación por diámetros se realizó con un modelo matricial de Lefkovitch (Caswell 1989). Las matrices de proyección, sensibilidades y elasticidades para los periodos 2001-2002, 2002-2003 y para el promedio de 2001 a 2003 se muestran en las Tablas 3, 4 y 5 respectivamente.

Tabla 3. Matrices de proyección (a), sensibilidad (b) y elasticidad (c) de *T. tepezapote* para el periodo 2001-2002 para las plantas categorizadas por diámetro. Los valores de fecundidad están calculados con base en las plántulas presentes. Los valores más altos de sensibilidad y de elasticidad se indican con negritas.

a) Matriz de proyección $\lambda = 1.037$

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.305	0	0	0	0	0	1.787
2	0.050	0.476	0	0	0	0	0
3	0.237	0.166	0.795	0	0	0	0
4	0.118	0.142	0.113	0.814	0	0	0
5	0.135	0.071	0	0.037	0.833	0	0
6	0.016	0	0	0	0.125	0.937	0
7	0	0	0	0	0	0.031	0.939
q_x	0.135	0.142	0.090	0.148	0.041	0.031	0.058

b) Matriz de sensibilidades

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.050	0.004	0.052	0.056	0.045	0.064	0.020
2	0.033	0.003	0.035	0.037	0.030	0.043	0.013
3	0.013	0.001	0.014	0.015	0.012	0.017	0.005
4	0.029	0.002	0.030	0.032	0.026	0.037	0.011
5	0.174	0.015	0.181	0.195	0.156	0.225	0.071
6	0.285	0.025	0.297	0.320	0.256	0.368	0.116
7	0.915	0.082	0.953	1.026	0.822	1.180	0.375

c) Matriz de elasticidades

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.014	0	0	0	0	0	0.035
2	0.001	0.001	0	0	0	0	0
3	0.003	0.000	0.010	0	0	0	0
4	0.003	0.000	0.003	0.025	0	0	0
5	0.022	0.001	0	0.006	0.125	0	0
6	0.004	0	0	0	0.030	0.332	0
7	0	0	0	0	0	0.035	0.339

Tabla 4. Matrices de proyección (a), sensibilidades (b) y elasticidades (c) de *T. tepezapote* para el periodo 2002-2003 para las plantas categorizadas por diámetro. Los valores de fecundidad están calculados con base en las plántulas presentes. Los tres valores más altos de sensibilidad y de elasticidad se indican con negritas.

a) Matriz de proyección. $\lambda = 1.024$

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.388	0	0	0	0	0	0.906
2	0.222	0.347	0	0	0	0	0
3	0.222	0.347	0.767	0	0	0	0
4	0.055	0.043	0.160	0.675	0	0	0
5	0	0	0.017	0.175	0.812	0	0
6	0	0	0	0	0.093	0.970	0
7	0	0	0	0	0	0.029	0.968
q_x	0.111	0.260	0.053	0.15	0.093	0	0.031

b) Matriz de sensibilidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.032	0.010	0.042	0.026	0.025	0.043	0.022
2	0.028	0.009	0.037	0.023	0.022	0.038	0.020
3	0.048	0.015	0.063	0.038	0.037	0.064	0.033
4	0.062	0.020	0.082	0.050	0.048	0.084	0.044
5	0.125	0.041	0.164	0.100	0.096	0.167	0.088
6	0.284	0.093	0.372	0.228	0.219	0.380	0.199
7	0.523	0.171	0.685	0.419	0.403	0.699	0.367

c) Matriz de elasticidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.012	0	0	0	0	0	0.020
2	0.006	0.003	0	0	0	0	0
3	0.010	0.005	0.047	0	0	0	0
4	0.003	0.000	0.012	0.033	0	0	0
5	0	0	0.002	0.017	0.076	0	0
6	0	0	0	0	0.020	0.359	0
7	0	0	0	0	0	0.020	0.347

Tabla 5. Matrices promedio de proyección (a), sensibilidades (b) y elasticidades (c) de *T. tepezapote* para el periodo 2001-2003 para las plantas categorizadas por diámetro. Los tres valores más altos de sensibilidad y de elasticidad se indican con negritas. Se muestra la lambda promedio.

a) Matriz de proyección. $\lambda = 1.031$

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.3465	0	0	0	0	0	1.3465
2	0.136	0.4115	0	0	0	0	0
3	0.2295	0.2565	0.781	0	0	0	0
4	0.0865	0.0925	0.1365	0.7445	0	0	0
5	0.0675	0.0355	0.0085	0.106	0.8225	0	0
6	0.008	0	0	0	0.109	0.9535	0
7	0	0	0	0	0	0.03	0.9535
q_x	0.126	0.204	0.074	0.1495	0.0685	0.0165	0.0465

b) Matriz de sensibilidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.041	0.009	0.047	0.038	0.036	0.055	0.021
2	0.0305	0.006	0.034	0.027	0.026	0.040	0.015
3	0.034	0.007	0.039	0.031	0.029	0.045	0.017
4	0.053	0.011	0.061	0.049	0.046	0.070	0.027
5	0.145	0.031	0.165	0.133	0.126	0.192	0.073
6	0.278	0.061	0.318	0.255	0.242	0.368	0.141
7	0.723	0.158	0.826	0.662	0.630	0.956	0.368

c) Matriz de elasticidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.014	0	0	0	0	0	0.027
2	0.004	0.002	0	0	0	0	0
3	0.007	0.001	0.029	0	0	0	0
4	0.004	0.001	0.008	0.035	0	0	0
5	0.009	0.001	0.001	0.013	0.101	0	0
6	0.002	0	0	0	0.025	0.340	0
7	0	0	0	0	0	0.027	0.340

Como se muestra en la tabla 3 a, en el periodo 2001-2002 la población de *T. tepezapote* muestra una λ de 1.03, lo que se interpreta como que la población está prácticamente estable, considerando que las condiciones ambientales permanecerán constantes en el tiempo. En la matriz de proyección los valores más altos corresponden a la permanencia en

las categorías 5, 6, y 7, y los valores más altos en la matriz de sensibilidades (b) corresponden al paso de las categorías 3, 4, y 6 a la categoría 7. Cabe resaltar que el valor de la sensibilidad del paso de los individuos de la categoría 6 a la 7 es el más alto, a pesar de que presenta un valor de transición muy bajo.

En cuanto a las elasticidades (c), que nos permiten comprender mejor el comportamiento de la población, el valor más alto es el de la permanencia o *stasis* de los individuos adultos, seguido de la permanencia de los individuos pertenecientes a la categoría 6, es decir, los individuos que poseen un diámetro de 1 a 14.9 cm.

En el periodo 2002-2003 la población de *T. tepezapote* muestra una λ de 1.024, y el valor de fecundidad (0.020) es más bajo que el de 2001-2002 (0.035). En la tabla 4 (a) se puede observar que el valor de transición más alto es la permanencia de los individuos que poseen un diámetro de 15 a 85 cm (categoría 7), mientras que la matriz de sensibilidades (b) muestra su valor más alto en el paso de la categoría 6 a la 7. Finalmente, los valores más altos de elasticidad (c) se encuentran situados en las celdas de permanencia de los individuos pertenecientes a las categorías 6 y 7. Es interesante señalar que la contribución más importante a la tasa finita de crecimiento corresponde a la permanencia en la categoría 6, mientras que la permanencia en la 7 tiene el valor más alto en la matriz de transición.

La tabla 5 muestra que el valor de λ promedio en el periodo de 2001-2003 es de 1.03 idéntica a la del periodo 2001-2002. La fecundidad promedio para el periodo de estudio fue de 0.027. Los valores más altos de la matriz de proyección (a) corresponden a la permanencia en las categorías 5, 6 y 7. En cuanto a las sensibilidades (b), el valor más alto corresponde a la transición de los individuos de la categoría 6 a la 7, que tiene un valor muy bajo en la matriz de proyección. La matriz de elasticidades (c) muestra sus valores más importantes en la permanencia de los individuos pertenecientes a la categoría 6 y 7, seguido por la permanencia de los individuos de la categoría 5.

3.1.4 Análisis de la estructura de estadios.

Se realizó una comparación de la estructura de estadios observada y esperada para cada periodo. Las tablas 6, 7 y 8 muestran la estructura poblacional observada y la esperada a partir de las iteraciones de la matriz de proyección basada en categorías diamétricas para los periodos 2001-2002, 2002-2003 y 2001-2003 respectivamente.

Se realizó una prueba de G (Sokal y Rholf 1998) para ver si existían diferencias significativas entre el vector de estadios observados y el de esperados para los periodos 2001-2002 ($G = 36.526$, $p < 0.05$, $g.l = 6$), 2002-2003 ($G = 340.142$; $p < 0.05$, $g.l = 6$) y 2001-2003 ($G = 331.116$; $p < 0.05$, $g.l = 6$). En todos los casos las diferencias entre lo observado y lo esperado fueron significativas por lo que se concluye que la estructura de estadios observada difiere significativamente de la estructura esperada.

Tabla 6. Estructura poblacional observada y esperada para la categorización por diámetro en el periodo 2001-2002.

CATEGORÍAS POR DIÁMETRO	NÚMERO DE INDIVIDUOS POR CATEGORÍA	PROPORCIONES INICIALES	EEE*
1	59	0.261	0.170
2	42	0.078	0.015
3	44	0.190	0.178
4	27	0.136	0.191
5	24	0.108	0.153
6	32	0.115	0.220
7	33	0.108	0.070

Tabla 7. Estructura poblacional observada y esperada para la categorización por diámetro en el periodo 2002-2003.

CATEGORÍAS POR DIÁMETRO	NÚMERO DE INDIVIDUOS POR CATEGORÍA	PROPORCIONES INICIALES	EEE*
1	18	0.148	0.160
2	23	0.049	0.052
3	56	0.226	0.209
4	40	0.156	0.128
5	32	0.139	0.123
6	34	0.148	0.213
7	32	0.131	0.112

Tabla 8. Estructura poblacional observada y calculada para la categorización por diámetro en el periodo 2001-2003.

