

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE
MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**VARIACIÓN DEMOGRÁFICA DE *OREOPANAX XALAPENSIS*
EN COMUNIDADES SUCESIONALES DE LOS ALTOS DE CHIAPAS,
MÉXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

PRESENTA

SANDRA EUNICE RUIZ RUVALCABA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. PEDRO FRANCISCO QUINTANA-ASCENCIO



LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO.2004.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A

Juan Ruiz y Esperanza Ruvalcaba,
gracias por todo el cariño,
apoyo y confianza que sólo
ustedes han podido brindarme.

Marisol Ruiz, por tu ejemplo,
cariño y consejos.

Gracias Señor

A

Alejandro Ibarra, por ser una ilusión hecha realidad;
por tu amor, tu consuelo, tu buen humor y enseñarme
a ver la Felicidad en los momentos difíciles.

Carlos Arredondo, el mejor hombre y amigo incondicional
que existe en el mundo. Alegre, inteligente, culto,
creativo, benévolo. Nadie como tú.

Alejandra Blanco, sabes que eres mi espejo y la mejor amiga que he tenido.

Los amigos incondicionales: Verónica Blanco (como dice el dicho, chiquita pero picosa), Juan A. Barrón (donde quiera que estés), Salvador Sánchez, Gustavo López, Eloy Urbano, Elba Rocha, Laura Salinas (una gran señora y amiga salvadora) gracias a Ustedes por su enorme cariño, amistad y consejos brindados.

Víctor López, gracias a ti y a tu familia, por los momentos de felicidad y apoyo.

Por todos los momentos compartidos: Pedro, Lalo, Memo, Carmen, Maribel, Rosy (muchos te recordamos), Isaac, Adrián, Georgina, Iván, Noemí, Chayito, Felipón, Martín, Nicolás, Joel, Miguel, Marcial, Félix, Marcos, Moño, Ulises, Bárbara y a todos los amigos de la Universidad.

Los amigos de Ecosur, por apoyarnos mutuamente en este objetivo y compartir conocimientos, alegrías, cansancio y diferencias: Lety, Paty, Jesús, Ame, Francisco, Sofia e Irene, Toño, Jorge C., Héctor (que hubiera hecho sin ti), Francisco X. (el Cozumeleño más alegre), Jesús C., Javier, Oscar, Liliana (una excelente amiga y compañera de casa), Margarita, Charlie, Luis, Angélica, Alejandro N., Rausell, Fausto, Henry, José-Luis, Juan C., Luis A., Ada Chamé y todos aquéllos a los cuales he de agradecer su grata compañía.

A la UNAM y la Facultad de Estudios Superiores de Iztacala, profesores y compañeros de la Carrera de Biología.

Agradezco :

Al Dr. Pedro F. Quintana-Ascencio, por compartirme sus conocimientos, su enorme paciencia, su sencillez, su amistad y permitirme convivir con su familia; puedo asegurar que mejor asesor no hubiera tenido, sin su apoyo no lo hubiera logrado.

Al Dr. Mario González Espinosa, por brindarme la enorme oportunidad de colaborar con su equipo de trabajo, compartir sus conocimientos y por su amistad.

Al Dr. José Luis Rangel y a la Dra. Paula Enriquez por asesorarme; apoyarme en los muestreos de aves y el análisis

de la información recopilada y por su amistad.

A Miguel Martínez Icó, por ser un buen amigo, un excelente apoyo en campo y permitirme convivir con su maravillosa familia.

Al técnico Alfonso Luna, por su amistad y el apoyo en campo.

A Luis Gasca por el apoyo brindado en campo y conducir tan bien.

A la Dra. Miriam Ferrer, por su amistad, comentarios y asesorías que me fueron de gran ayuda.

A los sinodales de este trabajo, por su revisión y comentarios:

Dr. Diodoro Granados Sánchez

Dra. Ma. Del Coro Arizmendi

Dra. Silvia Romero Rangel

M. en C. Daniel Tejero Díez

Esta tesis fue realizada gracias al apoyo económico de la Comunidad Europea; bajo el programa **INCO-DC** como parte del proyecto **SUCRE** contrato no. **ERBIC-18CT97-0146**.

INDICE DE CONTENIDO GENERAL	i
INDICE DE CUADROS	iii
INDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
MARCO TEORICO	
El uso del suelo y el deterioro de las comunidades forestales en Los Altos de Chiapas	5
La sucesión ecológica y el estudio de las poblaciones	6
La ecología de poblaciones	11
Los modelos de crecimiento poblacional	13
Los modelos de matrices poblacionales	14
ANTECEDENTES	
Descripción de la especie	18
Estudios previos	20
Objetivos	21
METODOS	
Descripción de la región de estudio	22
Descripción de los sitios de estudio	23
Estimación de los parámetros demográficos	27
<i>A) FERTILIDAD</i>	27
<i>B) SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO</i>	32
Dispersores de los frutos de <i>Oreopanax xalapensis</i>	33

RESULTADOS	
<i>A) FERTILIDAD</i>	34
<i>B) SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO</i>	37
Dispersores de los frutos de <i>Oreopanax xalapensis</i>	39
DISCUSION	
<i>A) FERTILIDAD</i>	39
<i>B) SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO</i>	44
Dispersores de los frutos de <i>Oreopanax xalapensis</i>	50
CONCLUSIONES	52
LITERATURA CITADA	55
CUADROS	64
FIGURAS	81
APENDICE A	88
APENDICE B	90

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Relación potencial entre el número de inflorescencias.	64
Cuadro 2. Análisis de covarianza entre el número de inflorescencias.	65
Cuadro 3.	
a) Análisis U-Mann-Whitney para fecha de inicio y amplitud de maduración de frutos.	
b) Análisis de Chi-cuadrada para comparación de maduración de frutos.	
c) Porcentaje de probabilidad de maduración de frutos	66
Cuadros 4a y b. Análisis de varianza de frecuencias de germinación de semillas. Pruebas de Tukey en germinación de semillas.	67
Cuadro 5. Clases de altura y diámetro basal.	68
Cuadro 6. Abundancia observada y resultados de pruebas de heterogeneidad de las clases de adultos.	69
Cuadro 7. Estimaciones de densidad por clases de altura y diámetro basal.	70
Cuadro 8. Individuos nuevos observados y estimados	71
Cuadro 9. Resultado de pruebas de Kolmogorov-Smirnof entre las distribuciones de frecuencias de las clases de tamaño en las poblaciones estables predichas.	72
Cuadro 10. Porcentaje (%) de mortalidad por clases de tamaño	73
Cuadros 11 a 15. Modelos demográficos poblacionales y análisis de elasticidad de las condiciones sucesionales.	74
Cuadro 16. Especies de aves capturadas	79
Cuadro 17. Prueba de Chi- cuadrada para <i>Catharus ustulatus</i> y <i>Turdus rufitorques</i> .	80
Cuadro 18. Semillas colectadas de excretas y tiempos de germinación.	80

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio: RESERVA NATURAL-Cerro Huitepec y Rancho Merced Bazóm.	81
Figura 2. Fases fenológicas de <i>O. xalapensis</i> en los bosques de Huitepec y Bazóm.	82
Figuras 3 a,b,c,d y e. Relación del número de inflorescencias	83
Figuras 4 a y b. Maduración y remoción de frutos	84
Figura 5. Rangos de remoción de frutos maduros	85
Figura 6. Frecuencias de germinación de los frutos	86
Figuras 7 a, b, c, d y e. Frecuencias observadas y esperadas en Huitepec.	87
Figura 8. Modelo de ciclo de vida de <i>Oreopanax xalapensis</i>	88
 APENDICE A	
Cuadro a. Parámetros usados para estimar fecundidad	89
Cuadro b. Estimación de aporte de individuos nuevos	90
Cuadro c. Estimación de fertilidad realizada	90
APENDICE B	91

RESUMEN

Oreopanax xalapensis es un árbol abundante en las regiones templadas del trópico de Mesoamérica. En este trabajo se describe la variación de sus parámetros demográficos en dos sitios: 1) a lo largo de un gradiente sucesional compuesto por los bosques: incipiente, encino, sucesionalmente intermedio y maduro en la reserva ecológica de PRONATURA-Cerro Huitepec; 2) en un mosaico de rodales de bosque maduro con diferentes grados de perturbación y aislamiento, en el Rancho Merced-Bazóm. Ambos sitios pertenecientes a la región de Los Altos de Chiapas.

En el año de 1997, en cada bosque se establecieron parcelas replicadas de 20 x 4 m donde se marcaron todos los individuos y se midió su altura y diámetro basal. Estos mismos parámetros se evaluaron en 1998. Se determinó el número de flores, frutos y las tasas de remoción y germinación de 20 individuos durante la temporada reproductiva. Se estudió la interacción con grupos de dispersores de sus semillas. Se estimó la fertilidad, crecimiento, sobrevivencia y se construyó un modelo demográfico para la población de *O. xalapensis* de Huitepec.

En todos los bosques se encontró una asociación lineal significativa entre el incremento del diámetro basal de las plantas y el número de inflorescencias. Estos modelos no fueron significativamente diferentes entre sí. En el bosque maduro de Huitepec esta asociación fue significativa para los individuos ubicados en los claros del bosque maduro.

La maduración progresiva de los frutos transcurrió a través de tonalidades verde-blanco hasta púrpuras. Los frutos de mayor tamaño se encontraron en individuos que crecieron dentro de claros en los bosques de Huitepec. En este sitio la remoción fue más rápida que en Bazóm, en donde se presentó una gran aborción (dehiscencia) de frutos incipientes y verdes.

La germinación de las semillas provenientes de los frutos rojos y púrpuras fue significativamente mayor respecto a la germinación de los frutos verdes y blancos. No existieron diferencias significativas en la germinación de semillas provenientes de excretas de aves.

Las densidades poblacionales fueron estimadas mediante las parcelas y cuadrantes centrados en un punto. Se establecieron 7 clases de tamaño de individuos que incluyeron plántulas hasta individuos adultos reproductivos y no reproductivos.

Las densidades mayores de plántulas y juveniles correspondieron al bosque incipiente y de encino y fueron los únicos que presentaron reclutamiento. En los bosques sucesional intermedio y maduro de Huitepec no sobrevivieron las plántulas, ni se registró reclutamiento.

La sobrevivencia de los individuos fue incrementando proporcionalmente con la clase de tamaño. La mayor dinámica de crecimiento y desarrollo se presentó en las clases plántulas grandes y adultos no reproductivos pequeños del bosque incipiente y de encino. Estas últimas comunidades tuvieron valores de lambda (λ) mayores a uno; lo que sugiere el crecimiento de la población. Los bosques sucesional intermedio y maduro tuvieron valores de lambda menores a uno. Lo que puede interpretarse como la disminución de la población de estos bosques en el año de estudio.

Los valores de elasticidad más altos se ubicaron en las transiciones de la clase de individuos no reproductivos mayores a reproductivos mayores y en la transición (retroceso) de reproductivos a no reproductivos y los valores más altos fueron para el bosque incipiente y de encino. La distribución de clases de tamaño, predichas bajo los supuestos de estabilidad por los modelos determinísticos, difirió de las estructuras observadas en todos los bosques.

La variabilidad demográfica de cada población sustenta el mantenimiento de la población a nivel global dentro de la reserva Huitepec, en donde la presencia de claros permite el reclutamiento de individuos en áreas abiertas y su desarrollo es paulatino conforme el dosel se cierra y el bosque madura.

Dentro de esta dinámica, los dispersores juegan un papel importante en la dispersión de las semillas. Se identificaron a *Turdus rufitorques* y *Catharus ustulatus* como aves consumidoras de los frutos y posibles dispersores de las semillas hacia el bosque incipiente, encino de Huitepec.

El efecto de la explotación y fragmentación de los bosques en Bazóm ha repercutido claramente en la disminución de individuos en las poblaciones de *O. xalapensis*. De los bosques maduros de Bazóm se han extraído casi todos los individuos del dosel y la población está representada en su mayor parte por individuos juveniles y adultos poco productivos.

Con la finalidad de determinar las condiciones de supervivencia de *O. xalapensis* se recomienda, sobre todo para aquellas que sufren los efectos de la fragmentación y extracción constante de individuos, que los estudios demográficos sean complementados con análisis genéticos que determinen las condiciones de la variabilidad de de las poblaciones y determinar la posible vulnerabilidad de estos hacia plagas, estrés y otros factores que puedan influir en la disminución y paulatina extinción de las poblaciones.

INTRODUCCIÓN

Chiapas cuenta con una variada geomorfología, amplio relieve accidentado y una gran variedad de climas, a los que se suma una confluencia biogeográfica holártica y tropical que originaron una de las zonas geográficas con mayor biodiversidad (Parra-Vázquez, *et al.*, 1985; Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1993). En contraste a esta gran diversidad, socialmente, el Estado se caracteriza por una población en extremas condiciones de pobreza, analfabetismo y alto crecimiento demográfico (Parra-Vázquez y Díaz-Hernández, 1997).

Los Altos de Chiapas es una de las regiones donde se ha propiciado una extensa sustitución de las áreas naturales por áreas de cultivo, amplios pastizales y acahuales con distintas edades sucesionales que han repercutido con la disminución, fragmentación y continua transformación de las comunidades originales (Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000).

Inmersos en el complejo mosaico de estas comunidades, aún quedan algunos parches de vegetación original, en cuyo interior crecen las especies forestales representativas de los bosques maduros de Los Altos de Chiapas (González-Espinosa, 1991; Ramírez-Marcial, 1992).

Además de la pérdida visible de los bosques por la deforestación y extracción selectiva de individuos maduros de varias especies, estas prácticas repercuten en una larga cadena de consecuencias ecológicas que pueden llevar a la lenta extinción de las poblaciones de los remanentes de los bosques originales (Saunders, *et al.*, 1991).