CATEGORÍAS POR DIÁMETRO	NÚMERO DE INDIVIDUOS POR CATEGORÍA	PROPORCIONES INICIALES	EEE*
1	59	0.241	0.180
2	42	0.043	0.017
3	44	0.201	0.121
4	27	0.139	0.121
5	24	0.124	0.115
6	32	0.135	0.351
7	33	0.113	0.092

***Estructura estable de estadios**

3.1.5 Triángulo demográfico.

Las elasticidades de cada región de la matriz correspondientes a cada atributo de historia de vida que contribuye a λ , es decir, el crecimiento, la permanencia y la fecundidad, se pueden sumar y posteriormente graficar en un triángulo de elasticidades, que permite comparar las diferentes contribuciones relativas de cada transición a λ como parte del análisis de una historia de vida (Silvertown *et al.* 1993, Silvertown *et al.* 1996, Martínez-Romero, 1997). El triángulo demográfico basado en categorías de diámetro para el periodo 2001 – 2002 se muestra en la figura 6.

Como se puede ver en el triángulo, los valores de permanencia son los que más contribuyen a la tasa finita de crecimiento poblacional. La suma de los valores correspondientes a este proceso es de 0.90. El siguiente valor en importancia para λ es la suma de las elasticidades correspondientes a la región de crecimiento, con un valor de 0.09. La región de fecundidad tiene valores muy bajos, lo cual indica que la reproducción tiene poco efecto en el crecimiento de estas poblaciones de tila. Estos resultados son similares a los reportados en la literatura para otras especies de árboles (Swaine *et al.* 1987, Silvertown *et al.* 1993, Silvertown *et al.* 1996).

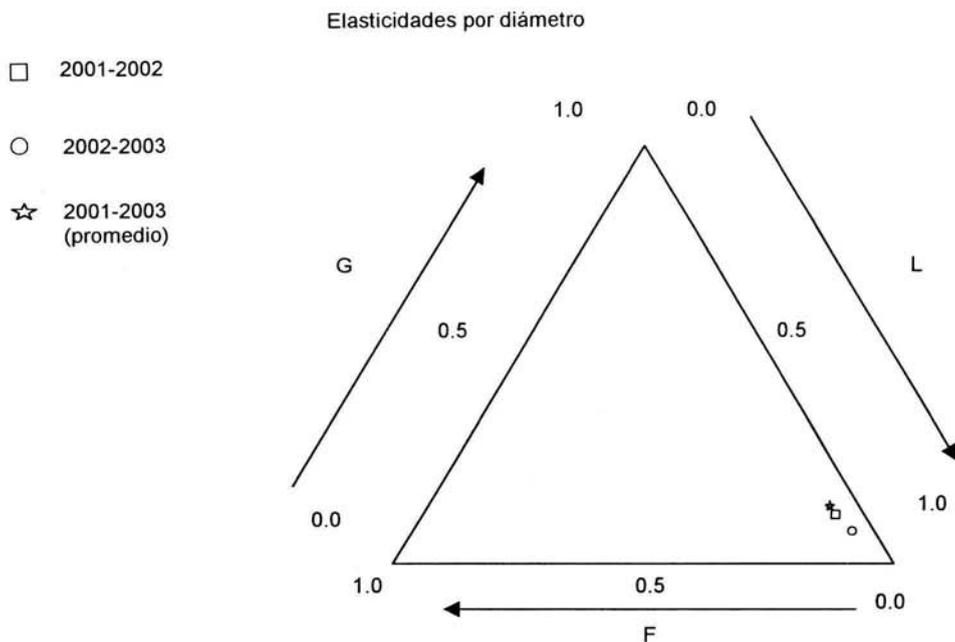


Figura 6. Triángulo de elasticidades para la variable diámetro para el periodo 2001 – 2002, 2002-2003 y para el promedio 2001-2003. G = Crecimiento, L = Supervivencia y F = Fecundidad.

3.2 Análisis demográfico basado en categorías por altura.

3.2.1. Determinación de las categorías por altura.

Los individuos muestreados se dividieron por categorías según la altura medida desde la base del tallo hasta el ápice. En la figura 7 se muestra la frecuencia de individuos por categoría según la altura y el rango de altura (en metros) que cada una abarca.

En la figura 7 se observa que la categoría 3, es decir la que agrupa a los individuos de 0.15 a 0.195 m de altura, es la que posee un número más grande de plantas representando un 20% del total de la población. La menor frecuencia corresponde a la categoría 6 (1.0 – 9.99m), correspondiente a sólo el 8% de la población.

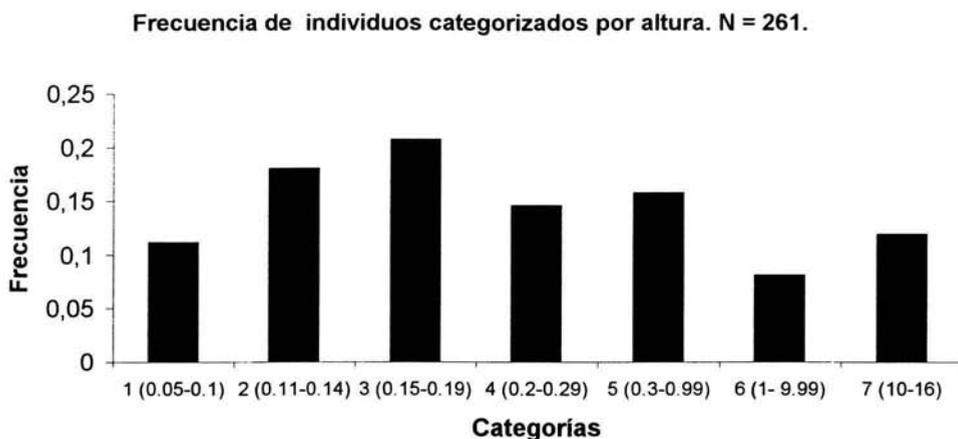


Figura 7. Frecuencia de individuos categorizados según la altura. N=261

3.2.2. *Análisis matricial.*

El análisis demográfico basado en la clasificación por estadios se realizó con un modelo matricial de Lefkovitch (Caswell 1989). Las matrices de proyección, sensibilidades y elasticidades, para los períodos 2001-2002, 2002-2003 y el promedio para 2001-2003 con las categorías determinadas por la altura se muestran en las tablas 9, 10 y 11 respectivamente.

Tabla 9. Matrices de proyección (a), sensibilidades (b) y elasticidades (c) de *T. tepezapote* para el periodo 2001 – 2002 para las plantas categorizadas por altura. La fecundidad se calculó con base en el número de plántulas. Los tres valores más altos de sensibilidad y de elasticidad se indican con negritas.

a) Matriz de proyección. $\lambda = 0.982$

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.344	0.063	0.055	0	0	0	0.935
2	0.310	0.617	0.166	0	0.048	0	0
3	0.034	0.127	0.407	0.131	0.073	0	0
4	0.034	0.042	0.259	0.710	0.073	0	0
5	0.034	0	0	0.105	0.731	0	0
6	0	0	0	0	0.024	0.904	0.064
7	0	0	0	0	0	0.095	0.870
q_x	0.241	0.148	0.111	0.052	0.048	0	0.064

b) Matriz de sensibilidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.020	0.025	0.013	0.023	0.012	0.013	0.011
2	0.021	0.026	0.014	0.024	0.013	0.014	0.012
3	0.033	0.040	0.022	0.036	0.020	0.021	0.018
4	0.054	0.067	0.036	0.061	0.033	0.035	0.030
5	0.100	0.124	0.067	0.112	0.061	0.065	0.056
6	0.728	0.899	0.486	0.815	0.442	0.476	0.406
7	0.594	0.734	0.397	0.666	0.361	0.388	0.331

c) Matriz de elasticidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.007	0.001	0.007	0	0	0	0.010
2	0.006	0.016	0.002	0	0.006	0	0
3	0.001	0.005	0.009	0.004	0.001	0	0
4	0.001	0.002	0.009	0.044	0.002	0	0
5	0.003	0	0	0.012	0.045	0	0
6	0	0	0	0	0.010	0.438	0.026
7	0	0	0	0	0	0.037	0.294

Tabla 10. Matrices de proyección (a), sensibilidades (b) y elasticidades (c) de *T. tepezapote* para el periodo 2002 – 2003 para las plantas categorizadas por altura. La fecundidad se calculó con base en las plántulas. Los tres valores más altos de sensibilidad y de elasticidad se indican con negritas.

a) Matriz de proyección. $\lambda=0.994$

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.687	0	0	0.021	0	0	0.931
2	0.125	0.729	0.076	0.021	0.028	0	0
3	0	0.083	0.589	0.0651	0	0	0
4	0	0.020	0.230	0.760	0.028	0	0
5	0	0	0	0.043	0.885	0	0
6	0	0	0	0	0	0.954	0.206
7	0	0	0	0	0	0.045	0.758
q_x	0.187	0.166	0.102	0.086	0.057	0	0.034

b) Matriz de sensibilidades

	1	2	3	4	5	6	7
1	8.15E-10	4.38E-10	1.16E-10	1.62E-10	6.48E-11	1.37E-09	2.65E-10
2	1.45E-09	7.80E-10	2.07E-10	2.88E-10	1.15E-10	2.44E-09	4.71E-10
3	2.42E-09	1.30E-09	3.46E-10	4.82E-10	1.92E-10	4.09E-09	7.89E-10
4	2.88E-09	1.55E-09	4.11E-10	5.73E-10	2.29E-10	4.86E-09	9.37E-10
5	5.11E-09	2.74E-09	7.29E-10	1.01E-09	4.06E-10	8.62E-09	1.66E-09
6	0.507	0.272	0.072	0.100	0.040	0.855	0.164
7	0.445	0.239	0.063	0.088	0.035	0.750	0.144

c) Matriz de elasticidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	5.63E-10	0	0	3.54E-12	0	0	2.48E-10
2	1.82E-10	5.72E-10	1.60E-11	6.30E-12	3.31E-12	0	0
3	0	1.09E-10	2.05E-10	3.16E-11	0	0	0
4	0	3.24E-11	9.55E-11	4.38E-10	6.58E-12	0	0
5	0	0	0	4.44E-11	3.61E-10	0	0
6	0	0	0	0	0	0.821	0.034
7	0	0	0	0	0	0.034	0.110

Tabla 11. Matrices promedio de proyección (a), sensibilidades (b) y elasticidades (c) de *T. tepezapote* para el periodo 2001 – 2003 para las plantas categorizadas por altura. La fecundidad se calculó con base en el número de plántulas. Los tres valores más altos de sensibilidad y de elasticidad se indican con negritas. Se muestra la lambda promedio.

a) Matriz de proyección $\lambda = 0.987$

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.5155	0.0315	0.0275	0.0105	0	0	0.933
2	0.2175	0.673	0.121	0.0105	0.038	0	0
3	0.017	0.105	0.498	0.09805	0.0365	0	0
4	0.017	0.031	0.2445	0.735	0.0505	0	0
5	0.017	0	0	0.074	0.808	0	0
6	0	0	0	0	0.012	0.929	0.135
7	0	0	0	0	0	0.07	0.814
q_x	0.214	0.157	0.1065	0.069	0.0525	0	0.049

b) Matriz de sensibilidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.006	0.005	0.002	0.003	0.002	0.006	0.002
2	0.006	0.006	0.002	0.004	0.002	0.007	0.003
3	0.012	0.011	0.004	0.007	0.004	0.013	0.005
4	0.020	0.018	0.007	0.012	0.007	0.023	0.009
5	0.051	0.046	0.019	0.031	0.018	0.058	0.023
6	0.629	0.566	0.237	0.385	0.219	0.712	0.288
7	0.524	0.471	0.197	0.321	0.182	0.593	0.239

c) Matriz de elasticidades.