La fragmentación y permanente sustitución de las comunidades forestales ha transformado las condiciones ambientales y edáficas (Galindo-Jaimes, 1999; Romero-Nájera, 2000), inhibiendo los procesos de regeneración sucesional secundaria (Saunders, *et al.*, 1991; Dooley & Boowers, 1998). Los ciclos de vida poblacionales pueden interrumpirse parcial o completamente, disminuyendo las oportunidades de sobrevivencia, fecundidad, establecimiento y dispersión, parámetros determinantes en las tasas de crecimiento poblacional (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, *et al.*, 1995). Si las poblaciones sufren un decrecimiento constante en sus individuos, éstas pueden volverse más vulnerables a sufrir pérdidas de variabilidad genética y proporcionalmente incrementar aún más las probabilidades de extinción (Jardel y Sánchez-Velázquez, 1989; Menges, 1991; Donovan, *et al.*, 1995; Menges y Gordon, 1996).

Es, por lo anterior, que los programas de reforestación y explotación forestal requieren conocer los procesos a través de los cuales las poblaciones se regeneran.

El análisis de los parámetros demográficos puede identificar las etapas críticas del desarrollo de los individuos. Durante el proceso de crecimiento de los primeros estadios de vida, hasta la etapa de adulto, los individuos experimentan un constante cambio en las condiciones ambientales y sucesionales del bosque.

Cada etapa de regeneración del bosque, en donde se desarrollan los individuos, les puede conferir ventajas en su desarrollo, distintos grados de estrés y establecer relaciones con individuos de su misma población, poblaciones vecinas o relaciones de mutualismo, depredación, etc., con otras especies. (Ricklefs, 1979).

Al conocer los efectos de cada uno de estos elementos sobre las tasas de crecimiento poblacional, se pueden inferir cuáles son las mejores condiciones para el desarrollo de las especies y, con el análisis de los actuales procesos selectivos naturales a los que se encuentran sometidas, se pueden desarrollar modelos teóricos y matemáticos que determinen la dinámica actual de las poblaciones y predecir su futuro bajo las condiciones ambientales actuales y suponer distintos posibles escenarios con variaciones en las condiciones que pueden afectar el desarrollo de las poblaciones (Silvertown, 1987; Tschardtke, 1992; Menges y Gordon, 1996).

El proceso acelerado de destrucción de los bosques, así como la prolongada duración (décadas) de la mayoría de los ciclos de vida de las especies forestales, son limitantes para el desarrollo de los estudios de poblaciones. Es por eso que la investigación en poblaciones se ha enfocado, en su mayor parte, hacia especies anuales y/o con características demográficas favorables para su estudio (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Menges, 1991).

El presente trabajo estudia la demografía de la especie arbórea *Oreopanax xalapensis* en comunidades vegetales de diversas edades sucesionales e historias de uso del suelo. Esta especie se seleccionó por su abundancia local, su amplia distribución geográfica, el accesible manejo de los individuos para el seguimiento de sus atributos demográficos y por compartir hábitat con especies de árboles de importancia económica como *Quercus sp* y *Pinus sp* y otras especies forestales (que se desarrollan en los bosques medianos y maduros) en peligro de extinción como *Abies guatemalensis*; *Magnolia sharpii* y *Drimys granadensis*, en Los Altos de Chiapas, para los que existe limitada información demográfica.

Este tipo de estudios puede ayudar, de manera indirecta, al entendimiento de la dinámica poblacional de las especies raras cuyos individuos (incluso plántulas) no pueden sacrificarse por su escasez y/o no cuentan con atributos favorables para su estudio demográfico, pero que, al pertenecer a un mismo gremio ecológico y compartir el mismo hábitat con especies de poblaciones abundantes, ambas puedan

estar influenciadas por procesos selectivos y ambientales similares (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

MARCO TEÓRICO

El uso del suelo y el deterioro de las comunidades forestales en Los Altos de Chiapas

La mayor parte de la región la ocupan grupos mayas que mantienen un sistema de producción silvo-agropecuaria basado principalmente en la agricultura de autoconsumo con el cultivo de la asociación maíz-frijol-calabaza, complementada con papas, hortalizas y frutales; cultivos que se establecen en sitios recién desmontados que, al cabo de cuatro años, son abandonados por la baja productividad de los suelos (Parra-Vázquez y Díaz-Hernández, 1997). Este sistema de agricultura tradicional saca ventaja del proceso de sucesión, observándose una estrecha dependencia de la productividad de la milpa con la abundancia relativa de las especies leñosas y la vegetación presente, al tiempo de desmonte (González- Espinosa, *et al.*, 1991).

Con los actuales sistemas intensivos de roza-tumba-quema que preparan el terreno para el cultivo, se ha impedido la reposición de la fertilidad de los suelos y se han incrementado las poblaciones de las "malas hierbas" (Gómez-López, 2000).

Otra de las actividades económicas es la ganadería de ovinos. Los agostaderos son creados al abandonar un área de cultivo, inhibiendo su regeneración natural al ser interferida por el pastoreo de los rebaños (Parra-Vázquez, *et al.*, 1985).

También de forma legal y/o clandestina en los bosques diariamente se realiza la tala y extracción selectiva de especies leñosas, que cubre la mayor parte de las necesidades de energía para uso doméstico (Alemán, 1989); prefiriendo a las maderas de encino (principalmente chiniquib blanco y rojo) para la elaboración de carbón y de manera secundaria las especies de pino para uso maderero que no poseen tan generosamente las características de la madera encinar (Parra-Vázquez, *et al.*, 1985; Alemán, 1989).

Debido a la acelerada pérdida de cobertura vegetal, el crecimiento de la población ovina y la erosión, en la región se ha incrementado una superficie improductiva del 7.4 % al 17.7 % (Díaz-Hernández y Parra-Vázquez, 1997) y se estima una pérdida de suelo por erosión que oscila entre las 50 y 200 ton de ha. por año, que resulta ser de las más altas del estado (Soto-Pinto en: Parra-Vázquez y Díaz-Hernández, 1997; Pool-Novelo en: Parra-Vázquez y Díaz-Hernández, 1997).

Otra de las consecuencias más notables de estas prácticas es la fragmentación y sustitución de los bosques por pastizales que han simplificado la estructura y la diversidad de las especies representativas de los bosques maduros (Ramírez-Marcial, *et al.*, 2001; Galindo-Jaimes, *et al.*, 2002; Saunders, *et al.*, 1991; Bender, *et al.*, 1998).

Los pequeños remanentes de la vegetación original han sufrido cambios en sus componentes microclimáticos, como: temperatura, humedad, capacidad de descomposición del suelo (Romero-Najera, 2000), lo cual afecta la distribución del agua, espacio y alimentación disponibles para las especies (Saunders, *et al.*, 1991; Davies, *et al.*, 2001).

La permanencia de estas zonas de cultivo, ocasiona que los procesos de regeneración permanezcan en las etapas iniciales del desarrollo de los bosques; con lo cual se inhiben los procesos sucesionales a través de los cuales se desarrollan los bosques maduros, donde se aloja una gran diversidad de especies forestales (Margalef, 1982; Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989).

La sucesión ecológica y el estudio de las poblaciones

Para fines de restauración, conservación y aprovechamiento de las comunidades forestales es indispensable conocer con detalle los procesos a través de los cuales se regeneran los bosques, sus estímulos y respuestas de estrés a la dinámica de perturbaciones naturales y antropogénicas, las características fisiológicas y genéticas de las especies y las condiciones ambientales requeridas y representativas de cada uno de estos componentes (Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989; Franco, 1990).

Los procesos de la regeneración de las especies pueden considerarse a partir de la sucesión: 1) *primaria*, que se inicia con la colonización de un sustrato que nunca antes fue ocupado (Ej., dunas o rocas descubiertas) (Colinvaux, 1986); 2) *secundaria*, con la colonización de un claro o espacio que fue abierto en el bosque por disturbios de origen natural (Ej. muerte de árboles, huracanes, etc.) o antropogénicos (tala, pastoreo, zonas de cultivo, etc.) (Brokaw, 1985; Estrada y Coates-Estrada, 1995; Shin, *et al.*, 1998).

Actualmente, el incremento de disturbios resultantes de las intensivas y extensivas prácticas de deforestación ha motivado que los estudios sobre sucesión sean enfocados a explicar los procesos de *sucesión secundaria*, en el desarrollo de programas exitosos para la reforestación y recuperación de los bosques (Conell y Slatyer, 1977; Margalef, 1982; Lewin-Gleen, *et al.*, 1992).

Las primeras teorías sobre sucesión ecológica consideraron al ecosistema como unidad de estudio, ya que se creía que todos los individuos se desarrollaban siguiendo una misma dirección y fin (Clements, 1926; Odum, 1992).

Actualmente, se sabe que el ecosistema es constantemente influenciado por múltiples procesos de perturbaciones naturales que son parte de la dinámica de los

ecosistemas, causando cambios en las condiciones ambientales y estructurales de las comunidades (Gleason, 1926; Eglers, 1954). Por ello, la sucesión forestal es definida como el cambio de la estructura y composición de las especies de un bosque en un tiempo y espacio determinados (Drury y Nisbet, 1973).

Al tomar a las especies como unidad de estudio, se considera que la sucesión es la principal consecuencia de diversos procesos de desarrollo y rangos de crecimiento diferencial e individual de cada una de las especies pobladoras del sitio (Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989; McCook, 1994), analizando desde la organización entre sus individuos hasta las relaciones que establecen con otras especies y su medio ambiente.

De acuerdo a sus características evolutivas y de adaptación al medio, sus estrategias de dispersión y de adaptación, se han propuesto los siguientes modelos de la sucesión para las especies:

1.- El modelo de Connell y Slatyer (1977): a partir de la apertura del claro, consideran tres vías o procesos secuenciales:

A).-Facilitación: Las especies tempranas o intolerantes (como los pinos), colonizan el espacio abierto. Estas especies pueden soportar altas temperaturas y toda su energía la ocupan en el desarrollo de una efectiva estrategia de dispersión. En esta etapa ellas dominan y modifican el medio, volviéndolo posteriormente inadecuado para el establecimiento de ellas mismas, pero favorable para las especies características de los estados avanzados de la sucesión.

B).- Tolerancia: Se establecen especies tempranas y tardías. Con el incremento del dosel, la luz disminuye y las especies tardías (o tolerantes) pueden desarrollarse, por lo que son las únicas que presentan reclutamiento en esta fase.

C).- Inhibición: Especies tempranas y tardías se establecen, pero sólo aquéllas que aseguran un espacio y recursos pueden tener reclutamiento e inhibir el desarrollo de otras especies presentes o de las subsecuentes. Su reemplazo ocurre sólo cuando están debilitadas o mueren por el efecto del algún factor ambiental.

D).- Neutralidad: La sucesión es consecuencia de las diferencias en los ciclos de vida de las especies y en su comportamiento. La estructura de la comunidad está determinada por influencias mutuas, particularmente por la competencia. En este caso las relaciones pueden ser de facilitación, tolerancia a inhibición. Este modelo sirve como eslabón entre los otros tres modelos mencionados (Pickett, *et. al*, 1987; Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989).

Aunque esta teoría es una de las principales teorías en las que se establecieron algunos de los actuales y principales criterios referentes a la sucesión,

hoy en día, es poco considerada debido a que no contempla que los procesos de reemplazamiento de las especies pueden ser activados a un mismo tiempo por factores incontrolables y, en consecuencia, el proceso sucesional puede tomar varias direcciones al mismo tiempo (McCook, 1994).

2.- La sucesión, según Withmore (1978): es un proceso cíclico en el cual pueden distinguirse las especies características a las condiciones de cada etapa y cuyos atributos de adaptación dependen de sus estrategias evolutivas de dispersión, colonización y crecimiento. De acuerdo a las condiciones de competencia por luz y otros recursos, se identifican cuatro fases principales:

A).- Apertura de claros: Modifica las condiciones de cantidad y calidad de luz que llega al suelo, temperatura, humedad del aire y del suelo; el microrrelieve y perfil del suelo; la competencia de raíces, los cuales integran el ambiente en que se desarrollarán las plantas. La colonización de los claros puede ser por: a) plántulas provenientes de semillas de especies vecinas, b) del banco de semillas de otras especies pertenecientes (generalmente) a condiciones sucesionales anteriores, c) de semillas dispersadas, representativas de especies de diferentes condiciones sucesionales, d) o puede tenerse una aporte de todas las anteriores (Connell y Slatyer, 1977; Pickett, *et al.*, 1987).

B).- Fase de construcción: En esta etapa se establecen las plantas pioneras que van aumentando su biomasa y la diversidad de especies. Las condiciones ambientales van cambiando el establecimiento del sotobosque y producen consecuencias en el establecimiento de nuevas especies. Se genera la competencia entre especies e individuos. Algunos árboles comienzan a ganar el dosel con sus copas y suprimen el crecimiento de otros. La diferenciación de copas da lugar a un proceso de autoclareo, en el cual disminuye el número de individuos pero aumenta la biomasa (Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989).

C).- Fase de madurez: El bosque alcanza una estructura y composición complejas y relativamente estables. Con el proceso de autoclareo y mortalidad se modifica la abundancia relativa de especies, en un nivel de microsucesión. Se puede identificar la fase de madurez en los bosques en sitios donde no ha ocurrido perturbación; en aquellos árboles de grandes alturas y diámetros grandes predominan especies tolerantes y se observan plántulas o juveniles de estas mismas especies en sotobosque.

D).- Clímax: Según la teoría de Cooper (1913): debe considerarse a nivel del bosque y no de rodal. El bosque clímax no es homogéneo, está formado por pequeños parches de diversos estadios, en una cadena sin fin de permutaciones, que da como

resultado el bosque como un todo (Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989; McCook, 1994).