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.003	0.0001	6.4E-05	4.01E-05	0	0	0.002
2	0.001	0.004	0.0003	4.39E-05	9.02E-05	0	0
3	0.0002	0.001	0.002	0.0007	0.0001	0	0
4	0.0003	0.0005	0.001	0.009	0.0003	0	0
5	0.0008	0	0	0.002	0.014	0	0
6	0	0	0	0	0.002	0.670	0.039
7	0	0	0	0	0	0.042	0.197

Para el periodo 2001 – 2002 se puede observar que la permanencia más alta corresponde a la categoría 6, seguida de los individuos de la categoría 7, tendencia que se repite en la matriz de elasticidades. En la matriz de sensibilidades (b), los valores más altos se encuentran ubicados en las casillas de transición de las categorías 1 a la 6 y de la 4 a la 6. Es interesante señalar que a pesar de ser los valores más altos, esta transición realmente no existe. Para la población de *T. tepezapote* en el año 2001 – 2002 se observa una λ de 0.982, lo cual indica una leve tendencia al decrecimiento de la población.

En la matriz de proyección para el periodo 2002 – 2003 (tabla 10, a) se puede ver que los valores más altos se encuentran en las casillas de permanencia de los individuos de la categoría 6, 5 y 4 en orden decreciente. Para este año la población presenta una λ de 0.994. En la matriz de sensibilidades (b) los valores más altos se encuentran en las casillas de permanencia de los individuos de las categorías 6 y en las de transición de los individuos de la categoría 6 a la 7 y de la 1 a la 6. Se puede ver también que esta última transición no existe en realidad.

En cuanto a la matriz de elasticidades (c) los valores más altos se encuentran en las casillas de permanencia de los individuos de la categoría 6 y 7 y la transición de los individuos de la categoría 6 a la 7. Se puede ver que la permanencia de la categoría 6 de un año a otro es el único valor cuya importancia coincide en las tres matrices.

Para el periodo de los dos años juntos, la población muestra una λ de 0.98, idéntica a la del periodo 2001 - 2002. La transición más alta en el periodo 2001 – 2003 es la permanencia de los individuos de la categoría 6.

En cuanto a la matriz de sensibilidad (tabla 11, b), el segundo valor en importancia es la transición de los individuos de la categoría 1 a la 6 aunque, como hemos dicho, esta transición no existe.

Se puede ver que la permanencia de los individuos de la categoría 6 es el valor más alto en todas las matrices de transición y elasticidad para las dos variables excepto para el periodo 2001 – 2002 de las plantas categorizadas por diámetro.

El valor más alto de elasticidad (c), corresponde a la permanencia de los individuos del último estadio juvenil, seguido de la permanencia de los individuos adultos. Es interesante señalar que para el mismo periodo (2001-2003) los valores de elasticidad más altos son los de la permanencia de los individuos de la categoría 6, tanto para la variable altura como para el diámetro.

3.2.3 Análisis de la estructura de estadios.

Se realizó una comparación de la estructura de estadios observada y esperada para cada periodo. Las tablas 12, 13, y 14 muestran la estructura poblacional observada y la esperada a partir de las iteraciones de la matriz de proyección basada en categorías de altura para los periodos 2001-2002, 2002-2003 y 2001-2003 respectivamente.

Se realizó una prueba de G (Sokal y Rohlf 1998) para ver si existían diferencias entre el vector de estadios observados y el de esperados para los periodos 2001-2002 ($G = 36.526$, $p < 0.05$, $g.l = 6$), 2002-2003 ($G = 340.142$; $p < 0.05$, $g.l = 6$) y 2001-2003 ($G = 331.116$; $p < 0.05$, $g.l = 6$). Al igual que cuando se categorizó por diámetro, las diferencias entre lo observado y lo esperado fueron significativas.

Tabla 12. Estructura poblacional observada y calculada para la variable altura para el periodo 2001-2002. Se muestra también el número de categorías empleadas y el número de individuos en cada categoría.

Categorías por altura	Número de individuos por categoría	Proporción inicial	EEE*
1	29	0.111	0.171
2	47	0.180	0.211
3	54	0.206	0.114
4	38	0.145	0.191
5	41	0.157	0.103
6	21	0.080	0.111
7	31	0.118	0.095

Tabla 13 Estructura poblacional observada y calculada para la variable altura para el periodo 2002-2003. Se muestra también el número de categorías empleadas y el número de individuos en cada categoría.

Categorías por altura	Número de individuos por categoría	Proporción inicial	EEE*
1	16	0.162	0.251
2	48	0.175	0.135
3	39	0.125	0.035
4	46	0.191	0.050
5	35	0.137	0.020
6	22	0.112	0.424
7	29	0.095	0.081

Tabla 14 Estructura poblacional observada y calculada para la variable altura para el periodo 2001-2003. Se muestra también el número de categorías empleadas y el número de individuos en cada categoría.

Categorías por altura	Número de individuos por categoría	Proporción inicial	EEE*
1	29	0.168	0.127
2	47	0.176	0.101
3	54	0.123	0.038
4	38	0.189	0.062
5	41	0.135	0.045
6	21	0.111	0.533
7	31	0.094	0.091

*EEE= estructura estable de estadios.

3.2.4 Triángulo demográfico.

El triángulo demográfico basado en categorías de altura para el periodo 2001 – 2002 se muestran en la figura 8.

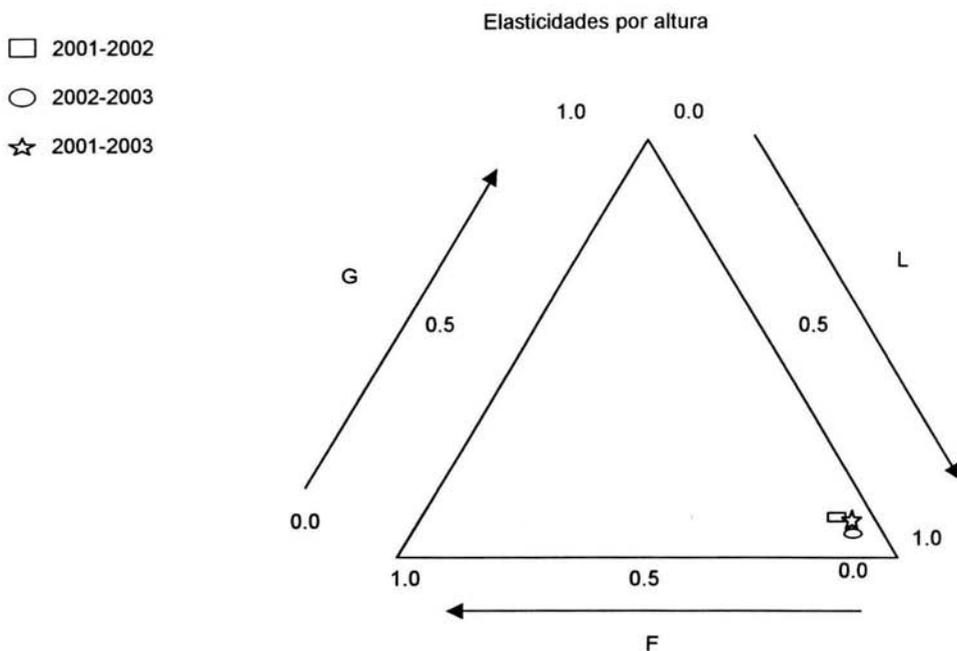


Figura 8. Triángulo de elasticidades para la variable altura para el periodo 2001 – 2002. G = Crecimiento, L = Supervivencia y F = Fecundidad.

Al igual que en el triángulo basado en las categorías por diámetro, los valores de permanencia son los que más contribuyen a la tasa finita de crecimiento poblacional. La suma de los valores correspondientes es de 0.90. El siguiente valor en importancia para λ es la suma de las elasticidades correspondientes a la región de crecimiento, con un valor de 0.06. La reproducción tiene poco efecto en el crecimiento de estas poblaciones de tila.

3.3 Crecimiento.

3.3.1 Variación promedio por categoría.

El seguimiento bimestral de las plantas permitió realizar un análisis de la variación en el diámetro como indicador del crecimiento de las plantas. En la figura 9 se presenta la variación promedio del diámetro por categoría. En el análisis se consideró a la categoría 6 aún cuando incluye a 12 individuos que rebasan un metro de altura, por considerar que los resultados obtenidos son relevantes.