3.- La teoría de Peet y Christensen (1988): es una de las más recientes y está muy asociada a la de Withmore:

A).- Establecimiento: Aunque se establece una gran cantidad de especies, la competencia por el espacio y recursos entre los individuos es casi nula. El dosel comienza a formarse.

B).- Competencia: El desarrollo del dosel promueve la competencia por los espacios abiertos, mueren los individuos jóvenes y la reclusión disminuye.

C).- Transición: Algunos individuos adultos mueren, con lo que se crean claros que permiten el reclutamiento de individuos jóvenes, los que a su vez nuevamente cierran el dosel.

D).- Clímax: Esta etapa se caracteriza porque los árboles adultos sobrevivientes han alcanzado sus máximas dimensiones.

El clímax es la etapa sucesional donde las comunidades expresan la mayor diversidad de especies, pero con una menor densidad de individuos (a diferencia de etapas más tempranas) y si no se presentan disturbios mayores, es aquí donde se pueden localizar los individuos con mayores dimensiones. Aquí también las relaciones físicas, químicas y biológicas que las especies establecen con otras especies y su medioambiente alcanzan una muy frágil y alta complejidad, propiciando el desarrollo de microclimas y una elevada complejidad de las cadenas de los ciclos de nutrientes (Colinvaux, 1986; Jardel y Sánchez-Velásquez, 1989; Margalef, 1982; Begon, *et al.*, 1990).

Con base en las teorías mencionadas, se concluye que el proceso sucesional secundario de las especies puede resumirse en 4 etapas generales: a) la apertura de claros, b) su ocupación por diversas especies, c) muerte de los individuos no aptos al medio y d) el desarrollo de los sobrevivientes, su permanencia y muerte natural (McCook, 1994).

En los estadios sucesionales tempranos e intermedios, factores ambientales como la luz, son aprovechados para la germinación, incrementando la densidad de plántulas, que configuran un estrato que define a este tipo de bosques. Si esta condición no es alterada por algún disturbio, conforme avanza la condición sucesional, la densidad de plántulas disminuye y los individuos sobrevivientes se desarrollan bajo los nuevos ambientes sucesionales (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

En condiciones sucesionales intermedias y más avanzadas, los individuos del

interior del bosque tienen mayores alturas y en su lento desarrollo modifican su metabolismo para adaptarlo a las nuevas condiciones ambientales. En la sobrevivencia de los individuos y el reclutamiento, la dinámica de aparición y extinción de claros juega un papel muy importante (Margalef, 1982; Colinvaux, 1986; Begon, *et al.*, 1990).

Los estudios de Drury & Nisbet (1973), consideran que el fenómeno secuencial de las especies se debe a una diferenciación en los niveles de tolerancia al estrés, crecimiento, sobrevivencia y estrategias de dispersión, a lo largo de un gradiente ambiental y espacial (Pikett, *et al.*, 1987)

Noble y Slatyer (1980), van der Valk (1981) y Shugart (1984), proponen el estudio y uso de las historias de vida de los individuos, como base para el estudio de los factores y mecanismos secuenciales que estimulan e inhiben la sucesión de las especies. Consideran que, atributos poblacionales como las estrategias de dispersión, establecimiento, sobrevivencia y longevidad de los organismos, permiten inferir las capacidades de las especies para adaptarse y sobrevivir a diferentes rangos de estrés y disturbios mayores (Shugart, 1984; McCook, 1994).

En lo que refiere a las estrategias de dispersión y mutualismo se ha comprobado que también son claves determinantes en la sobrevivencia de las especies forestales a lo largo de todo el mosaico de etapas de regeneración del bosque (Howe & Westley, 1988). Por ejemplo, en condiciones sucesionales tempranas, en donde germinan y se establecen las plántulas, pueden poseer pocos individuos adultos y la mayor parte de las semillas son producidas en condiciones sucesionales más avanzadas, por lo que éstas deben ser transportadas, por algún medio físico (viento, agua) y/o biológico (animales) hacia los sitios con condiciones más aptas para su germinación (Thompson & Willson, 1979; Loiselle & Blake, 1993).

Para cada condición sucesional las especies animales también son específicas, incluso a nivel de los estratos. Por lo tanto, aquellas especies forestales que han desarrollado alguna estrategia de dispersión con animales, sus posibilidades de dispersión aumentan, porque las poblaciones de dispersores locales se desplazan entre las poblaciones forestales cercanas, en busca de alimento y reproducción, dispersando las semillas en su camino. Y en las asociaciones con la fauna migratoria, les confiere posibilidades para colonizar nuevos espacios distantes (Krebs, 1985; Howe & Westley, 1988).

Con base en lo anterior, puede determinarse que las poblaciones no están aisladas. Se relacionan con poblaciones cercanas de su misma especie y establecen relaciones mutualistas con sus consumidores, polinizadores y dispersores. Por lo cual, para conocer la dinámica sucesional de las especies es requerido que en los estudios

poblacionales se analicen, comparen e integren cada uno de los atributos bióticos y abióticos de las etapas sucesionales y las relaciones establecidas con sus mismas poblaciones o de otras especies (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Valverde & Silvertown, 1998).

La ecología de poblaciones

El término población puede tener varios significados. En este trabajo, la *población* se define como el conjunto de organismos de una misma especie que potencialmente pueden legar descendencia fértil y compartir los mismos recursos en un tiempo y espacio determinados (Margalef, 1982; Krebs, 1985; Begon, *et al.*, 1990).

En el estudio de las poblaciones, la *demografía* se ha convertido en una herramienta indispensable; analizando las dinámicas establecidas entre las poblaciones de una misma especie y las poblaciones de otras especies (Krebs, 1985; Harper 1974; Franco, 1990).

El estudio demográfico de las poblaciones se basa en cuatro procesos generales, a través de los cuales se pueden describir sus dinámicas; crecimiento y relaciones con su medio (Silvertown, 1987; Begon, *et al.*, 1990): 1) *los nacimientos*, que en el caso de las poblaciones de plantas contemplan todas las formas de reproducción y propagación; 2) *los decesos*, que pueden suscitarse por enfermedades, muerte natural o depredación; 3) *la emigración* y 4) *la inmigración* (Margalef, 1982; Krebs, 1985).

La dinámica de cada uno de estos procesos está determinada por la presencia y disposición de los recursos bióticos y abióticos del medio, así como de su aprovechamiento por cada especie, lo cual representa limitantes para el crecimiento poblacional, influyendo de manera particular en la variación de la estructura y forma de cada población (Krebs, 1985; Silvertown, 1993).

La permanencia y dominancia de una población, en un ambiente dado, está basada principalmente en la capacidad de desarrollo de sus atributos demográficos básicos: *sobrevivencia*, *crecimiento* y *fecundidad*, de cada uno de los individuos que conforman la población (Silvertown, 1993). Con el análisis de la demografía básica de las poblaciones, pueden conformarse las historias de vida de las poblaciones y que, sumadas a las diversas teorías de origen y evolución de las especies, permiten deducir su origen, desarrollo y futuro de las dinámicas de las poblaciones actuales y de algunas ya extintas (Franco, 1990; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Horvitz y Chemske, 1995; Bullock, *et al.*, 1996).

La manifestación y la contribución de cada una de estas características, vitales al desarrollo poblacional, dependen de las estrategias de la especie, adquiridas durante su proceso evolutivo y de las condiciones ambientales en las que ocurren (Gotelli, 1996).

La sobrevivencia de un individuo no asegura que éste pueda contribuir a la persistencia de la población; la proporción de hembras y machos en las poblaciones heterosexuales puede ser un determinante de las probabilidades de reproducción, ya que no todos los individuos logran reproducirse (Begon, 1990; Silvertown y Doust, 1993); incluso tasas altas de sobrevivencia a largo plazo puede originar, entre los individuos de la misma población, la competencia por los recursos y la población puede autorregularse o desaparecer ante la disminución o escasez de los mismos (Margalef, 1982; Silvertown & Doust, 1993).

El crecimiento individual puede variar por influencia de las condiciones ambientales, ya que el incremento en biomasa y el desarrollo de las nuevas estructuras fisiológicas puede suceder muy rápido o, en caso contrario, retardarse y hasta detenerse o no desarrollarse. Esta gama de respuestas al ambiente puede repercutir en una asincronía de la expresión de los parámetros demográficos entre los individuos pertenecientes a una misma clase de edad (Brokaw, 1985; Bullock, *et al.*, 1996).

La fase reproductiva puede ser definida desde varias perspectivas. Puede considerarse a partir de la aparición de las estructuras reproductivas y definirse en dos fases: la planta desarrolla los gametos y otras estructuras que la hacen potencialmente reproductiva o fecunda y aquella donde los gametos son fertilizados y la planta madre contribuye con un determinado número de hijos para conformar la siguiente generación, a lo que se le conoce como fertilidad (cf. Lincoln, *et al.*, 1982).

Los modelos de crecimiento poblacional

Las historias de vida y las dinámicas de los procesos demográficos poblacionales pueden explicarse a través de modelos matemáticos. En ellos se representan de forma numérica las etapas del desarrollo de los individuos, lo cual permite obtener una idea más tangible de la dinámica poblacional. Los modelos se pueden estructurar a través de series de ecuaciones, tablas, matrices y ciclos de vida diagramáticos (diagramas de flujo) en donde se expresan de forma numérica y visual los parámetros que se desean ilustrar y explicar (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Valverde y Silvertown, 1998).

La dinámica demográfica básica de las poblaciones se ha expresado y resumido con la siguiente ecuación (Begon, *et al.*, 1990; Ricklefs, 1979):

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$

donde:

N_t : es el número de individuos (N) en un tiempo dado (t);

N_{t+1} : es el número de individuos en un tiempo posterior a N_t ;

B: es el número de individuos nacidos;

D: es el número de individuos muertos;

I: es el número de individuos inmigrantes;

E: es el número de individuos emigrantes

Con los datos de cada uno de los componentes de esta ecuación de crecimiento, se conforman las tablas dinámicas o tablas de vida, en las cuales puede estimarse la variación de los parámetros año con año y determinar el incremento o decremento de la población (Krebs, 1985; Harcombe, 1987; Franco, 1990). De acuerdo al desarrollo evolutivo de las especies, las tablas, modelos y gráficos pueden representar ciclos de vida de poblaciones discretas, en donde las generaciones no se sobreponen y los individuos entre generaciones se diferencian entre sí (Margalef, 1982; Krebs, 1985; Begon, 1990). Existen algunos modelos que también contemplan los efectos de los competidores, depredadores, patógenos y mutualistas que afectan a la población, por lo que la complejidad de esta ecuación aumenta al incluir más elementos para determinar la dinámica poblacional (Krebs, 1985; Harcombe, 1987; Gotelli, 1996).

En poblaciones con generaciones continuas, es decir que se sobrelapan, la estructura de los modelos se complica más. Estos modelos reconocen las diferencias en los atributos demográficos en los individuos pertenecientes a la misma población. Con el fin de obtener una estructura poblacional, los individuos pueden clasificarse por edades, tamaños o estadios de desarrollo (Harper & White, 1974; Moloney, 1986). El

seguimiento del ciclo de vida se puede hacer a partir de un grupo de individuos que nacieron dentro de un mismo rango de tiempo (una cohorte) (Silvertown, 1987; Begon, 1990) o a partir del análisis de la abundancia relativa de individuos en un momento dado. Como la dinámica de las poblaciones varía en el tiempo y el espacio, los estudios a largo plazo tienden a mejorar la interpretación de la dinámica poblacional (Begon, *et al.*, 1990; Akcakaya, *et al.*, 1997).

Los modelos de matrices poblacionales

El análisis de los atributos demográficos poblacionales puede realizarse a través de los modelos de matrices que muestran, mediante el uso del álgebra matricial, las probabilidades de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad de las clases de edad o de desarrollo, más representativas de la población y en las cuales se agrupan los individuos para su estudio (Van Tienderen, 1995).

La estructuración de las matrices generalmente parte con el supuesto de que el ambiente no varía con el tiempo ni el espacio, con lo cual pueden establecerse los supuestos del crecimiento poblacional en el futuro, si permanecieran las condiciones ambientales actuales en las que se desarrollan los individuos al momento de estudiarlos (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). A través de la proyección matricial, se pretende conocer la dinámica de crecimiento de una población, el cual considera desde un inicio que la tasa reproductiva básica o índice de multiplicación por generación ($R_0 = N_{t+1}/N_t$, que significa: el número de descendientes que en promedio deja un individuo de una generación) es de forma exponencial (Silvertown, 1987; Silvertown & Doust, 1993).

Las diferentes historias de vida de las poblaciones no permiten comparar de manera directa, el incremento de individuos entre las generaciones (Generación: $G =$ tiempo que transcurre desde el nacimiento del individuo hasta el nacimiento de sus hijos) de distintas poblaciones. Por lo que, R_0 es transformada a los índices de crecimiento: r , la tasa instantánea de crecimiento ($r = \ln(R_0)/G$) y λ (lambda), la tasa finita de crecimiento ($\lambda = e^r$, donde: $e =$ constante 2.71828, la base de los logaritmos naturales; $r =$ la tasa instantánea de crecimiento). Los valores de la tasa instantánea de crecimiento (r) en el crecimiento de las poblaciones se interpretan como: $r = 0$, la población se mantiene; $r > 0$, la población aumenta y $r < 0$, la población decrece. En el caso de R_0 y λ , la interpretación de los valores que asumen es similar a r , sólo que R_0 lo expresa por generación y λ , por unidad de tiempo.

En la matriz, los valores de λ pueden representarse cuando la estructura de edades es estable, es decir, que la proporción de individuos, en cada clase o estadio de vida, no cambia con el tiempo y los valores de λ no dependerán de la densidad de la población, porque las tasas demográficas son constantes (Silvertown & Doust, 1993; Valverde & Silvertown, 1998).