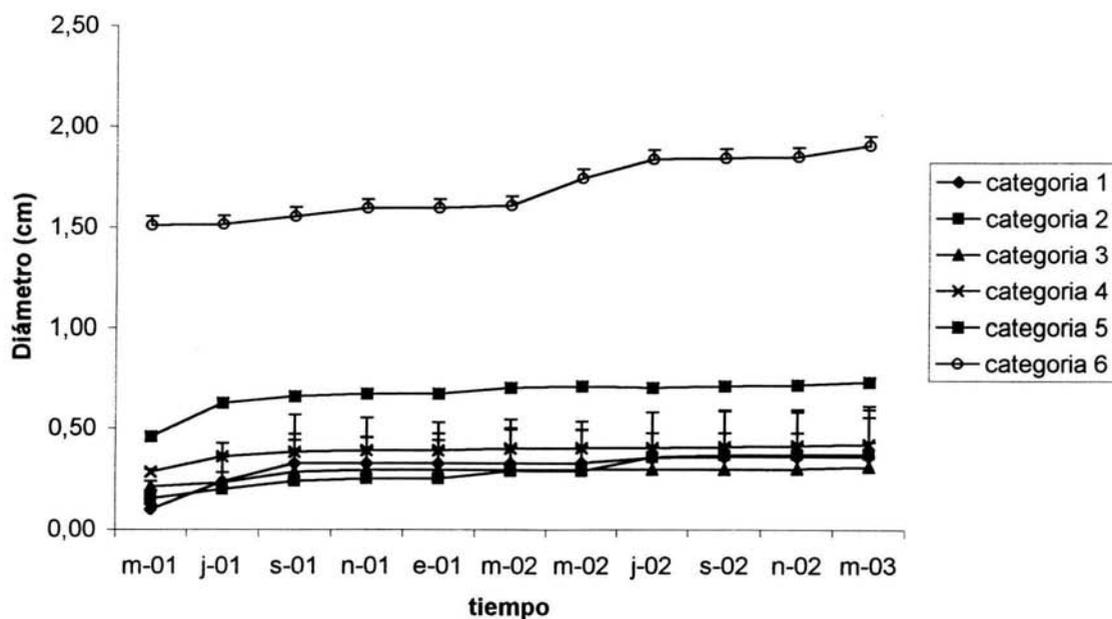


Figura 9. Crecimiento promedio del diámetro por categoría. Las barras muestran el error típico.

Se puede observar que el crecimiento del diámetro no es constante, si no estacional, y se presenta en los meses que corresponden a la época de lluvias (mayo a octubre). Esta tendencia se presenta en todas las categorías, pero se puede observar más claramente en los individuos de las categorías 1, 2 y 6. De de noviembre de 2001 a marzo de 2002 los individuos se mantuvieron con un diámetro más o menos constante, lo que puede estar indicando que no hay crecimiento como una respuesta de las plantas a la época de secas. Como se estableció en la metodología, el último mes considerado para el análisis de crecimiento fue marzo del 2003, aunque no se tomaron medidas en enero de ese año .

3.3.1.2 Tasa de crecimiento por diámetro y por altura.

Con los registros anuales de la altura y del diámetro de los 261 individuos censados, se determinó, para las dos variables y para los periodos 2001-2002, 2002-2003, así como para los dos periodos juntos la tasa de incremento relativo según la siguiente ecuación (Wilson y Tilman 1991):

$$r = (\ln (X_f / X_i)) / t \quad (11)$$

donde

r = tasa relativa de incremento,

X_i = tamaño inicial observado

X_f = tamaño final observado

t = tiempo (en meses)

En la tabla 15 se puede observar que las tasas promedio de incremento para la variable diámetro son mayores en el primer año de estudio, y que en el segundo periodo son muy bajas. También se puede ver que las primeras categorías son las que más crecen y que la tasa de crecimiento va disminuyendo conforme aumenta el tamaño de las plantas.

La tabla 16 muestra que la altura tiende a incrementar más marcadamente en el primer periodo en las primeras categorías. Se puede observar que para este periodo, la categoría 5 mostró un decremento. Para el segundo año, los valores de crecimiento en la mayoría de las categorías, exceptuando la 1 y la 3, muestran un decremento de la altura.

Se puede observar que en general, la tasa promedio de incremento para los dos periodos es más alta para el diámetro que para la altura.

Tabla 15. Tasas relativas de crecimiento (r) por categoría y promedio anual para la variable diámetro para los periodos 2001-2002, 2002-2003 y 2001-2003. r = tasa relativa de crecimiento

Categoría	2001-2002	2002-2003	2001- 2003
1	0.079	0.008	0.038
2	0.032	0.015	0.019
3	0.018	0.004	0.007
4	0.007	0.004	0.004
5	0.009	0.003	0.004
6	0.006	0.005	0.005
7	0.001	0.001	0.001
Promedio	0.021	0.006	0.011

Tabla 16 Tasas relativas de incremento por categoría y promedio anual para la variable altura para los periodos 2001-2002, 2002-2003 y 2001-2003.

Categoría	2001-2002	2002-2003	2001- 2003
1	0.027	0.001	0.014
2	0.005	-0.001	0.001
3	0.001	0.001	0.002
4	0.004	-0.001	0.001
5	-0.010	-0.006	-0.007
6	0.003	-0.001	0.001
7	0.010	-0.014	-0.002
Promedio	0.006	-0.003	0.001

3.3.2 Dinámica de ramas en individuos menores de un metro.

El número de ramas de cada planta menor a un metro fue registrado bimestralmente diez veces, y se tomó un último registro en mayo de 2003. En total se contaron las ramas de 221 plantas. La figura 9 muestra el número promedio de ramas que presentó el conjunto de plantas menores a un metro.

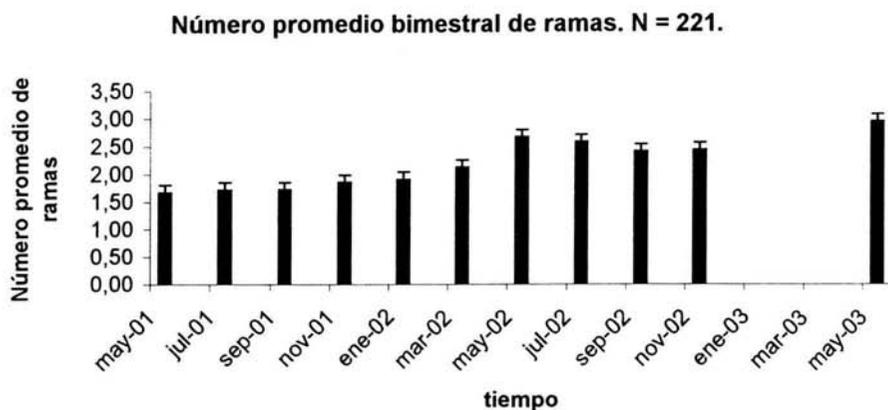


Figura 10. Número promedio bimestral de ramas en las plantas menores a 1m.
N=221. Las barras corresponden al error típico.

En esta figura se puede observar que durante el primer año de estudio el número promedio de ramas de los individuos de menos de un metro de altura incrementó de manera constante, aunque no muy marcadamente. La variación en el número de ramas de estos individuos es considerable. Entre noviembre de 2001 y marzo de 2002 se presentó un mayor incremento en el número de ramas, mismo que alcanza su máximo en mayo de 2002 y mayo de 2003. Esto indica una marcada estacionalidad en la presencia, producción y sobrevivencia de ramas en las plantas de este tamaño.

En la figura 11 se muestra el número promedio anual de ramas de los 221 individuos menores a un metro. El número promedio de ramas en cada año es diferente y en esta figura es evidente que el número de ramas aumenta con el paso del tiempo, siendo el cambio más drástico del año 2001 al año 2002.

Número promedio anual de ramas. N = 221.

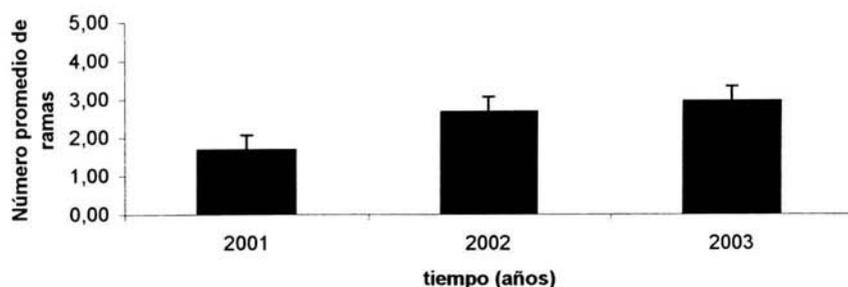


Figura 11. Número promedio anual de ramas. N= 221. Las barras corresponden al error típico.

3.3.3 Destino por categorías con base en el número de ramas.

Con base en los datos bimestrales del número de ramas y en la categorización de acuerdo a este parámetro se construyó una tabla de destino que agrupa las probabilidades de transición de una categoría a otra según el número de ramas. Esto se realizó para los periodos mayo 2001 a mayo 2002 (01-02) y de mayo 2002 a mayo 2003 (02-03). En la tabla 17 se muestran los destinos por categoría de ramas para el periodo 01-02.

Tabla 17 Tabla de destino de individuos de *T. tepezapote* categorizados en función del número de ramas para el periodo 2001-2002. Los cuatro valores más altos se indican en negritas.

	0 ó 1 ramas	2 ó 3 ramas	4 ó 5 ramas	6 ó más ramas
0 ó 1 ramas	0.664	0.105	0.071	0
2 ó 3 ramas	0.174	0.552	0.285	0.05
4 ó 5 ramas	0.020	0.078	0.357	0.05
6 ó más ramas	0	0.210	0.142	0.9
q_x	0.140	0.052	0.142	0

La mayoría de las plantas permanecieron con el mismo número de ramas que tenían en el primer año. Así, el 66.4% de los individuos que tenían una o ninguna rama en mayo de 2001 presentaron el mismo número en mayo de 2002, mientras que el 55.3% permanecieron con dos o tres ramas en ese intervalo, el 35.7% permaneció con cuatro o

cinco, y el 90% con seis. El incremento más marcado en el número de ramas se dio en la segunda categoría, pues 21% de los individuos con 2 ó 3 ramas pasó a la categoría de 6 ó más. Cabe señalar también que el 17.4% de los individuos que no tenían ninguna rama o tenían una pasó a la categoría de aquellos que tenían 2 ó 3.

Las retrogresiones causadas por la muerte de las ramas se presentan en casi todos los casos, con excepción del paso de individuos con 6 ramas a individuos con una ó ninguna rama. El 90% de las plantas con 6 ó más ramas se mantuvo con el mismo número de un año al otro. Generalmente las plantas más pequeñas perdían ramas al quedar cubiertas por las hojas que caían del dosel.