Los modelos matriciales, donde los grupos o clases se conforman por individuos representativos de una edad específica, se describen en una matriz de Leslie (L). En esta matriz las columnas representan a las clases de edad (x) en el tiempo actual (t) y los renglones representan a las mismas clases conformadas por los individuos del siguiente intervalo de tiempo (t + 1) (Akçakaya, *et al.*, 1997). El cálculo del número de organismos de cada clase de edad, para el siguiente intervalo de tiempo, se obtiene multiplicando cada uno de los valores de la matriz por el número de individuos del tiempo actual N (t):

$$N_{t+1} = L * N(t) :$$

$N_0(t+1)$		F_0	F_1	F_2	F_3	F_4		N_0
$N_1(t+1)$		S_0	0	0	0	0		N_1
$N_2(t+1)$	$L =$	0	S_1	0	0	0	*	N_2
$N_3(t+1)$		0	0	S_2	0	0		N_3
$N_4(t+1)$		0	0	0	S_3	0		N_4

Este modelo asume que la expresión de los parámetros demográficos se relaciona con la edad de los organismos, por lo que el primer valor de fertilidad (F_x) será de cero y la sobrevivencia de los individuos (S_x) es interpretada como el paso hacia la clase siguiente en la matriz; el crecimiento es en un solo sentido y los individuos sólo pueden pasar a la clase siguiente (crecer), volviéndose más viejos (Akçakaya, *et al.*, 1997; Valverde y Silvertown, 1998).

En las matrices de Lefkovitch (1965), se representan a las poblaciones de aquellas especies en donde la edad de los individuos no se relaciona con su desarrollo y su fertilidad. En estos modelos, los individuos se agrupan de acuerdo a características fisiológicas y/o morfológicas que se asocian en mayor medida con su comportamiento demográfico (Silvertown, 1987; Akçakaya, *et al.*, 1997; Valverde y Silvertown, 1998).

Este modelo está conformado por la matriz **A** y un vector **v**. Los valores de fecundidad ($F_{0,1,2,...}$) de cada categoría o estadio de vida, están representados por **A**.

Las múltiples respuestas de los individuos (plasticidad) determinan que las transiciones entre las clases que componen a la matriz no sean en una sola dirección. La matriz puede presentar celdas que expresan el número de individuos que permanecen en la misma categoría después de una unidad de tiempo, que indican permanencia en la misma clase ($S_{0,1,2,\dots}$). El crecimiento (B), está representado en las celdas por debajo de las celdas de permanencia e incluso el retroceso (R) de una o varias categorías, lo que puede explicarse a fenómenos de ramoneo por herbívoros o pérdida de alguna estructura (Begon, 1990).

El vector \mathbf{v} , define el número de individuos de la población en cada estadio de vida (Caswell, 1989; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

La matriz de Lefkovich se representa con los siguientes componentes:

$$\begin{array}{rcccl}
 N_0(t+1) & & F_0 & F_1 & F_2 & F_3 & F_4 & N_0 \\
 N_1(t+1) & & S_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & N_1 \\
 N_2(t+1) & L= & 0 & S_1 & 0 & 0 & 0 & * & N_2 \\
 N_3(t+1) & & 0 & 0 & S_2 & R & 0 & N_3 \\
 N_4(t+1) & & 0 & B & 0 & S_3 & 0 & N_4
 \end{array}$$

Además de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), los modelos poblacionales de matrices pueden derivar los valores de sensibilidad y elasticidad respectivos a cada clase, cuyos valores son utilizados como indicadores de la estabilidad de la población (Córdova en: Gómez- Pompa y Del Amo, 1985).

Los valores de sensibilidad representan una medida del impacto relativo que pueden producir pequeñas perturbaciones en cada elemento (celdas) de la matriz en las probabilidades de transición sobre el valor de λ . A cada celda de la matriz, le corresponde un valor de sensibilidad (S_{ij}) que aporta la siguiente información sobre la población: a) la importancia relativa de las diferentes transiciones en el crecimiento o decremento de la población, expresado en λ , identificando cuáles son los estadios o transiciones más vulnerables que deberán ser protegidos o destruidos para la permanencia de la población b) valores altos de sensibilidad pueden ser un indicador de cómo la selección natural actúa sobre ciertos caracteres de los individuos representantes de un estadio o clase de desarrollo de la población, afectando sus probabilidades de transición (Silvertown y Doust, 1993; Horvitz y Schemske, 1995; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Valverde y Silvertown, 1998). La sensibilidad se representa como: $S_{ij} = \delta\lambda/\delta a_{ij}$

donde:

S = valor de sensibilidad

ij = categorías de tamaño o estadios de vida en la matriz (1,2,3...), en donde los individuos de la categoría $i < j$, si existe crecimiento e $i > j$, si existe regresión.

δ = derivada de

λ = Tasa finita de crecimiento poblacional

a = elemento de la matriz (celda)

Los valores de elasticidad son los mismos que de la sensibilidad, pero en una escala diferente y se define como la contribución proporcional de cada elemento de la matriz al valor de λ (Silvertown, 1987; Horvitz y Schemske, 1995; Akçakaya, *et al.*, 1997; De Matos y Silva, 1998). La suma de todas las elasticidades de la matriz es igual a la unidad (1), lo cual permite establecer comparaciones entre las poblaciones de una misma especie o poblaciones de distintas especies. La elasticidad se expresa como: $e_{ij} = a_{ij} / \lambda \times S_{ij}$

donde:

e = valor de elasticidad

S = valor de sensibilidad

ij = categorías de tamaño o estadios de vida en la matriz (1,2,3...), en donde los individuos de la categoría $i < j$, si existe crecimiento e $i > j$, si existe regresión.

λ = Tasa finita de crecimiento poblacional

a = elemento de la matriz (celda)

Al análisis de sensibilidad y elasticidad de matrices, actualmente se está integrando el análisis genético de las poblaciones, lo que ayuda a definir con mayor precisión cuales son las capacidades y posibilidades de sobrevivencia de las especies provenientes de comunidades fragmentadas y/o aisladas (Lande, 1988;). A través de estos estudios se determina la viabilidad de las poblaciones, para asegurar la mínima población viable (MVP), es decir, que el número de individuos sea suficiente en cantidad, sexo y heterogeneidad genética para que a futuro no se produzca un efecto de endogamia en la población, que la lleve a la extinción (Eggers, 1954; Rico-Bernal y Gómez-Pompa en: Gómez-Pompa, *et al.*, 1979; Finegan, 1984; Lande, 1988; Nunney & Campbell, 1993).

Finalmente, el análisis de lambda, sus sensibilidades y elasticidades, unidos a

los estudios genéticos de las poblaciones estudiadas demográficamente, constituyen una estrategia muy completa aplicada en la conservación de especies en peligro de extinción, programas de restauración, reforestación y aprovechamiento de los recursos naturales. Al detectar los estadios más sensibles del desarrollo de los individuos de la población y cuales son las condiciones ambientales que los estimulan o inhiben, asociadas a la condición sucesional del bosque en la que se desarrollan, se puede determinar el número de individuos, sexo, edad y/o partes de ellos (flores, frutos, ramas) que pueden extraerse y así evitar alterar la dinámica de las poblaciones y con ello asegurar y/o prolongar la permanencia de aquéllas que sean de interés económico para el hombre (Harper y White, 1974; Franco, 1990; Silvertown, *et al.*, 1996).

ANTECEDENTES

Descripción de la especie de estudio

Oreopanax xalapensis (H. B. K.) Decne & Planch.

Oreopanax xalapensis forma parte de la familia Araliaceae; familia compuesta por 70 géneros (9 en Norte América) y 600 a 800 especies. La familia está ampliamente distribuida en las regiones tropicales del globo y en unas pocas áreas templadas. La mayoría de las especies en Centro América ocupan principalmente regiones montañosas. *O. xalapensis* crece como árbol o arbusto de hasta 30 m de altura y 100 cm. de diámetro normal. Es una especie morfológicamente muy plástica que puede presentar el tronco derecho y la copa densa o formas muy ramificadas y de poca altura (López, 1985). La corteza es gris pardusca, ligeramente escamosa. Las ramas son glabras o casi glabras. Las hojas acorazonadas presentes en las plántulas y juveniles (Quintana-Ascencio, P.F y Martínez-Icó, M., observaciones personales, 1997), se transforman a palmado compuestas, alternas, en ramillas jóvenes trifoliadas y en adultos son de 5 a 10, generalmente con 7 foliolos. Estos últimos son muy variables en su forma que es de ovado a obovado, de lanceolado-elíptico a oblanceolado y que miden 4 a 30 cm. de largo y 1.5 a 7 cm. de ancho. Los foliolos son coriáceos, con el margen entero o aserrado (dientecillos con frecuencia conspicuos, usualmente remoto apiculados), el ápice finamente acuminado, la base aguda o atenuada, la nervadura central prominente en el envés con 8 pares de nervios secundarios extendidos que son glabros a casi glabros con frecuencia lustrosos y planos en el haz y usualmente ferrugíneo-estrellado, realzados en el envés. El peciolo es también de tamaño muy variable alcanzando hasta 30 cm. de largo, los peciolulos tienen entre 5-15 mm. de largo. La floración se presenta en los meses de otoño e invierno (finales de noviembre hasta principios de febrero). La multiplicación de los individuos puede ser de manera vegetativa o por vía sexual (Quintana-Ascencio, P.F; Ruíz-Ruvalcaba, S.E y Martínez-Icó, M., observaciones personales, 1998). Las inflorescencias son extremadamente variables en tamaño y número de cabezuelas que se presentan en racimos de capítulos hasta de 50 cm. de largo. Brácteas ovado-oblongas, de 6-8 cm. de largo, por lo general subuladas y pronto deciduas; pedúnculos muy numerosos de 0.5- 4 cm. de largo, glabros o tomentulosos, 3 bracteolas, deltoides agudas de aprox. 3 mm. de largo rodeando a cada flor, las dos laterales fusionadas, puberulentas en la superficie exterior. Las cabezuelas masculinas son globosas o ligeramente alargadas de 5-13 mm. de diámetro con 20-25 flores por cabezuela. Las

flores son sésiles de cáliz de 1-1.5 mm. de largo, truncado con pétalos blanquecinos, oblongos de 1.5-3 x 1-1.5 mm. filamentos de 3 mm. de largo, anteras de 1-2 mm. de largo, 1 estilo en flores masculinas, 3 en flores femeninas. La infrutescencia se presenta en cabezuelas hasta de 5-30 mm. de diámetro. Los frutos son de 2 a 12 por cabezuela, por lo general 6, elipsoides o subglobosos de 5-7 mm. de tamaño en la madurez y superficie coriácea, con 5 estilos persistentes. Los frutos cambian de coloración durante su maduración en una secuencia que va del verde, algunas veces seguido por tonos blanquecinos y finalmente maduran con colores pardos o violáceos (Sosa, 1979; Standley y Longworth, 1966). Los frutos son dispersados por algunas especies de aves (Ruíz-Ruvalcaba, S. E; Rangel, L. J. y Enríquez, P., observaciones personales, 1998).

La distribución de *O. xalapensis* en México va de la vertiente del Golfo en Veracruz hasta Chiapas y en la vertiente del Pacífico desde Jalisco hasta Chiapas e Isla Socorro, continuando en Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica hasta Panamá; países en los que puede ocupar los siguientes tipos de vegetación: bosque de pino-encino, bosque de neblina, con distintos grados de perturbación, bosque de pino-*Liquidambar*, bosque de encino-pino, bosque de encino y en acahuales de diversa composición y edades.

La gran plasticidad de la especie ha ocasionado su revisión taxonómica repetidas veces y ha sido conocida en el medio científico como: *Aralia xalapensis* H. B. K. Nov. Gen & Sp. 5:8.1821. *O. taobertianum* Donn Sm. Bot. Gaz. 19:4.1894 (Tipo de Barranco La Corona, Guatemala, J. D. Smith 1905). *O. loesenerianus* Harms, Bot. Jahrb. 23:127. 1896 (tipo de Volcán de Fuego, Chimaltenango, Osbert Salvin).

O. xalapensis es comúnmente nombrado de muy diversas maneras, siendo conocido en Los Altos de Chiapas como yich'acmut (pata de pájaro); en la región del volcán del agua se le nombra: mano de león; mano de tigre, aticuej; chilil mazorco en Sacatepéquez, mata-gente o m'shal en el Volcán de Santa María y en El Salvador se le llama: "Brazil" (Standley y Longworth, 1966; Sosa, 1979).

A pesar de la heterogeneidad de los nombres, *O. xalapensis* no es una especie muy utilizada por el hombre. En los Altos de Chiapas se usa como especie forrajera (Martínez-Icó, M., comentarios personales, 1998) además de que sus frutos son una potencial fuente de alimento para algunas especies de aves y ocasionalmente se emplea como ornamental en países como El Salvador. El largo y erecto tronco, combinado con el verde profundo de las hojas y el rojo púrpura de las "mazorcas", permite ser utilizado como planta decorativa de los parques (Sosa, 1979).

Estudios previos

Para la región de Los Altos de Chiapas, algunos de los estudios reportados en investigación sobre las comunidades forestales se tienen reportados estudios florísticos con la caracterización de las comunidades (Ramírez-Marcial, *et al.*, 1992; 1998), análisis de sucesión secundaria, uso y explotación de los bosques (González-Espinosa, *et al.*, 1991; 1995a; 1995b; 1997; Quintana-Ascencio, *et al.*, 1989; 1993; 1997; Ramírez-Marcial, *et al.*, 1996; Galindo-Jaimes, *et al.*, 1999; Ochoa-Gaona, *et al.*, 2000; Ramírez-Marcial, *et al.*, 2001); estudios que en su mayor parte han sido enfocados a diversas especies de Encinos (*Quercus*) y Pinos (*Pinus*), debido a la explotación de los primeros y al efecto de “pinarización” que están sufriendo los bosques intermedio y maduros y también en varias especies del interior del bosque. Se han contemplado algunos estudios donde se ha integrado el análisis de algunos parámetros demográficos, como la sobrevivencia y el crecimiento en especies del interior del bosque en diversas condiciones sucesionales (Camacho-Cruz, 1999; 2000; Quintana-Ascencio, *et al.*, 1992; 1999; 2004).