El último renglón de la tabla 17 muestra la mortalidad en cada una de las categorías según el número de ramas. Se puede observar que es en la transición de las categorías de 1 a 2, y de 4 a 5 ramas en donde se concentra la mortalidad más alta. Es interesante señalar que es en la segunda donde se agrupa el menor porcentaje de individuos respecto al total de la población muestreada y donde los tamaños son cercanos al metro de altura.

La tabla 18 muestra el comportamiento de las plantas según el número de ramas reportadas para el periodo 2002-2003.

Tabla 18. Tabla de destino de individuos de *T. tepezapote* categorizados en función del número de ramas para el periodo 2002-2003. Los cuatro valores más altos se encuentran en negritas.

	0 ó 1 ramas	2 ó 3 ramas	4 ó 5 ramas	6 ó más ramas
0 ó 1 ramas	0.730	0.173	0	0
2 ó 3 ramas	0.125	0.615	0.307	0
4 ó 5 ramas	0	0.096	0.230	0.222
6 ó más ramas	0	0.038	0.461	0.777
q_x	0.144	0.076	0	0

En el periodo 2002-2003 la mayoría de las plantas permanecieron con el mismo número de ramas, al igual que en el periodo anterior. El 73% de las plantas que tenían una o ninguna rama en mayo del 2002 permanecieron en la misma categoría para el siguiente año. En el

caso de las plantas que tenían 4 ó 5 ramas, el 46% llegó a tener al siguiente año 6 o más ramas. La primera categoría mostró un porcentaje mucho menor de ramificación en el segundo año que en el primero. Las retrogresiones se presentan en todas las categorías, y en este año, las plantas de la categoría de 6 ó más ramas perdieron pocas ramas. En el año anterior, en la categoría de 6 ó más ramas sólo hubo 10% de retrogresión, mientras que en 2003 este proceso fue de 22%. Esto puede ser por que las plantas de año anterior crecieron y la poca pérdida en el número de ramas se refleja en este proceso.

Las tablas 19 y 20 muestran el número de individuos de cada una de las categorías de tamaño por diámetro y por altura que quedan englobadas en cada una de las categorías por número de ramas.

Se puede ver que el 57% de la población inicial de individuos de menos de un metro de altura se encuentra incluida en la categoría de 0 a 1 ramas. El valor más bajo en cuanto al porcentaje de individuos incluidos en las categorías por ramas es de 5% correspondiente a los individuos de la categoría 4 a 5 ramas.

La mayoría de los individuos categorizados por diámetro se encuentran presentes en la primera categoría de ramas (0 a 1).

Tabla 19. Número de individuos de cada una de las categorías de tamaño por diámetro que quedan incluidas en cada una de las categorías por número de ramas.

CATEGORÍAS POR RAMAS	CATEGORÍAS POR DIÁMETRO (CM)	NUMERO DE INDIVIDUOS	% DE INDIVIDUOS DE LA CATEGORÍA DIAMÉTRICA CORRESPONDIENTE AL NÚMERO DE RAMAS	% DE LA POBLACIÓN TOTAL CORRESPONDIENTE AL NÚMERO DE RAMAS
0 a 1	0.05-0.149	50	0.34	0.192
	0.15-0.19	36	0.24	0.138
	0.2-0.29	42	0.28	0.161
	0.3-0.49	16	0.11	0.061
	0.5-0.89	5	0.03	0.019
	0.9-14.9	0	0.00	0.000
Total		149		0.571
2 a 3	0.05-0.149	7	0.18	0.027
	0.15-0.19	4	0.11	0.015
	0.2-0.29	2	0.05	0.008
	0.3-0.49	9	0.24	0.034
	0.5-0.89	11	0.29	0.042
	0.9-14.9	5	0.13	0.019
Total		38		0.146
4 a 5	0.05-0.149	2	0.14	0.008
	0.15-0.19	2	0.14	0.008
	0.2-0.29	0	0.00	0.000
	0.3-0.49	2	0.14	0.008
	0.5-0.89	5	0.36	0.019
	0.9-14.9	3	0.21	0.011
Total		14		0.054
6 ó más	0.05-0.149	0	0.00	0.000
	0.15-0.19	0	0.00	0.000
	0.2-0.29	1	0.05	0.003
	0.3-0.49	0	0.00	0.000
	0.5-0.89	3	0.15	0.011
	0.9-14.9	16	0.80	0.061
Total		20		0.076

Tabla 20. Número de individuos de cada una de las categorías de tamaño por altura que quedan incluidas en cada una de las categorías por número de ramas.

CATEGORÍAS POR RAMAS	CATEGORÍAS POR ALTURA (CM)	NUMERO DE INDIVIDUOS	% DE INDIVIDUOS DE LAS CATEGORÍAS POR ALTURA CORRESPONDIENTE AL NÚMERO DE RAMAS	% DE LA POBLACIÓN TOTAL CORRESPONDIENTE AL NÚMERO DE RAMAS
0 a 1	0.05-0.1	24	0.16	0.092
	0.11-0.149	42	0.28	0.161
	0.15-0.199	45	0.30	0.172
	0.2-0.29	29	0.19	0.111
	0.3-0.99	9	0.06	0.034
	1.0-10	0	0.00	0.000
Total		149		0.571
2 a 3	0.05-0.1	4	0.11	0.015
	0.11-0.149	4	0.11	0.015
	0.15-0.199	6	0.16	0.023
	0.2-0.29	7	0.18	0.027
	0.3-0.99	14	0.37	0.054
	1.0-10	3	0.08	0.011
Total		38		0.146
4 a 5	0.05-0.1	1	0.07	0.004
	0.11-0.149	1	0.07	0.004
	0.15-0.199	2	0.14	0.008
	0.2-0.29	1	0.07	0.004
	0.3-0.99	8	0.57	0.031
	1.0-10	1	0.07	0.004
Total		14		0.054
6 ó más	0.05-0.1	0	0.00	0.000
	0.11-0.149	0	0.00	0.000
	0.15-0.199	0	0.00	0.000
	0.2-0.29	1	0.05	0.003
	0.3-0.99	9	0.45	0.034
	1.0-10	10	0.50	0.038
Total		20		0.076

En esta tabla se puede ver que, al igual que con las categorías diamétricas, la mayor parte de los individuos categorizados por altura se distribuyen principalmente en las primeras categorías por ramas, sobre todo en la primera que posee un 57% de la población inicial. Es interesante señalar que en la categoría de 6 ó más ramas hay 20 individuos, mientras que en la que le antecede solo hay 14.

3.4 Germinación

3.4.1 Germinación en condiciones controladas.

En la figura 12 se muestra el porcentaje de semillas que germinaron en cada sustrato y en cada tratamiento.

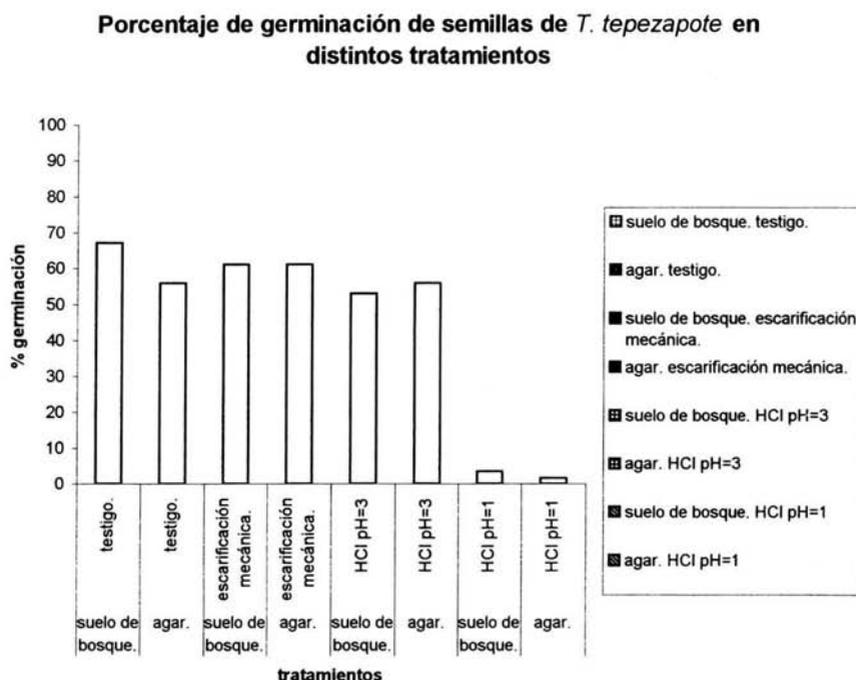


Figura 12. Porcentaje de semillas germinaron en agar al 2% y en suelo de bosque.

Se muestran los diferentes tratamientos a los que se sometieron las semillas

N=100 semillas por tratamiento.

Los análisis estadísticos permitieron observar que el sustrato (suelo de bosque o agar) no tiene un efecto significativo sobre el porcentaje de germinación de las semillas de tila ($F = 0.76$; $p = 0.44$; g.l. = 1). El ANOVA mostró que los tratamientos son los que influyen significativamente en las tasas de germinación de la especie ($F = 121.51$; $p = 0.001$; g. l. = 3).

Los resultados muestran que la germinación de las semillas sometidas a la inmersión en ácido clorhídrico con pH de 1 difiere significativamente de la germinación de las semillas sometidas a los otros tratamientos ($t = 21.79$; $p < 0.05$; g.l. = 3; $t = 21.80$; $p < 0.05$; g.l. = 3; $t = 19.75$; $p < 0.05$; g.l. = 3). En otras palabras, no hay diferencias significativas en la germinación de las semillas escarificadas mecánicamente y los testigos, ni tampoco entre estos dos y las tratadas con ácido clorhídrico diluido. El ácido clorhídrico concentrado impide la germinación.

En la figura 13 se muestra el número acumulado de semillas que germinaron en agar y suelo de bosque. En esta figura se puede observar que la germinación en ambos sustratos inicia antes si las semillas presentan escarificación mecánica, aún cuando el porcentaje final de germinación no presenta diferencias significativas. Las semillas escarificadas germinaron antes que las sometidas a los demás tratamientos sobre agar. En cuanto a las charolas con suelo de bosque, se presenta un comportamiento similar de germinación, pero después de 45 días de experimento, las semillas testigo alcanzaron un porcentaje mucho mayor de germinación.