En lo que refiere a estudios específicos de *Oreopanax xalapensis*, se ha considerado dentro de los estudios florísticos de comunidades sucesionales intermedias y maduras (Quintana-Ascencio, *et al.*, 1993; Ramírez-Marcial, *et al.*, 1998). Se ha analizado junto con otras especies su fisiología y desempeño fotosintético a las condiciones de sombra (López-González, 2000) y solamente se tiene como antecedente un estudio que analiza su crecimiento y sobrevivencia durante ocho años en diversos ambientes sucesionales (Quintana-Ascencio, *et al.*, 2004).

En otros países, como Costa Rica, debido a lo vistoso de sus frutos, recientemente se reporta la explotación para la alimentación de aves e incluso los frutos llegan a comercializarse por encargo.

(<http://148.233.168.204/pfnm/OreopanaxXalapensis.htm> | (06.Febrero.2004));

(<http://www.virtualcentre.org/es/enl/success/success4.htm> (06.Febrero.2004)).

Objetivos

General:

Evaluar la variación demográfica de *Oreopanax xalapensis* en diferentes condiciones sucesionales, para predecir la viabilidad de esta especie bajo las condiciones actuales de uso del suelo.

Particulares:

1. Evaluar las tasas de reclutamiento, crecimiento, sobrevivencia y fertilidad de *Oreopanax xalapensis* en diferentes condiciones sucesionales.
2. Evaluar el éxito de la germinación de plántulas en los distintos estadios de maduración de la semilla.
3. Evaluar las tasas de remoción de los frutos en diferentes condiciones sucesionales.
4. Conocer cuáles son las especies de aves que se alimentan de los frutos de *O. xalapensis* y determinar cómo influye este proceso en su demografía.
5. Establecer un modelo demográfico que simule la dinámica de *O. xalapensis* y permita predecir su viabilidad bajo los actuales y diferentes escenarios de uso del suelo.

Hipótesis

1. Las condiciones ambientales de los gradientes sucesionales en Los Altos de Chiapas contribuyen a la variación de las tasas de establecimiento, fecundidad, crecimiento y sobrevivencia en *O. xalapensis*.
2. Los niveles de aislamiento y el tamaño de las comunidades forestales determinan el consumo de frutos de *O. xalapensis* por diversas aves.

MÉTODOS

Descripción de la región de estudio

Los Altos de Chiapas se ubican en la región centro del mismo Estado entre los 92 y 93º de longitud oeste y entre los 16 y 17º latitud norte, en la porción sur-este de México (Díaz-Hernández y Parra-Vázquez, 1997). Constituyen un macizo montañoso sobre un altiplano que mide 160 Km. de largo x 50 a 120 m de ancho y se extiende en dirección noreste-sureste, con una altitud que va desde 1200 hasta los 2400 msnm (Fig.1) (Díaz-Hernández y Parra-Vázquez, 1997).

El clima que prevalece en la región por arriba de los 2000 m es templado subhúmedo con lluvias en verano, alternado con un período seco de noviembre a mayo y con posibilidad de heladas en los meses invernales que pueden iniciar desde el otoño (García, 1973).

El relieve y suelo es abrupto de suelos poco profundos y pedregosos, en su mayoría de origen calizo, que forman terrones compactos y duros durante la estación seca del año. Presenta un drenaje lento tendiente a inundarse por la cantidad de arcillas presentes en ellos durante la estación lluviosa. Las áreas con suelos de origen volcánico son escasas, tienen una textura limo arenosa y por lo tanto son más susceptibles a erosionarse (Díaz-Hernández y Parra-Vázquez, 1997).

La vegetación es muy diversa. La interacción del clima con el suelo y la accidentada topografía permiten el establecimiento de una gran diversidad de ecosistemas. En el lado oeste, en los sitios más bajos y secos, se establecen bosques de pino-encino y selva baja caducifolia; en las partes más secas y altas de esta zona los bosques son de encino y de pino. La ladera oriental, en las zonas más húmedas, presenta asociaciones de *pino-encino-liquidambar*, así como el bosque lluvioso de montaña (o bosque perennifolio de neblina). De los grupos florísticos mencionados los bosques de encino y neblina poseen el mayor número de vertebrados endémicos de Mesoamérica y su riqueza florística la componen cerca de 700 especies de fanerógamas que en su mayoría son endémicas al estado de Chiapas (Miranda, 1952; Breedlove, 1981; Rzedowski, 1981 y González- Espinosa, *et al.*, 1997).

Descripción de los sitios de estudio

Se seleccionaron dos sitios de estudio que representan un gradiente de perturbación asociado al uso del suelo en Los Altos de Chiapas. El primer sitio se ubicó en la estación Biológica PRONATURA-HUITEPEC, la cual representa un área con una cubierta forestal relativamente extensa, que corre a través de un gradiente sucesional. El segundo sitio fue el Rancho Merced-Bazóm; en esta región los bosques se encuentran fragmentados, debido a la intensa extracción forestal, por lo que la extensión y presencia de áreas conservadas es menor. A continuación se describen de acuerdo a la información presentada por González- Espinosa, *et al.*, 1991; Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1993; Ramírez-Marcial, *et al.*, 1998).

Estación Biológica Cerro Huitepec (EBCH): Es una reserva privada de 136 ha. Se ubica en la ladera este-noreste del cerro Huitepec a 4.5 km al oeste de la ciudad de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Geográficamente se localiza entre 16° 44' 38" norte y 92° 40' 15" oeste (Fig.1) con altitudes que oscilan desde los 2230 hasta los 2710 m. Forma parte de un cono cinerítico cuyo origen geológico data del terciario y que está constituido por una serie de laderas con pendientes pronunciadas (40-60%). El sustrato lo compone material ígneo en la zona más elevada, mientras que en las partes bajas predomina el material sedimentario. Los suelos son del tipo cambisol-vértico y gléyico que presentan tonos café oscuros y negros en las zonas más altas, y colores anaranjados o rojos hacia las partes más bajas (Helbing, 1976; Mera-Ovando en: Parra-Vázquez, 1989). El clima es templado subhúmedo con abundantes lluvias en verano. La temperatura media anual oscila entre 14 y 15° C, la precipitación media anual es alrededor de 1300 mm. (García, 1973). En la época de mayo a noviembre es común observar una capa espesa de neblina por arriba de los 2550 m.

La mayor parte de la vegetación es de bosque de encino y es notable la ausencia casi total de coníferas, excepto por algunas comunidades de pino-encino en las partes intermedia y bajas de la ladera oeste, las cuales quedan fuera de los límites de la EBCH. En la parte más alta y en el fondo de pequeñas cañadas existen elementos florísticos típicos de un bosque de neblina (Ramírez- Marcial, *et al.*, 1998). Los hábitats estudiados en la estación Cerro Huitepec fueron los siguientes:

Bosque incipiente: En el gradiente sucesional es la comunidad forestal que presenta la menor riqueza de especies (119 especies, 62 de las cuales son arbustivas o arbóreas). Se ubica en la parte baja de las laderas norte y noreste. Presenta una gran abundancia de tocones que muestran el uso forestal intensivo ocurrido en el pasado antes de la declaración del sitio como reserva. El dosel es muy discontinuo y

de poca altura (6-8 m) y dominado por encinos (*Quercus* sp.) en su mayoría rebrotados y con más de 20 cm. de diámetro. El sotobosque incluye un gran número de plantas juveniles de árboles de especies características de comunidades más avanzadas. En los claros se encuentran arbustos como *Eupatorium* spp; *Rubus* spp; *Viburnum* spp. y algunos árboles como *Alnus acuminata*; *Arbutus xalapensis*; *Buddleia* sp; *Crataegus pubescens*; *Garrya laurifolia*; *Prunus serotina* ssp. *capuli*. El estrato herbáceo está dominado por *Lycopodium complanatum* y *Pteridium aequilinum* (s.l.), pero también es frecuente encontrar una alta densidad de plántulas de otras especies arbóreas como *Oreopanax xalapensis*; *Rhamnus* spp; *Viburnum jucundum* ssp. *jucundum*.

Bosque de Encino: Es una de las comunidades con mayor número de especies. Su gradiente altitudinal va de 2450 a los 2620 m. La dominancia del dosel está dada por varias especies de *Quercus* y en menor número *Arbutus xalapensis* y *Alnus acuminata* ssp. Los individuos del dosel alcanzan hasta los 35 m de altura con diámetros mayores a un metro. En el invierno, la cantidad de luz que penetra en el interior es mayor, debido a la pérdida de follaje de *Q. candicans*. El estrato bajo arbóreo está representado por *Garrya laurifolia*; *Oreopanax xalapensis*; *Prunus serotina* ssp. *capuli*; *Rapanea juergensenii* y *Viburnum jucundum*. El estrato arbustivo se considera denso, con especies de los géneros *Cestrum*; *Fuchsia*; *Gaultheria*; *Litsea*; *Senecio* y *Xylosma*. Entre las herbáceas se representan varios tipos de helechos de los géneros *Adiantum*; *Asplenium* y *Polypodium*.

Bosque sucesional intermedio: Esta comunidad presenta un alto número de especies de plantas (154) y se distribuye a lo largo de una franja altitudinal angosta desde los 2330 hasta los 2460 m en la ladera oriental y parte de la ladera norte. Presenta algunos tocones que permiten suponer que esta área estuvo sometida a la extracción forestal selectiva, creándose algunos claros en donde ahora es frecuente encontrar especies como *Iresine celosia*; *Piqueria trinervia*; *Eupatorium* spp; *Salvia* spp; *Verbesina perymenioides* y *Zanthoxylum foliolosum*. El dosel incluye a las ocho especies de encino de toda la EBCH, siendo su abundancia en orden decreciente: *Quercus crassifolia*; *Q. rugosa*; *Q. laurina*; *Q. candicans*; *Q. skutchi*; *Q. aff. acutifolia*; *Q. crispipilis* y *Q. sp.* Se caracteriza por la presencia de individuos adultos dispersos (25-30 m de altura), un estrato intermedio escaso (8-15 m) y un estrato bajo (4-7 m) con plantas juveniles de árboles del sotobosque como *O. xalapensis*; *Rapanea juergensenii*; *Styrax argenteus* var. *Ramirezi*; *Viburnum jucundum* ssp. *jucundum*. En el estrato herbáceo y bajo condiciones expuestas y secas son frecuentes *Adiantum andicola*; *Bidens chiapensis*; *Chimaphila* sp; en tanto que en condiciones húmedas y

más protegidas son más frecuentes numerosas especies de *Polypodium*. También son comunes plántulas de arbustos y árboles del estrato bajo y medio.

Bosque maduro de neblina: Este hábitat se encuentra representado tanto en la EBCH y la localidad de Bazóm, ambos sitios comparten algunas características generales típicas de un bosque de neblina y difieren en otras de acuerdo al grado de perturbación y uso del suelo. En general esta condición se presenta en cumbres húmedas entre los 2400 y 2700 m de altitud, en extensiones relativamente pequeñas y aisladas. En la EBCH se localiza en el extremo oeste y noroeste de la estación, sobre terreno ondulado y con pendientes mayores a 45°. Se registran 125 especies vegetales; 24 de ellas exclusivas a ésta. El dosel alcanza los 30-35 m principalmente con individuos de *Quercus laurina* y en menor grado de *Q. crassifolia* e individuos entremezclados en el subdosel a 20-25 m de altura compuesto por *Clethra macrophylla*; *Cleyera thaeoides*; *Persea americana* y *Styrax argenteus* var. *Ramirezii*; *Acer negundo* var. *Mexicanum*; *Cornus disciflora* var. *Mexicana*; *Microtropis contracta*; *Drimys*; *Miconia*; *Microtropis*; *Oreopanax*; *Ostrya*; *Prunus*; *Rapanea*; *Rhamnus*; *Saurauia*; *Ostrya virginiana* var. *guatemalensis* y *Styrax argenteus* var. *ramirezii*. El estrato de arbustos está dominado por *Cestrum* spp; *Fuchsia* spp; *Symplocos limoncillo* y *Ternstroemia pringleii*; *Deppea grandiflora*; *Fuchsia echiandria*; *F. paniculata*; *F. splendens*; *Lycianthes purpusii*; *Miconia glaberrima*; *Parathesis leptopa*; *Chusquea foliosa* y la presencia de muy pocos individuos del helecho arborescente *Cyathea fulva*. La composición de herbáceas la representan varias especies de helechos de los géneros *Dryopteris*; *Iomariopsis*; *Lophosoria thelypteris*; *Woodwardia*, y otras plantas como: *Eupatorium karwinskianum*; *Phytolacca icossandra*; *Salvia karwinskii* y *Schistocarpha pedicellata*. Los bejucos se encuentran representados por: *Celastrus vulcanicola*; *Smilax jalapensis*; *Passiflora adenopoda* y *P. membrenacea*. La mayoría de los árboles grandes de este bosque presentan varias especies de epífitas, principalmente bromelias, orquídeas, helechos, musgos y líquenes, que junto con el follaje alto e intermedio del bosque contribuyen a interceptar la mayor parte de la radiación lumínica, generando condiciones de alta penumbra en los estratos más bajos.