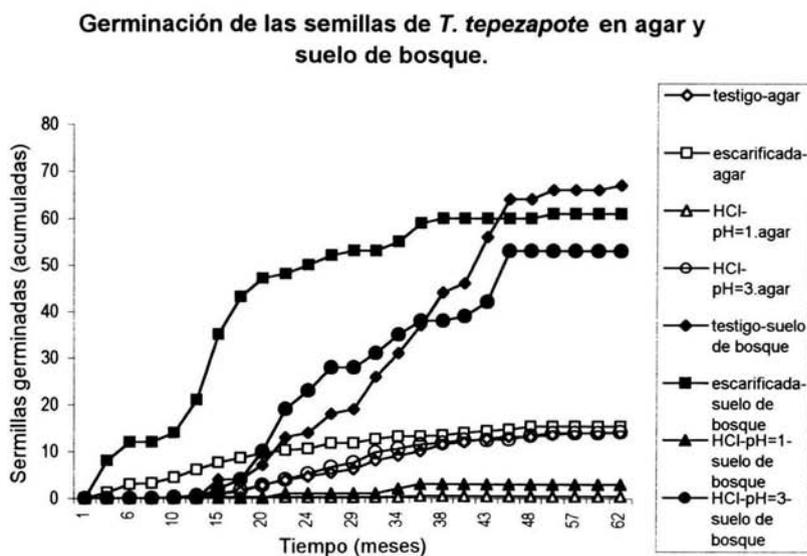


Figura 13. Germinación de las semillas de *T. tepezapote* en agar y suelo de bosque. N = 800.

3.4.2 Germinación en el campo.

Los resultados de la germinación en el campo se muestran en la tabla 21. En ella se puede ver que al cabo de cuatro meses de haber estado sobre el suelo, el número de semillas presentes en las bolsas es de menos de la mitad, y seis meses después no queda ninguna. En otras palabras, las semillas que no germinan rápidamente se descomponen, lo que probablemente impide la formación de un banco de semillas.

Tabla 21. Germinación de semillas colocadas en bolsas reticuladas en condiciones naturales. Los resultados se muestran para los meses de mayo a noviembre de 2001.

C.V.= coeficiente de velocidad de germinación de Kotowsky. N = 500.

Sitio de estudio				
Fecha	número de semillas que germinaron	%	restantes	%
May-01	0	0	500	100
Jul-01	101	20.2	399	79.8
Sep-01	13	2.6	185	37
Nov-01	0	0	0	0
C.V.	2.992			
Sitio conservado				
Fecha	número de semillas que germinaron	%	restantes	%
May-01	0	0	500	100
Jul-01	98	19.6	402	80.4
Sep-01	0	0	120	24
Nov-01	0	0	0	0
C.V.	3.333			

En la tabla 21 se puede observar que en julio el porcentaje de semillas que germinaron en cada una de las bolsas que previenen de la depredación es semejante. En el sitio perturbado hubo una germinación mayor que alcanzó un porcentaje total de 20.2%. En el sitio conservado la germinación de las semillas en las bolsas tuvo valores similares, siendo el porcentaje de germinación de 19.6% de las semillas colocadas al principio. Para el mes de septiembre del mismo año solo hubo germinación en el sitio perturbado.

En los lotes de semillas que fueron colocados directamente sobre el suelo del bosque, sin protección alguna se observó un mayor porcentaje de germinación en la zona perturbada que en la conservada, y en ambas la germinación se observó dos meses después de que las semillas fueron colocadas. Además, en ninguna de las zonas se encontraron semillas sin germinar en septiembre, lo cual indica que fueron depredadas o descompuestas. Estos resultados se muestran en la Tabla 22.

Tabla 22. Germinación de semillas colocadas en cuadros. Los resultados se muestran para los meses de mayo a septiembre de 2001. C.V. = coeficiente de velocidad de germinación de Kotowsky. N=300

Sitio de estudio			
Fecha	número de semillas que germinaron	sin germinar	ausentes
May-01	0	300	0
Jul-01	63	40	197
Sep-01	0	0	300
C.V.	3.333		
Sitio conservado			
Fecha	número de semillas que germinaron	sin germinar	ausentes
May-01	0	300	0
Jul-01	6	18	276
Sep-01	0	0	300
C.V.	3.333		

En cuanto a la germinación en los cuadros, se puede ver en la tabla 22 que la germinación en el sitio perturbado fue mayor que en el sitio conservado, lo que nos podría estar hablando de las condiciones diferenciales en ambas zonas. Así mismo, en el sitio conservado se muestra un número mayor de semillas ausentes, siendo quizá el reflejo de la depredación o la descomposición en el suelo del bosque.

El coeficiente de velocidad de germinación en el sitio perturbado es ligeramente menor que en el sitio conservado para las semillas colocadas en bolsas. En cuanto a las semillas colocadas en los cuadros, el coeficiente de velocidad de germinación es idéntico en ambas zonas.

Capítulo IV

4. DISCUSIÓN.

4.1 Tasa de supervivencia

Es en las primeras etapas de vida de una planta cuando la probabilidad de morir es mayor (Harper 1977; Lieberman y Putz 1987; Swaine *et al.* 1987; Rey *et al.* 2000; Mendoza-Hernández 2002). Una vez que se ha dado el proceso de germinación, son muchos los factores que determinan el que los individuos de una población sobrevivan. Para *T. tepezapote*, el porcentaje de supervivencia en los primeros estadios de desarrollo después de la germinación es alto (82%) lo que puede indicar que las condiciones particulares donde la especie se desarrolla son propicias para su establecimiento y supervivencia (Schupp 1995; Rey *et al.* 2000; Mendoza 2002), pero también puede deberse a que la especie posee características adaptativas surgidas como consecuencia de las presiones selectivas. En este sentido, *T. tepezapote* presenta un banco persistente de plántulas cuyo crecimiento es relativamente lento y se acentúa en la época de lluvias, cuando la disponibilidad de agua no es una limitante. Los bancos de plántulas se forman en especies que poseen un retraso mínimo entre el tiempo de dispersión y la germinación. Muchas de estas plantas no forman un banco de semillas en el suelo (Canham y Marks 1985), algo que al parecer sucede con esta especie dado que las condiciones de humedad son altas y propicias para la descomposición de las semillas. Las presiones de selección más intensas se concentran en las semillas, muy pocas de las cuales alcanzan a germinar.

4.2 Reclutamiento

En el sitio perturbado, la presencia de claros brinda las condiciones necesarias para que algunas especies se establezcan. En general se reconocen dos categorías de árboles dependiendo de su patrón de colonización (Swaine y Whitmore 1988), las cuales incluyen a especies pioneras, no tolerantes a la sombra o heliófilas, que germinan, se establecen, y crecen solamente en los claros; y a especies que no requieren demasiada luz para crecer, i.e., a especies que germinan y se establecen en la sombra, sin rebasar los primeros estadios

de crecimiento. Esta clasificación debe interpretarse como un continuo y no como dos categorías discretas. Las plantas heliófilas se desarrollan cuando se abre un claro y cuentan con los recursos, particularmente lumínicos, que disparan su crecimiento. Al parecer *T. tepezapote* se podría incluir en la primera de estas categorías, dado que en condiciones de perturbación, i.e. con presencia de claros en el dosel como en el sitio de estudio, en donde se presentan estadios de desarrollo iniciales e intermedios. En contraste, en el sitio más conservado fue donde se encontraron solamente individuos adultos. Sin embargo, en el bosque de Teipan, los árboles de *T. tepezapote* son característicos del subdosel (Mejía-Domínguez 2003) y se desarrollan en condiciones de relativa carencia de luz. Es así que esta especie no puede ser catalogada como una especie tolerante a la sombra o como una especie pionera en sentido estricto, lo que puede estar reflejando diferentes mecanismos de respuesta a las condiciones ambientales por parte de los diferentes estadios, con un fuerte efecto en la dinámica de la población.

Se han realizado experimentos que demuestran que la germinación y el establecimiento temprano de especies del género *Ternstroemia* son favorecidos por la cobertura de hojarasca de encino en el suelo. Estos datos permiten apuntar, que si bien la caída de hojas del dosel puede enterrar y causar la muerte del ápice de las plantas de las primeras categorías de tamaño, también crea las condiciones microambientales para que las semillas germinen y las plantas establezcan (Camacho-Cruz *et al.* 2000). Esta contradicción apunta hacia un conflicto semilla-plántula (Schupp 1995).

4.3 Fecundidad

Las dos diferentes maneras de estimar la fecundidad de *T. tepezapote* permiten inferir que existe un alto porcentaje de mortalidad en la transición del estadio de semilla a plántula. La fecundidad diferencial observada en los diferentes periodos de este estudio puede ser el resultado de condiciones ambientales distintas a lo largo del tiempo. El cálculo de la fecundidad a partir del número de plántulas reclutadas parece ser una mejor aproximación para conocer la dinámica reproductiva de la especie cuando no se sigue una cohorte. Si se contara con una tabla de vida dinámica completa, la relación entre las semillas producidas y las plántulas reclutadas sería más exacta. Dado que se cuenta con datos estáticos que reúnen

a todos los individuos presentes en el momento del inicio del estudio, independientemente de la cohorte a la que pertenecen, es mejor obtener una aproximación a la fecundidad a través del número de plántulas presentes, que es un dato real y que no sobrevalora la contribución de la fecundidad a la tasa finita de crecimiento.

La diferencia en la producción de estructuras reproductivas en las dos zonas puede deberse a muchas causas, una de las cuales probablemente sea la diferencia en la exposición a la radiación solar en ambas zonas. En la zona perturbada, los individuos se encuentran más expuestos a la radiación solar dado que existe una cantidad mayor de claros en el dosel del bosque. Durante este trabajo se observó preliminarmente que *T. tepezapote* es una especie cuyas estructuras reproductivas se encuentran en las ramas más expuestas a la luz solar. Quizá la exposición diferencial a la radiación solar en la que se encuentran sometidos los individuos de la zona perturbada permitan a los mismos a fructificar más rápidamente, aunque el número de frutos y semillas sea menor que en la zona más conservada.

La floración y la fructificación se pueden ver disparadas por los factores ambientales de acuerdo a condiciones internas de las plantas, entre las que destaca la cantidad de energía disponible que éstas tengan. Por ello se puede explicar el hecho de que los árboles de tila no se reproducen hasta sino hasta que alcanzan alrededor de los 10 metros de altura y/o 15 cm de diámetro. Este lapso pre-reproductivo puede tomar varios años, durante los cuales las plantas corren el riesgo de morir sin dejar descendencia, pero una vez que han alcanzado la madurez son capaces de producir semillas muy numerosas en cada estación reproductiva, y su tasa de supervivencia es alta.

4.4 Contribución relativa de cada una de las categorías de tamaño a la tasa finita de crecimiento.

Tanto la categorización por diámetros como la categorización por altura muestran que los estadios que más contribuyen de manera relativa al crecimiento de la población son los estadios juveniles tardíos y los adultos, i.e., las elasticidades más altas se encuentran hacia las últimas categorías. El cálculo de las matrices basadas en categorías de altura permitió identificar muchas regresiones a estadios anteriores, debido a la muerte del ápice de muchas

plantas causado porque quedan cubiertas por la abundante hojarasca que cae de los árboles más grandes. Estas plantas desarrollaban ramas laterales, perdiendo altura. Por lo tanto, al introducir los valores de transición a las matrices correspondientes, la tasa finita de crecimiento poblacional fue menor. Con base en lo anterior podemos concluir que el diámetro es una variable más confiable para este tipo de análisis.

La fecundidad calculada a partir del número promedio de semillas puede llevarnos a conclusiones muy diferentes a las obtenidas con la cuantificación de la fecundidad a través del número de plántulas presentes. En general, los árboles, después de alcanzar cierto umbral de altura, presentan valores de elasticidad altos en la permanencia y más bajos en las otras regiones de la matriz (Silvertown et al. 1993; Mendoza-Hernández 2002). Sin embargo, hay estudios que demuestran que para plantas perennes los valores de elasticidad pueden presentar un cierto patrón de comportamiento durante varios años y variar drásticamente en un período en particular debido a modificaciones ambientales temporales o cíclicas (Golubov *et al.* 1999). Cabe considerar la posibilidad de que la tila, al igual que otras especies arbóreas, presente esporádica o periódicamente períodos de reproducción y/o reclutamiento masivos que en ese año en particular influyan importantemente en la tasa finita de crecimiento. Sin embargo, para determinar si esto realmente sucede se requieren estudios posteriores de varios años de duración.

4.5 Producción de ramas como mecanismo de exploración y ocupación del espacio

La exploración del espacio y del recurso lumínico parece ser relativamente poco importante para los individuos menores a 1m dado que la mayoría de estas plantas permanecieron con el mismo número de ramas en los dos periodos de estudio (figuras 10 y 11). En el periodo 2002-2003, el 46% de las plantas con 4 ó 5 ramas incrementaron el número de ramas, y el promedio general de todos los individuos menores a 1m muestran que fue en ese año cuando la producción incrementó, lo que nos estaría hablando de que en ese periodo de tiempo las condiciones ambientales fueron más propicias para la ramificación y el crecimiento. Este incremento puede también ser el resultado de una mayor caída de hojarasca por las especies del dosel, causado por una mayor precipitación, aunque los datos climáticos precisos no estén disponibles por la falta de una estación climática. La caída de

hojarasca favorece la ramificación porque, como se mencionó anteriormente, lastima al ápice y le causa la muerte, induciendo así el crecimiento lateral.

Al no haber una producción alta de estructuras exploratorias, los individuos de *T. tepezapote* pueden estar sujetos a una baja competencia por recursos lumínicos o quizá como se ha visto en otras especies, las plantas cercanas no juegan un papel importante en la arquitectura y exploración del espacio de los individuos de tila dado que no representan una gran competencia, ya sea por su lejanía o por el tamaño y forma de sus copas (Muth y Bazzaz 2003). Otra explicación a la baja producción de ramas es la eficiencia con las que están dispuestas en el espacio, ya que la competitividad es definida como la habilidad para capturar o adquirir recursos disponibles (Tremmel y Bazzaz 1995). Finalmente también, el número de meristemas puede ser limitado.

4.6 Análisis bimestral del crecimiento.

El análisis del crecimiento se realizó considerando la altura y el diámetro. En cuanto a la primera, las plantas de las primeras categorías fueron las que crecieron más.

El crecimiento de la tila, particularmente tomando en cuenta el diámetro, se concentra en los meses de mayo a noviembre, correspondientes a la época de lluvias. Según las tasas relativas de crecimiento (Tabla 15), es en las primeras categorías cuando el incremento en diámetro es mayor. Conforme las plantas crecen, las tasas de incremento decrecen después de un tiempo. Para el primer periodo, el crecimiento relativo fue mayor que en el segundo periodo, quizás por la disponibilidad de recursos en ese año en particular. Al parecer existe una concordancia en los valores de crecimiento y de fecundidad, ya que fue en el primer año de este estudio cuando las plantas crecieron y se reprodujeron más.

En cuanto al crecimiento por altura, muchas de las plantas presentaron tasas negativas debido a la disminución en altura causada por la muerte del ápice. Esto se puede deber a que en la mayoría de las plantas se registraron fracturas del ápice, dado que la hojarasca proveniente del dosel y en general de plantas de estratos más altos a los de los individuos muestreados, dañaba al ápice y provocaba un crecimiento inclinado. Este crecimiento

generalmente se vio obstaculizado porque la hojarasca tendía a cubrir a las plantas totalmente, provocando que el ápice muriera o quedara totalmente cubierto, con lo cual el crecimiento lateral de las ramas era estimulado. De esta manera, no era raro encontrar plantas de las primeras categorías cuyo crecimiento principal fuera lateral y no vertical, pues las ramas emergían de entre la hojarasca dando la impresión de un crecimiento horizontal ajeno a esta especie. Por ello, es mejor utilizar el diámetro que la altura en este tipo de análisis. Es en el segundo año cuando la disminución de la altura es más evidente, lo que nuevamente nos podría estar diciendo que fue en este periodo cuando las hojas de los árboles sepultaron a las plantas, ya sea por un incremento en la precipitación o del viento. Al igual que en las plantas categorizadas por diámetro, las categorizadas por altura presentan un mayor crecimiento en el primer año de estudio y una retrogresión más alta en el segundo.

4.7 Patrones de germinación de las semillas.

Las semillas de tila no mostraron una preferencia por alguno de los sustratos empelados (agar y suelo de bosque) para germinar. Las semillas que fueron sometidas a la inmersión en HCl concentrado (pH =1) son las que muestran el menor porcentaje de germinación. Esto puede ser el resultado de la muerte del embrión a causa de la alta acidez. Sin embargo, cuando las semillas fueron sometidas a la inmersión en HCl con un pH de 3, los porcentajes obtenidos fueron significativamente mayores, lo mismo que para las semillas escarificadas mecánicamente y para las que fungieron como testigo. El hecho de que no haya diferencias significativas entre las semillas no escarificadas y las escarificadas mecánica o químicamente indica que no hay un problema de imbibición debido a la testa. Cabe recordar que estas semillas son lisas y no cuentan con una testa particularmente dura, pero están cubiertas por un polvo fino, de color rojo brillante, ligeramente impermeable que se desprende muy fácilmente. Hernández-Apolinar y Martínez-Romero (*com. pers.*) observaron que las semillas almacenadas por un tiempo responden más lentamente y tienen tasas de germinación menores a las de las semillas recién colectadas.

Los resultados de los experimentos de germinación en ambientes controlados nos permiten concluir que las semillas jóvenes no presentan mecanismos de latencia innata que les

impidan germinar en cuanto la humedad se los permite. La latencia de las semillas se ha interpretado como una forma de enfrentar variaciones espacio-temporales, pero también se sabe que muchas especies lo hacen no a través de un banco de semillas con latencia innata o inducida, si no de un banco de plántulas con el crecimiento prácticamente detenido. Sin embargo, las semillas escarificadas mecánicamente germinan cerca de una semana antes, por lo que es posible suponer que la escarificación facilita la germinación pero no llega a afectar su porcentaje final.

Aunque aún son necesarios estudios posteriores para poder tipificar completamente los distintos aspectos de la germinación de las semillas de esta especie, los experimentos de germinación en ambientes controlados y el registro de la germinación en el sitio de estudio realizados en este trabajo nos permiten deducir que la tila, como se discutió anteriormente, forma un banco de plántulas y no uno de semillas, y que los genotipos de aquellas semillas que no logran germinar rápidamente se pierden debido a procesos de putrefacción y de depredación acelerados.

En cuanto a las semillas colocadas en el bosque en las bolsas que previenen la depredación, las del sitio de estudio y las del sitio conservado germinaron de manera similar. Un mes después de montado el experimento, el 20% de las semillas colocadas en el sitio perturbado había germinado y las semillas colocadas en el sitio conservado alcanzaron un 19%. Aunque las tasas de germinación son relativamente similares, es en el sitio conservado donde el establecimiento es menor. Después de tres meses, las semillas restantes se encontraban en un estado avanzado de descomposición. A pesar de que las semillas se colocaron en bolsas que previnieron la depredación por parte de granívoros, la humedad del suelo crea las condiciones necesarias para la degradación de las semillas. Esta condición indica que muy probablemente, esta especie posee un retraso mínimo entre el tiempo de dispersión y germinación (Canham y Marks 1985), dado que después de relativamente poco tiempo, las semillas que no germinaron se descomponen y no parecen crear un banco de semillas en el suelo. Esta característica puede ser vista como un proceso de adaptación que permite conservar genotipos en el banco de plántulas, más que en un banco de semillas en el suelo (van der Valk 1992; Orozco-Segovia *et al.* 1993). Para llegar a conclusiones definitivas al respecto, es todavía necesario analizar en detalle el banco de semillas del

suelo.