Rancho Merced-Bazóm (RMB): Localizado en el municipio de Huixtán entre los 16° 44' 50" norte y 92° 29' 45" oeste y a los 2300-2400 m de altitud, en el centro de la región de Los Altos de Chiapas. El clima de la región es templado-subhúmedo (García, 1973), con una temperatura media mensual de 13-15 ° C y con una precipitación de 1100 a 1200 mm. de lluvia al año (>80% de la lluvia ocurre entre los

meses de mayo-octubre, cuyos datos fueron tomados de los registros de 15 años de la estación meteorológica Chilil). Las temperaturas bajas pueden ocurrir frecuentemente en los sitios deforestados, entre los meses de diciembre a marzo, no afectando a la vegetación que se encuentra a nivel del suelo en el interior del bosque (Breedlove, 1981; González-Espinosa, *et al.*, 1991). Los suelos son café oscuro, arcillosos moderadamente profundos (30-50 cm.) y derivados de rocas calcáreas del Cretácico. La vegetación incluye un heterogéneo mosaico de etapas sucesionales asociadas con bosque de pino-encino (Miranda, 1952; Breedlove, 1981; González-Espinosa, *et al.*, 1997). En el dosel superior de los bosques predominan especies de pinos como: *Pinus ocarpa*; *P. oaxacana*; *P. pseudostrobus* y algunas otras de encinos como *Quercus laurina*; *Q. crispipilis*; *Q. crassifolia* y *Q. rugosa*. En los sitios de mayor altitud existen áreas con perturbación aislada y esporádica por talas, aquí se presentan individuos de *Quercus crassifolia* y *Q. laurina* que dominan el estrato arbóreo superior (35-45m de altura). En el mismo estrato encontramos otras especies como *Pinus ocarpa*; *P. oaxacana*; *P. aff. pseudostrobus* y algunos pocos individuos de *P. ayacahuite* y *Alnus acuminata* ssp. *arguta*. En el estrato arbóreo bajo (7-10 m) es muy frecuente *Rapanea juerguensenii* pero también se incluyen *Rhamnus* sp; *Magnolia* sp; *Cleyera thaeoides*; *Symplocos limoncillo* y *Ternstroemia pringleii* que conforman un dosel cerrado (95-100%).

El estrato arbustivo es muy denso y está dominado por *Oreopanax xalapensis*; *Viburnum* sp; *Miconia* aff. *Hemenostigma*; *Solanum* sp; *Fuchsia* spp; *Senecio* spp; *Cestrum anagyris*; *Saurauia* sp y *Verbesina* sp. En el estrato herbáceo son comunes varias especies de helechos (e.g. *Polypodium* spp; *Thelypteris* spp y *Asplenium* spp. Quintana-Ascencio, 1989). Este bosque sufrió el efecto de un huracán en 1982 que ocasionó la caída de algunos de los árboles más grandes y la formación de claros de diversos tamaños (Martínez, I. M. comentarios personales, 1998; González-Espinosa, *et al.*, 1991).

El bosque de neblina en Bazóm: Para esta región las poblaciones de *O. xalapensis* sólo se describieron en fragmentos representativos del bosque de neblina ya que ésta fue la comunidad menos perturbada. Comparte la vegetación de Huitepec, sólo que en Bazóm se encuentran una mayor cantidad de individuos y especies de bromeliáceas epífitas. Algunas especies arbóreas exclusivas a esta zona son: *Liquidambar styraciflua*; *Pinus ayacahuite*; *P. chiapensis*; *Quercus benthamii* y *Magnolia sharpii*. Del estrato arbustivo: *Phoebe* sp y los helechos *Woodwardia spinulosa*; *Dryopteris parallelogram*; *Lophosoria quadripinnata*; *Thelypteris oligocarpa* y *Lomariopsis recurvata* (González-Espinosa, *et al.*, 1997).

Estimación de los parámetros demográficos

Se estimó la *fertilidad*, la *sobrevivencia* y el *crecimiento* de *O. xalapensis* en cada tipo de bosque sucesional. Los individuos se agruparon en clases de tamaño utilizando el algoritmo descrito por Moloney (1986). Este algoritmo minimiza los errores en la distribución y el muestreo de los individuos por la formación de las categorías. Los errores de muestreo ocurren cuando la categoría no representa el comportamiento de los individuos debido a un tamaño de muestra muy pequeño. Los errores de distribución se deben a la formación de categorías demasiado amplias que incluyen individuos con probabilidades de transición heterogéneas.

A) - FERTILIDAD

La fertilidad se definió como la contribución de cada uno de los individuos reproductivos al número de plantas nuevas que aparecieron entre agosto de 1997 y agosto de 1998 (cf. Lincoln, *et al.*, 1982). La estimación de la contribución individual en cada una de las clases reproductivas se realizó a partir de la abundancia relativa de los individuos reproductivos, sus estructuras reproductivas, la producción de plántulas por germinación de semillas y el número de plantas reclutadas durante el intervalo de estudio (un año).

Las estructuras reproductivas (*N_r*)

Se contó en campo el número de inflorescencias en 20 individuos de cada uno de los bosques de estudio del 13 al 27 de enero de 1998. Los individuos se seleccionaron a lo largo de transectos con orientación y extensión variable (50-200 m de longitud) de acuerdo a la abundancia de las plantas reproductivas y alejados al menos 10 m de las veredas de acceso o de áreas abiertas. En cada individuo se midió el diámetro del (o los) tallo (s) y la longitud de cada una de las inflorescencias y se contó el número total de cabezuelas. Las estructuras reproductivas se dividieron en las siguientes condiciones fenológicas: flores incipientes (botones), plenas (abiertas), frutos incipientes (no han terminado su desarrollo), plenos (terminaron su crecimiento y presentaron coloración verde o blanca), maduros (coloración roja a púrpura), secos

(antes de terminar su desarrollo) y abortados (no alcanzan el desarrollo a frutos plenos y se caen de la inflorescencia).

Se ajustó un modelo lineal que relacionó el número de inflorescencias al área basal de acuerdo a la condición sucesional. Los individuos localizados en claros fueron analizados separadamente de aquellos situados fuera de los claros. Se probó la diferencia entre las pendientes en los diferentes modelos a través de un análisis de covarianza.

Maduración y remoción de frutos (*Pm*)

La maduración y remoción de frutos fueron evaluadas entre el 21 de enero y el 16 de junio de 1998. Los individuos se seleccionaron en transectos aleatorios. En Huitepec, se etiquetaron 56 individuos en un solo transecto que corrió a lo largo de los bosques de encino e incipiente; en el bosque sucesional intermedio los individuos que presentaron inflorescencias con frutos, fueron muy pocos y muy dispersos, por lo que de los 56, en este bosque sólo se marcaron 6 individuos; en el bosque maduro de Huitepec, no se marcaron inflorescencias por no presentar frutos al inicio del estudio. En Bazóm se marcaron 36 individuos, distribuidos en 4 fragmentos de bosque maduro. Las marcas se colocaron en la base de la inflorescencia de la rama más baja de cada individuo. Se hizo un conteo total de sus frutos y se obtuvo el valor promedio de frutos totales que pueden crecer en un individuo. Se delimitaron y marcaron las diez cabezuelas de la base y las diez cabezuelas del ápice. Se contó cada 48 a 72 horas el número de frutos presentes en las diez cabezuelas de la base y el ápice de cada mazorca usando la coloración de los frutos como un índice del estado de su madurez hasta su remoción o desprendimiento total de la inflorescencia. Los frutos removidos por los dispersores se determinaron con la presencia de cicatrices de dehiscencia.

Se usó una prueba de rangos U-Mann-Whitney (Rohlf y Sokal, 1981) para comparar la fecha de inicio de maduración de los frutos entre condiciones. Las estimaciones del tiempo de maduración y la remoción de los frutos se determinaron por rangos de 30, 60 y 90 días desde el primer registro. Los tiempos de maduración y remoción de los frutos se compararon entre Bazóm y Huitepec, aplicando una prueba de Chi-cuadrada. La probabilidad de maduración (*Pm*) se estimó con el porcentaje promedio de frutos maduros.

Producción de plántulas (*Sf*)

La producción de plántulas (S_i) se consideró como el número de semillas germinadas (S_i) atribuibles a los individuos de las diferentes clases:

S_t = Sumatoria de S_i de cada clase reproductiva por sitio.

Germinación de semillas (S_i)

Su estimación se basó en el conteo de las estructuras reproductivas, su desarrollo fenológico y las probabilidades de germinación (P_g), en una muestra de 20 individuos reproductivos en cada tipo de bosque de la siguiente manera:

- 1.- Contando directamente el número de inflorescencias.
- 2.- Contando el número de cabezuelas por inflorescencia.
- 3.- Contando el número de flores y frutos.
- 4.- Estimando las probabilidades de maduración de los frutos.
- 5.- Estimando la probabilidad de germinación de las semillas.
- 6.- Multiplicando cada uno de estos valores de manera consecutiva:

$$S_i = N_r \times P_m \times S_e \times P_g$$

Donde:

S_i = Semillas germinadas

N_r = Número de estructuras reproductivas (Inflorescencias x cabezuelas x frutos totales en la cabezuela)

P_m = Probabilidad de maduración

S_e = Número de semillas por fruto

P_g = Probabilidad de germinación

Estimación de la Probabilidad de germinación de las semillas (P_g)

Para determinar la probabilidad de germinación de las semillas de acuerdo a la madurez de los frutos, se seleccionaron de manera aleatoria a 20 individuos en fructificación en el bosque incipiente y de encino en Huitepec. De estos árboles fueron

desprendidos los frutos representativos de las categorías de coloración verde, blanco, rojo y púrpura, hasta conformar una muestra compuesta de diez grupos de tres frutos cada uno ($n=120$). Las semillas de cada fruto se despulparon y se contaron, para obtener el promedio de semillas por fruto (Se); posteriormente se lavaron con agua de la llave para después colocarlas en cajas petri con cama de papel filtro a temperatura constante ($25^{\circ} C$) dentro de una incubadora. El papel filtro se mantuvo constantemente húmedo. Se registró la fecha de su germinación (determinada por la presencia de los cotiledones). Los porcentajes de germinación se transformaron a valores angulares para obtener una muestra con distribución normal para el análisis. Se usó un análisis de varianza y prueba de Tukey para comparar los valores de la germinación entre las coloraciones de los frutos. La probabilidad de germinación de las semillas se calculó con el valor promedio de germinación de todas las categorías de coloración de los frutos.

Densidad relativa de individuos reproductivos (Cr_i y Dr_i)

e individuos nuevos (Fsd y Fsd_i)

La densidad relativa de los individuos de las clases reproductivas se calculó con base a las estimaciones de las densidades obtenidas con: **i)** parcelas permanentes; **ii)** cuadrantes centrados en un punto.

i) Parcelas permanentes (PP). Se establecieron 10 parcelas en Huitepec en agosto de 1997 para dar seguimiento al desarrollo de individuos marcados y estimar el reclutamiento. Cada parcela midió 20 x 4m y se establecieron por duplicados en el bosque incipiente, encino y sucesional intermedio. En el bosque maduro se delimitaron cuatro parcelas debido a la escasez y distanciamiento de los individuos de la especie. En agosto de 1998 se estimó la densidad de todos los individuos de *O. xalapensis* y se indicó cuáles presentaban estructuras reproductivas. No se establecieron parcelas en Bazóm debido a que la actividad humana constantemente las destruía.

El número de plantas reclutadas entre agosto de 1997 y agosto de 1998 se determinó contándolas directamente dentro de cada una de las parcelas permanentes. Se consideraron como nuevos a los individuos que no presentaron marca de registro de agosto de 1997. Para poder comparar la sobrevivencia y el crecimiento se usaron las mismas clases de tamaño en todos los sitios.

ii) Cuadrantes centrados en un punto(CC). Debido a la escasa cantidad de individuos mayores a un metro de altura dentro de las parcelas permanentes, la densidad relativa de estos individuos se estimó en los bosques de Huitepec con el

método de cuadrantes centrados en un punto (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

En agosto de 1998, se evaluaron a 150 individuos de *O. xalapensis*, distribuidos en 30 puntos dentro de transectos en cada bosque. Para cada árbol se registró el (los) diámetro (s) basal (es) (DAB) y a la altura del pecho (DAP), su altura aproximada y su estado reproductivo.

Su fertilidad se estimó a través de un modelo lineal que relacionó el número de inflorescencias al DAB.

Estimación de la Fertilidad

Se estimó la fertilidad (**Fe**) de los individuos en cada clase reproductiva en cada sitio con base a las siguientes expresiones:

$$Fr_i = S_i / S_t$$

$$Cr_i = Dr_i / Dt$$

$$Fsd = Fr_i \times Cr_i$$

$$Fsd_i = Fsd / Fsd_t$$

$$Fet_i = In \times Fsd_i$$

$$\mathbf{Fe}_i = \mathbf{Fet}_i / \mathbf{Dr}_i$$

Donde: Fr_i = proporción de plántulas producidas por clase i ; S_i = semillas germinadas (como se describe en el apartado producción de semillas germinadas); S_t = sumatoria de S_i de cada clase reproductiva por sitio. Cr_i = densidad relativa de reproductivos por clase; Dr_i = densidad de reproductivos por clase; Dt = suma de contribuciones relativas; Fsd = aporte de individuos nuevos; Fsd_i = aporte relativo de individuos nuevos; Fsd_t = suma de los aportes relativos; In = densidad total de individuos nuevos; Fet_i = fertilidad por clase y **Fe** = fertilidad realizada por clase (detalles en el Apéndice A, cuadros a, b y c).

B).- SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO

La sobrevivencia y el crecimiento se evaluaron directamente en las plantas establecidas en las parcelas permanentes (PP). El crecimiento se consideró a partir del momento de establecer las parcelas (agosto de 1997) marcando y registrando a través de coordenadas x-y a todas las plantas de *O. xalapensis*. En los individuos menores a 50 cm., se midió la altura hasta el ápice más alto y se registró el número y

forma (s) de las hojas. En las plántulas *O. xalapensis* se reconocen hojas cotiledonares, en individuos juveniles acorazonadas y en individuos mayores son palmeadas. Para individuos mayores a 50 cm. de altura, se registró el diámetro a la base del tallo y la presencia de estructuras reproductivas. Estas mismas variables se registraron un año más tarde (1998) para determinar el desarrollo de las mismas.

La sobrevivencia se determinó con la presencia (planta viva) o ausencia (planta muerta) de los individuos marcados. Los individuos que no se marcaron en 1997 y fueron menores a 50 cm. de altura en 1998, se consideraron como plántulas nuevas para el período de estudio.

Para predecir los cambios en la estructura poblacional de las diferentes condiciones sucesionales, los resultados fueron comparados y analizados con información disponible sobre modelos de sobrevivencia y crecimiento de la *O. xalapensis*, generados de un estudio poblacional de ocho años (1989 a 1997) en parcelas replicadas dentro de los sitios de pastizal, y los bosques de encino y medianamente maduro en Huitepec (Quintana-Ascencio, *et al.*, 2004).

Para integrar la información de los parámetros demográficos en cada uno de los sitios de estudio se utilizaron las matrices del tipo Lefkovitch. Las probabilidades de transición correspondientes a la sobrevivencia y el crecimiento se construyeron con la información obtenida directamente de las parcelas permanentes. Con esta información se creó un modelo (diagramático) general que visualiza el ciclo de vida de *O. xalapensis* en la reserva del Huitepec.

Los valores de lambda (λ), así como las elasticidades se obtuvieron con el programa Matlab-student. En cada uno de los bosques (condiciones sucesionales) se comparó la estructura de clases observada para el período de 1997 a 1998, respecto a la estructura esperada si las condiciones ambientales se mantuvieran. La comparación de ambas estructuras ayudó a determinar la estabilidad de la población con relación a su condición sucesional.

DISPERSORES DE LOS FRUTOS DE O. xalapensis

Las interacciones biológicas establecidas entre especies vegetales y animales pueden repercutir en la variación de los procesos demográficos de ambas poblaciones. A través de las características físicas que poseen los frutos, pueden determinarse cuáles son sus posibles comensales (Primack, 1987). Las características de los frutos de *O. xalapensis* (ver en descripción de la especie), permiten suponer que estos son removidos principalmente por aves.

Para conocer cuáles son las posibles especies de aves del sotobosque que se alimentan de los frutos de las poblaciones de *O. xalapensis* de la reserva de Huitepec y determinar si el consumo de los frutos por las aves influye en la germinación y establecimiento de las semillas, se realizó la captura de aves y colecta de sus excretas para su análisis.

Los métodos para la colecta de la avifauna fueron obtenidos de un proyecto establecido desde 1995 en la Estación Biológica Cerro Huitepec, cuyo objetivo es conocer la comunidad de aves de esta entidad (Enríquez P y Rangel, J. L. 1998., com. pers.). Se realizaron cuatro muestreos de excretas de aves entre los meses de abril y mayo de 1998; colocando 10 redes ornitológicas tamaño estándar (12 m x 2.5 m y malla de 36 mm.) en sitios previamente establecidos de los siguientes bosques: incipiente, sucesional intermedio y maduro (10 redes x muestreo n= 30). La orientación de las redes fue indistinta sobre senderos ya establecidos. El cuarto muestreo se hizo en el bosque incipiente con 5 redes que abarcaron paralelamente el tamaño longitudinal de las parcelas de estudio de *O. xalapensis*. Las redes se abrieron antes del amanecer y se revisaron cada hora cerrándose después de 5 horas. El esfuerzo de captura fue de 175 horas/red (1 hora/red equivale a una hora de trabajo de una red estándar, Ralph, *et al.*, 1992).

Las aves capturadas se colocaron en sacos de manta y fueron identificadas hasta especie con ayuda de las guías ornitológicas de campo (National Geographic, 1987; Howell y Webb, 1995). Las aves capturadas se dejaron por espacio de 20 min. en el saco de manta para que excretaran. Las excretas de cada ave se colectaron en bolsas de celofán con previo registro de fecha, lugar de colecta, especie y número de banda.

Para determinar si existen diferencias entre el tiempo de germinación de las semillas consumidas (que pasaron a través del tracto digestivo) por las aves capturadas e identificadas, así como de las semillas provenientes de excretas de aves (no identificadas) depositadas en el suelo y/o hojas del bosque, se realizó la colecta de excretas depositadas por cualquier ave sobre el suelo y entre la vegetación del sotobosque en el bosque incipiente. Estas excretas se colocaron en cajas *petri* con 2 ml., de agua y se revisaron a través del microscopio estereoscópico para determinar su contenido. Las semillas de *O. xalapensis*, fueron removidas de las heces y se pusieron a germinar con el mismo tratamiento que se aplicó para las semillas obtenidas directamente de los frutos (Blake y Loiselle, 1991; Parrish, 1997).

Las comparaciones de abundancia de las especies en cada uno de los sitios de muestreo se analizaron a través de una prueba de Chi-cuadrada. Los tiempos de germinación de las semillas provenientes de las excretas de las aves capturadas y de las excretas colectadas del suelo y hojas fueron comparados con los tiempos de germinación de las semillas obtenidas directamente de los frutos (ver apartado de germinación de semillas), también a través de un análisis de Chi-cuadrada.

RESULTADOS

A).- FERTILIDAD

Las estructuras reproductivas (*Nr*)

La aparición y desarrollo de las condiciones fenológicas de *Oreopanax xalapensis* en los bosques incipiente, encino y sucesional intermedio en Huitepec fue más homogénea en comparación a los individuos del bosque maduro de Huitepec y de Bazóm (Fig.2). Las inflorescencias de los bosques maduros, desarrollaron flores desde el período de florescencia hasta ya pasada la etapa de maduración de frutos en el bosque incipiente y de encino. Las flores presentes durante la etapa correspondiente a la maduración de los frutos, fueron abortadas, así como los frutos incipientes o plenos que incluso se secaron.

En todos los bosques (incipiente, encino y sucesional intermedio), exceptuando al bosque maduro en Huitepec, se encontró una asociación potencial ($y = b0x^{b1}$) positiva y significativa ($P \leq 0.001$) entre el número de inflorescencias y el área basal. Al distinguir a los individuos que crecieron en claros del bosque maduro de Huitepec y Bazóm la asociación entre área basal y número de inflorescencias se volvió significativa para el bosque en Huitepec y mejoró el coeficiente de correlación para ambos sitios (Cuadro; Figs.3 a, b, c, d, y e).

Estos modelos no tuvieron diferencias significativas entre sitios ($P = 0.946$) y no se presentó una interacción significativa entre el DAB de las plantas y la condición sucesional (sitios) (Cuadro 2).

Maduración y remoción de los frutos (*Pm*)

La fecha de inicio de maduración fue significativamente más temprana en Huitepec que en Bazóm (U-Mann-Whitney $Z = - 2.51$; $P = 0.012$; Cuadro 3a). En Bazóm se contabilizó la mayor presencia de frutos maduros que no fueron removidos (Figuras 4 a y b). La prueba de Chi-cuadrada, para comparar maduración de los frutos entre los sitios, no mostró diferencias significativas (Cuadro 3b). Los frutos incipientes alcanzaron un tamaño máximo y a finales del mes de abril comenzaron a pigmentarse de color rojo hasta púrpura intenso. La probabilidad de maduración para los frutos fue

de 15.21% (Cuadro 3c). A pesar de que no se realizó una evaluación del tamaño de los frutos entre sitios, se apreció que el número y tamaño de frutos maduros fueron mayores en los individuos que crecían dentro de claros de los bosques y que esta relación fue más alta en los bosques de Huitepec. En Bazóm también fue notable la aborción de frutos antes de alcanzar la madurez.

Este fenómeno, en gran medida, se asoció al daño por insectos, incidiendo en aquellos individuos que crecían bajo la sombra. La remoción de los frutos por aves fue distinguida por la presencia de los sépalos vacíos. En la dehiscencia por aborción o madurez del fruto sin remoción, la cabezuela completa fue tirada. La remoción de los frutos fue mayor y más rápida en Huitepec. En Bazóm la mayoría de los frutos (>60%) cayeron sin haber sido removidos de las inflorescencias (Figura 5).

Producción de plántulas (*St*) y germinación de semillas (*S*)

Los valores estimados para la producción de plántulas, fueron más altos en los bosques sucesional intermedio (1188) y encino (662). Esta producción de plántulas está directamente asociada con la germinación de semillas (***S***), los cuales fueron mucho mayores para los individuos reproductivos grandes de la clase VII, con 1049.55 y 662.55 semillas, respectivamente (ver detalles en Apéndice A).

La probabilidad de germinación de las semillas (*Pg*)

El promedio de semillas por fruto (*Se*) fue de 3.9 (apéndice A). El porcentaje de germinación de las semillas incrementó conforme a la pigmentación del fruto del que procedió: verdes $\leq 37\%$; blancos $\leq 45\%$; rojos $\leq 62\%$ y púrpuras $\leq 78\%$ (Figura 6). Se estimó una probabilidad de germinación para los frutos de 0.5 (apéndice A).

Las semillas obtenidas de los frutos con coloraciones rojas y púrpuras presentaron diferencias significativas en su germinación de aquéllas procedentes de frutos verdes y blancos (Cuadros 4a y b). El tiempo promedio de germinación de las semillas provenientes de los frutos púrpuras y rojos fue de 15 días.

**Densidad relativa de individuos reproductivos (Cr_i y Dr_i)
e individuos nuevos (Fsd y Fsd_i)**

Se establecieron 7 clases de tamaño de individuos de *O. xalapensis* que incluyeron desde plántulas pequeñas (I), plántulas grandes (II), juveniles (III) e individuos adultos, en los que se diferenciaron 4 clases; individuos adultos no reproductivos pequeños (IV), individuos adultos no reproductivos grandes (V) (los cuales en 1997 registraron reproducción y para 1998 no fueron reproductivos), individuos adultos reproductivos pequeños (VI) e individuos adultos reproductivos grandes (VII) en 1998 (Cuadro 5). En las parcelas permanentes de 1997 (PP1997), se registró la abundancia las clases IV, V, VI y VII en 1998 (PP1998). Este resultado se comparó con la abundancia de los cuadrantes centrados en un punto de 1998 (CC1998), para las misma clases. Solamente se encontraron diferencias significativas entre las abundancias de PP1997 y CC1998 ($P \leq 0.008$) y PP1998 y CC1998 ($P \leq 0.009$) (Cuadro 6). Con los resultados de las abundancias se estimaron las densidades (individuos/ha), para las clases IV a VII.

Las plántulas (Clase I) en el bosque incipiente tuvieron una mortalidad del 22% (respecto al registro de 1997), pero aún así, para 1998, representó el sitio con mayor densidad de plántulas y se registró un aumento casi del doble en los individuos juveniles menores (clase II). El bosque de encino conservó casi la misma densidad plántulas grandes (clase II), pero a diferencia del bosque incipiente, presentó una alta mortandad de sus plántulas (clase I) (más del 70%). En los bosques maduros no se registró la sobrevivencia de individuos menores a 10 cm. de altura (cuadro 7) ni la presencia de individuos nuevos (clases I, II y III) en 1998 (cuadro 8). La estructura de las clases de juveniles intermedios y mayores (clases III a V), se conservó casi similar. Los bosques maduros de Huitepec y Bazóm presentaron estructuras semejantes, sólo que en éste último las densidades fueron menores.

A medida que la condición sucesional fue más avanzada, la concentración de individuos adultos incrementó y disminuyó en las clases menores. Las estructuras poblacionales estables predichas por los modelos difirieron de las observadas en todos los sitios. La estructura estable del modelo global también difirió de la esperada (figuras 7a, b, c, d y e; Apéndice B y Cuadro 9).

Estimación de la fertilidad (Fe_i)

Los bosques incipiente y de encino fueron los únicos sitios para los que se registró reclutamiento. Los valores más altos de fertilidad correspondieron a los individuos reproductivos de la clase VII, que representan la clase de individuos más viejos y de mayor tamaño. Se estimó un aporte por cada individuo reproductivo de 7.81 individuos nuevos de la clase I y 7.15 individuos nuevos para la clase II del bosque incipiente.

La fertilidad global se estimó con base al promedio de las fertilidades del bosque incipiente y de encino, cuyos valores mantuvieron la tendencia de la fertilidad en el bosque incipiente (Apéndice A, cuadros a, b y c).

B).- SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO

Las entradas de las matrices fueron construidas sólo con la información de las parcelas permanentes. No se incluyó una clase con información de las semillas debido a que sus características fisiológicas indican tendencia a la germinación rápida (Primack, 1987) y parecen carecer de latencia (Ramírez-Marcial, *et al.*, 1992). La propagación vegetativa tampoco fue incluida porque no todos los individuos presentaron retoños, a demás de que no pudo diferenciarse si el retoño era independiente o parte del tronco basal. En caso contrario, en ambas situaciones el efecto causado a los resultados en este trabajo se esperarían fueran positivos, incrementando los valores estimados para las tasas de crecimiento (λ).

En todos los sitios la sobrevivencia de los individuos de *O. xalapensis* fue incrementando, conforme la clase de desarrollo o tamaño de los individuos también aumentó, por lo que, para los individuos de las clases reproductivas, se registró la mayor sobrevivencia y en el extremo, las clases de plántulas pequeñas y plántulas grandes, la mortalidad más alta (cuadro 10). La mayor dinámica (crecimiento o regresión) se presentó entre las clases de plántulas, juveniles y adultos pequeños no reproductivos (clases II a IV) con una mayor incidencia en los bosques de encino e incipiente. Estos individuos tuvieron un constante crecimiento a las siguientes clases y/o un desarrollo acelerado reflejado con un "salto" en las transiciones de la matriz.