5. Conclusiones.

- La tasa de supervivencia de esta especie, después de la germinación, es relativamente alta. Por el contrario, la tasa de supervivencia de las semillas en el suelo es muy baja.
- *Ternstroemia tepezapote* posee un banco de plántulas que presenta un crecimiento reprimido bajo el dosel, y más rápido en las zonas más iluminadas, como los claros. No se encuentran plántulas ni juveniles en las zonas conservadas caracterizadas por un dosel cerrado y, por el contrario, son muy abundantes en las medianamente perturbadas. Esto apunta hacia un proceso dinámico de colonización de claros que tiene una fuerte influencia en la estructura de la población y de la comunidad a la que pertenece. Este dinamismo concuerda con la visión del “nuevo paradigma” del equilibrio ecológico propuesto por Wu y Loucks (1995) entre otros.
- *T. tepezapote* presenta un crecimiento marcadamente estacional; la época de lluvias marca el periodo de mayor crecimiento, a pesar de la que la humedad es alta todo el año en el bosque de Teipan
- *T. tepezapote* es una especie leñosa, perenne e iterópara en la que supervivencia de los individuos de las últimas categorías es el proceso que más efecto tiene sobre la tasa finita de crecimiento.
- Las categorías diamétricas resultaron más confiables que las de altura para el análisis poblacional y de crecimiento.
- La estimación de la fecundidad a partir de una aproximación al número promedio de semillas producidas por cada individuo reproductivo es más adecuada para el seguimiento de una cohorte que para el de una población en la que se encuentran individuos de muchas cohortes, como es la de la tila en el bosque de Teipan

- Las semillas de la tila germinan con relativa facilidad si presentan escarificación mecánica, química y también sin escarificación, pero no germinan cuando se les somete a un nivel de acidez de $\text{pH} = 1$. Además, pueden permanecer muy poco tiempo en el suelo sin descomponerse. Las semillas de esta especie no presentan diferencias significativas en la germinación en diferentes sustratos (suelo de bosque o agar). El tiempo entre la dispersión y la germinación es corto, y no parecen contar con mecanismos de latencia. Probablemente no formen un banco de semillas, y esto explica la presencia de un banco de plántulas.
- Si bien la información obtenida en este trabajo es insuficiente por sí sola para diseñar un plan de manejo, deberá siempre considerarse al idearlo, porque resulta claro que la protección de los individuos reproductivos, que son los afectados durante la colecta de la tila y la obtención de leña, es fundamental para el mantenimiento de la población. De la misma manera, deberá considerarse la protección del banco de plántulas, pues en él descansa la posibilidad de la regeneración natural de la población

6. Bibliografía.

- Alvarez-Buylla, M.E.(1986). Demografía y Dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) en la selva de los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F.
- Arriaga, L. (1987). Perturbaciones naturales por caída de árboles. Cap VII. En: Puig, H. R. Bracho. 1987. El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología. México D.F.
- Auspurger, C. (1984). Seedling survival of tropical trees species: Interaction of dispersal distances, light gaps and pathogens. *Ecology*. 65 (6): 1705-1712.
- Baskin, C.C. & J. M. Baskin. (1998). *Seeds: Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. San Diego. Academic Press. EUA.
- Battaglia, L.L, S.A. Foré & R. R. Sahritz. (2000). Seedling emergente, survival and size in relation to light an water availability in two bottomland harwood species. *Journal of Ecology*. 88 (6): 1041-1050.
- Bazzaz, F. A. (1996). *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press. G.B.
- Begon, M., Harper, J.L., & C. P. Townsend. (1996). *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Segunda Edición. Sinauer Associates. Suderlan Massacshusets.
- Begon, M. Mortimer, & M., D. Thomson.(1996). *Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Science. Oxford, England.247 pp.
- Bewley, J. D. & M. Black. (1994). *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York

- Brokaw, N. & S. Scheiner. (1989). Species composition in gaps in a tropical forest. *Ecology*. 70 (3): 538-541.
- Camacho-Cruz, A., M. González-Espinosa, J.H.D. Wolf, B. & H. J De Jong. (2000) Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany*. 78(10): 1309-1318.
- Canham, C. D, & P. L. Marks. (1985). The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. En: S. T. A. Pickett and P. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press. pp. 197-216.
- Caswell, H. (1989). *Matrix Populations Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates Inc. 328 pp.
- Chiarello N.R. Harold, A Mooney & K. Williams. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. Cap 15 in: Pearcy, R.W, Ehleringer, Mooney, H.A. and Rundel P.W. *Plant Physiological Ecology. Fields methods and instrumentation*. Chapman and hall.(1989).
- de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael, & H. Caswell. (1986). Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. 67 (5):1427-1431.
- de Kroon, H., J. van Groenendael, & J. Ehrlén (2000). Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*. 81(3): 607-618.
- de Matos, M.B. & D.M. Silva-Matos. (1998). Mathematical Constraints on Transition Matrix Elasticity Analysis. *Journal of Ecology*. 86: 706-708.

- Golubov, J.; M. Mandujano; M. Franco; C. Montana; L. E. Eguiarte; & J. Lopez-Portillo. (1999). Demography of the Invasive Woody Perennial *Prosopis glandulosa* (Honey Mesquite). *Journal of Ecology*. 87(6): 955-962.
- Gonzalez-Zertuche, L. & A. Orozco-Segovia. (1996). Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 58.
- Grime JP, & Hunt R. (1975). Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* (63): 393-422.
- Grime, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, UK.
- Harper, J.L., & J. White. (1974). The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5: 419-463.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.
- Harper, J.L. (1985). Modules, branches and the capture of resources En: J.B. Jackson, L.W. Buss y R. E Cook (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press E.U.A pp. 1-34.
- Heppel, S.; D. Crouse & L. Crowder. (2000). Using matrix models to focus research and management efforts in conservation. EN: S. Ferson y M. Brugman (eds). *Quantitative Methods for Conservation Biology*. Springer-Verlag, EUA. pp 148-168
- Hutchings, M.J. & De Kroon, H. (1994). Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*. 25: 159-238.
- Lefkovich, L.P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. 21: 1-18.

- Luna-Vega, I., O. A. Ayala, D. E. Organista & J. Morrone. (1999). Historical Relationships of the Mexican Cloud Forest: A Preliminary Vicariance Model Applying Parsimony Analysis of Endemicity to Vascular Plant Taxa. *Journal of Biogeography*. 26: 1299-1305.
- López-Villavicencio, M. (1999). Dinámica Poblacional de *Mamillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Angel. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Biología. UNAM. México, D.F.
- Martínez –Ramos, M., E. Alvarez-Buylla & J. Sarukhán. (1989). Tree Demography and Gap Dynamics in a Tropical Rain Forest. *Ecology*: 70 (3): 555-558.
- Martínez-Ramos, M. E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán & D. Piñeiro. (1998). Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76(3):700-716.
- Martínez- Romero E. (1997). Estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* H. B. K (Crassulaceae) en lomas del Seminario, Ajusco Medio, México, D.F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias UNAM.
- Mejía-Domínguez, N.R. (2003). Análisis estructural en una parcela de una hectárea de Bosque Mesófilo de Montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Mendoza –Hernández, P.E. (2002). Supervivencia y crecimiento de los estados iniciales de *Buddleia cordata* (tepozán) en ambientes contrastantes del Ajusco medio, D.F. México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Mills, S.L., D.F. Doak & M.J. Wisdom. (1999). Reliability of Conservation Actions Based on Elasticity Analysis of Matrix Models. *Conservation Biology*. 13 (4): 815-829.

- Muth C.C.; & Bazzaz F.A.(2003). Tree canopy displacement and neighborhood interactions. *Canadian Journal of Forest Research*. 33 (7):1323-1330
- Orozco-Segovia, M. E. Sanchez-Coronado & C. Vazquez-Yanes. (1993). Light environment and phytochrome controlled germination in *Piper auritum*. *Functional ecology* 7(4):395-402.
- Ostrom, E. (2000). *El gobierno de los bienes comunes. La evolución de las instituciones de acción colectiva*. Universidad Nacional Autónoma de México. Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, Fondo de Cultura Económica. México. 338 pp.
- Popma, J. & F. Bongers. (1991). Acclimation of seedlings of 3 Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology*. 7: 85-97.
- Rey, P.J., & J.M. Alcántara.(2000). Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment . *Journal of Ecology*.88: 622-633.
- Rzedowsky, J. (1978). *La Vegetación de México*. Ed. Limusa. México.
- Sarhukán, J. & J.L. Harper. (1973). Studies of plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L.I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*. 61: 675-716.
- Shupp, E. W. (1995). Seed-seedling Conflicts, Habitat Choice, and Patterns of Plant Recruitment. *American Journal of Botany*. 82(3): 399-409.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, & A. Mendoza. (1993). Comparative plant demography-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*. 81: 465-476.

- Silvertown, J. W. & Lovett Doust, J. (1993) *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. UK.
- Silvertown, J., Franco, & M., Menges, E. (1996). Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*. 10 (2): 591-597.
- Silvertown, J. & D. Charlesworth. (2001). *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. (1996). *Biometry*. 3a. ed. W.H. Freeman. EUA.
- Stearns, S.C. (1994). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. EUA. 249pp.
- Swaine, M. D., D. Lieberman, & F.E. Putz. (1987). The Dynamics of Tree Populations in Tropical Forest: A Review. *Journal of Tropical Ecology*. 3: 359-366.
- Swaine, M. D. & T.C. Whitmore. (1998). On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetatio*. 75 (1-2) 81-86.
- Tremmel, D. C. & F. A. Bazzaz. (1995). Plant Architecture and Allocation in Different Neighborhoods: Implications for Competitive Success. *Ecology*. 76(1): 262-271.
- Valverde, T. & Silvertown, J. (1995). Spatial variation in the seed ecology of a woodland herb (*Primula vulgaris*) in relation to light environment. *Functional Ecology*. 9: 942-950.
- van der Valk, A. G. (1992). Establishment, colonization and persistence. In: D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet, and T. T. Veblen, editors. *Plant succession: theory and prediction*. Chapman and Hall, London, England.

- van Tienderen, P. (1995). Life cycle trade-offs in matrix population models. *Ecology*. 76 (8): 2482–2489
- Velázquez-Rosas, N. (2000). Estudio de los patrones arquitectónicos de especies arbóreas de bosque húmedo de montaña a través de un gradiente altitudinal. Tesis de maestría. Facultad de ciencias UNAM.
- Wilson, S. D., & D. Tilman. (1991). Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72:1050-1065.
- Whitmore, T. C. (1988). The influence of tree population dynamics on forest species composition. En: A. J. Davy, M. J. Hutchings, and A. R. Watkinson, editors. *Plant population ecology*. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Woodson, R. E. Jr., R.W. Shery, & A. Robyns. (1967). Flora of Panama. Part VI. Family 122. Theaceae. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 50 (1): 41-56.
- Wu, J. & O. L. Loucks. (1995). From balance-of-nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology*. 70:439-466.