El bosque sucesional intermedio y maduro, fueron los sitios con densidades más bajas para todas las clases, por lo que para estimar, el crecimiento poblacional de

ambos bosques, esta información ausente en la transiciones de las matrices de Lefkovich fueron sustituidas con los valores del modelo global construido para Huitepec, en el cual se incluyeron a todos los individuos de estudio en Huitepec.

Las tasas de crecimiento poblacional en los bosques incipiente y de encino fueron más altas en los individuos reproductivos con mayor área basal (Clase VII). Los bosques incipiente y de encino tuvieron los valores mas altos ($\lambda = 1.083$ y 1.014 , respectivamente); mientras que los bosques intermedio y maduro tuvieron valores menores a la unidad ($\lambda = 0.935$ y 0.999 respectivamente), lo que significa que las poblaciones decrecieron. El valor de lambda para la población global fue mayor de uno ($\lambda = 1.097$; Cuadros 11 a 15, letra a), es decir, el modelo sugiere que la población de *Oreopanax xalapensis* en Huitepec creció de 1997 a 1998.

Los valores de elasticidad mostraron comportamientos similares en el bosque incipiente y de encino. En ambos sitios, las elasticidades más altas se encontraron para la transición de adultos no reproductivos mayores (V) de 1997 y adultos reproductivos mayores (VII) de 1998. En los bosques intermedio y maduro las elasticidades se concentraron en las transiciones de individuos adultos no reproductivos e individuos adultos reproductivos, a manera de retroceso de la clase VII a la V (Cuadros 11 a 15, letra b; Fig.8).

DISPERSORES DE LOS FRUTOS DE *O. xalapensis*

Se capturaron 16 especies de aves distribuidas en 10 familias (cuadro 16), de las cuales *Catharus ustulatus* y *Turdus rufitorques* fueron las que presentaron restos de frutos de *O. xalapensis* en sus excretas. El 60 % de los individuos colectados de *Catharus ustulatus* se capturaron en el bosque maduro y más del 70% de los individuos colectados de *Turdus rufitorques* se colectaron en el bosque incipiente. Las dos especies mostraron diferencias significativas (≤ 0.005) entre el número de individuos capturados por sitio y el total de individuos por especie (Cuadro 17).

Se colectaron y analizaron 25 excretas en bosques maduro de *Catharus ustulatus* de las cuales, el 12% presentaron el tegumento y un total de 4 semillas del fruto de *O. xalapensis*.

Se colectaron y analizaron 2 excretas de *Turdus rufitorques* en bosque incipiente de las cuales, el 18% de las excretas de esta especie mostraron 3 semillas de *O. xalapensis* (Cuadro 18).

La germinación de las semillas provenientes de las excretas de las aves capturadas y de las 16 semillas provenientes de las 25 excretas colectadas de hojas y del suelo del bosque incipiente, presentó un promedio de 80%, resultado próximo al 78% de las semillas germinadas directamente de los frutos rojos y púrpuras. Estas semillas no tuvieron diferencias significativas en su tiempo promedio de germinación de 14 días, respecto al tiempo promedio de 15 días de la germinación de las semillas provenientes directamente de los frutos rojos y púrpuras (cuadro 18).

DISCUSIÓN

A).- FERTILIDAD

Las estructuras reproductivas (Nr)

A).- Aparición y desarrollo de las condiciones fenológicas. El inicio de cada fase fenológica puede ser influenciado con la disposición de recursos ambientales como el agua (precipitación), nutrientes del suelo y estimulado y/o inhibido por factores abióticos como la luz y temperatura (Salisbury, 1963). Las variaciones en el desarrollo, número y calidad de las estructuras representativas de cada fase son controladas por factores genéticos y fisiológicos (Carabias y Guevara, 1985; Rathcke & Lacey, 1985) del individuo.

Los tiempos de aparición y desarrollo más homogéneos de las condiciones fenológicas en el bosque incipiente, encino y sucesional intermedio de Huitepec, probablemente se debieron a la existencia de condiciones ambientales similares entre estos sitios. Aunque no se midieron variables, tales como temperatura, humedad, suelo, etc., que pueden influenciar la época reproductiva, la disponibilidad de luz que se apreció en estos bosques, debido a la mayor abertura del dosel, fue uno de los factores principales en la sincronía de la aparición de la etapa reproductiva. Esta tendencia también pudo observarse en los individuos de Bazóm. Aunque ésta es una comunidad de bosque maduro, los rodales fragmentados permiten la entrada de luz y las inflorescencias presentaron mejor desarrollo en tamaño, cuando estuvieron expuestas a la luz, a diferencia de los individuos del interior del bosque.

En el caso de asincronía, las inflorescencias de los bosques maduros, expresada con el retraso de las primeras flores y extendida producción de flores, respecto a los demás bosques, incluso cuando todos los frutos de la inflorescencia ya hubieran madurado, la notable presencia de frutos secos y/o abortados, pudo deberse a una respuesta ambiental. A medida que se asciende en el gradiente sucesional, la entrada de luz disminuye, por la mayor abundancia y amplio desarrollo de las copas de los individuos del dosel.

Las condiciones de penumbra en el bosque maduro inducen a los individuos a una competencia por la luz (Del Amo, 1985) y el período de reproducción (sexual) puede ser aplazado ya que la mayor parte de la producción energética es enfocada hacia el crecimiento. En lo que refiere a la aborción de estructuras, según Rathcke y Lacey (1985), la producción de frutos representa un gran aporte de energía metabólica, por lo que la escasez de recursos y/o el ataque de plagas, son factores

estimulantes para detener el desarrollo de las estructuras; como fue en el caso de los individuos de Bazóm. Las inflorescencias de individuos, creciendo a la sombra, aunque presentaron una gran cantidad de flores y frutos incipientes, estos fueron abortados por presencia de plagas de insectos. Stephenson (1981) propone que la aborción de flores y frutos es un fenómeno natural, en el que la planta tiene la facultad de seleccionar (aún desde la flor) a los individuos que cuentan con mayores "cualidades" para sobrevivir.

Esta única evaluación anual de las estructuras de *O. xalapensis* impidió comparar la producción y desarrollo de las mismas en años pasados.

B).-Asociación del número de inflorescencias al área basal (DAB). Aunque *Oreopanax xalapensis*, es considerada como una especie madura, que se desarrolla en el interior de bosques sucesionales intermedios y maduros, al parecer la luz tiene un papel muy importante para la estimulación de la aparición de la etapa reproductiva. La asociación positiva y significativa indica que la tendencia de los individuos es desarrollarse de acuerdo a las condiciones ambientales, características de la condición sucesional del bosque; es decir, a mayor diámetro basal, el individuo cuenta con la estructura y recursos propios para desarrollar mayor número de inflorescencias. Pero, aunque ésta sería la tendencia, a lo largo del transecto existieron individuos que mostraron tener un comportamiento reproductivo en presencia de la luz.

En el bosque incipiente y de encino los individuos pueden alcanzar la edad reproductiva teniendo un metro de altura y DAB menor a 2 cm., mientras que en los sitios maduros generalmente es a partir de los 5 m de altura y área basal mayor a 2 cm. En el caso de los bosques maduros, al parecer la exposición a la luz, para iniciar la reproducción a una etapa más temprana, es determinante. Los individuos mayores de 5 m de altura pueden o no presentar inflorescencias, pero generalmente si hay presencia de éstas, son menores en tamaño y número de frutos, en comparación de los bosques sucesionales más jóvenes (incipiente, encino y sucesional intermedio), por lo que la asociación del número de inflorescencias no es congruente con su altura y DAB, pero en el caso de aquellos individuos que están dentro de un claro, esta asociación mejora notablemente, incrementando el número de estructuras reproductivas para el año. Por ello, para el caso de los individuos del interior del bosque en Huitepec y que todavía no forman parte del dosel, la dinámica de claros es importante en el inicio de la reproducción. En el caso de Bazóm, la asociación fue significativa, debido a que en este bosque existe una mayor presencia de claros en el bosque debido a la intensa extracción de individuos de otras especies que forman parte del dosel, por lo que las condiciones lumínicas son mayores.

Maduración y remoción de frutos (*Pm*)

En la maduración de los frutos, las angiospermas expresan sus estrategias para la atracción de los dispersores de sus semillas. Durante este proceso, se producen metabolitos secundarios que confieren el cambio gradual en la pigmentación y derivados aromáticos detectados por los depredadores (Stephenson, 1981; Granados, 1994). Con la dominancia del color púrpura en casi todos los frutos de los individuos del transecto y con las observaciones de los individuos que estaban fuera de éste, se puede decir que la remoción de los frutos fue casi instantánea en los bosques de Huitepec; al parecer la coloración intensa de los frutos de la especie, además de los patrones agregados de los individuos, de los bosques incipiente, encino y sucesional intermedio, son estrategias efectivas para la rápida remoción y minorizar la depredación por plagas (Dorp, 1985). La maduración simultánea de los frutos entre los individuos podría indicar que ésta se enfoca hacia un selecto grupo de dispersores, por lo que la época de fructificación puede asociarse con la presencia de algunas especies de aves (Enríquez, P. L. y Rangel, J.L. coms. pers, 1998).

Aunque las mayores tasas de remoción sucedieron con la coloración roja, los frutos blancos y verdes también fueron consumidos en ambos sitios. Las coloraciones claras de los frutos pueden ser atractivas a otros grupos de dispersores, lo cual ampliaría el rango de dispersión de las semillas. También se ha reportado el consumo de frutos similares en coloración y tamaño a los de *O. xalapensis* por diversas especies de phyllostomatidos (murciélagos), por lo que es muy probable que los frutos también hayan sido removidos por individuos de este grupo (Gardner, 1977; Ascorra y Wilson, 1992).

En Bazóm, la maduración de los frutos, en un inicio fue más lenta, además de que éstos visiblemente tuvieron un menor tamaño (con referencia a Huitepec), factores que posiblemente repercutieron en la poca atención de los consumidores hacia los frutos de *O. xalapensis*. Aunque la gráfica muestra una marcada diferencia en los tiempos de maduración y remoción de los frutos entre los bosques de Huitepec y Bazóm, el resultado estadístico indicó que no existió diferencia significativa en la maduración y remoción de los frutos entre sitios; esto posiblemente pueda deberse a los datos referentes a la permanencia de los frutos maduros en las inflorescencias de Bazóm, los cuales en los meses finales de maduración y remoción presentaron valores mayores que en Huitepec, debido a la acumulación de frutos maduros, que fueron poco removidos y que finalmente presentaron dehiscencia.

Las categorías de remoción de frutos dan una idea más fiel de la cantidad de frutos removidos, en porcentaje (%). Para la categoría inicial de 0% de remoción, en la

que Bazóm muestra una remoción muy superior respecto a Huitepec, estos datos no corresponden a remoción por aves, sino a dehiscencia de frutos, debido a que la mayor parte de los individuos de la muestra presentaron una plaga en casi todos los frutos incipientes y es por eso que, en el gráfico de maduración, no se aprecia maduración de frutos. Posteriormente, estos mismos individuos vuelven a florecer y a madurar frutos pero, para esa fecha, los frutos de Huitepec ya habían madurado y en una buena parte fueron removidos (clase 1-30% de remoción), por lo que para la última clase al 30-60% de remoción, Bazóm no alcanza a estar en esta categoría de remoción, porque sus frutos maduros no son removidos.

En Bazóm la incidencia y vulnerabilidad a las plagas de insectos, así como la frecuente aborción y menor tamaño de los frutos, pueden deberse a la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo y/o a la modificación de las condiciones ambientales. En un estudio reciente, Romero (2000) reporta que la extracción selectiva de las especies y la fragmentación de los bosques en Bazóm, han influido en un cambio drástico en las propiedades, humedad y temperatura del suelo, lo cual modifica la constitución de sus propiedades y la disponibilidad de los nutrientes hacia las especies vegetales.

Además de las características poco atractivas de los frutos para los dispersores, existe la posibilidad de que la fragmentación también haya modificado las poblaciones de los consumidores de los frutos: disminuyendo su densidad y diversidad e incluso desapareciéndolas, cuando su hábitat fue modificado (Levey, 1988; Saunders, 1991; Davies, *et al.*, 2001).

Probabilidad de germinación de semillas (*Pg*)

Una vez dispersadas, la sobrevivencia de las semillas esta determinada por sus características fisiológicas y por el hábitat en el que fue alojada (Thompson y Willson, 1979; Granados, 1994).

La pigmentación gradual del fruto es uno de los indicadores del grado de madurez de la semilla y de las probabilidades de germinación. La fuerte asociación entre el porcentaje de germinación y la madurez del fruto en *O. xalapensis* puede ser un indicador para la colecta de semillas provenientes de especies con patrones similares a la especie estudiada. La evidencia de la germinación de semillas provenientes de frutos inmaduros (blancos y verdes) puede indicar que los individuos que crecen en ambientes abiertos de bosques incipientes están sufriendo alguna presión selectiva donde las semillas maduran más rápidamente que el resto del fruto y,

al momento de ser removidas, pueden germinar inmediatamente, además de no necesitar de los dispersores para su germinación; lo cual refuerza las evidencias de adaptación de la especie a los distintos ambientes (Granados, 1994).

B).- FERTILIDAD (densidad relativa de individuos nuevos y reproductivos; producción de plántulas y germinación de semillas), SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO

La variación entre las densidades y los parámetros demográficos en cada sitio son elementos que permiten inferir que las poblaciones de *O. xalapensis* poseen una dinámica particular, sujeta a las condiciones ambientales del bosque donde se desarrollan. A continuación se describirán las inferencias sobre cada uno de los sitios de estudio:

El bosque incipiente: La alta densidad de las plántulas pequeñas y grandes indica que en el bosque existen condiciones ambientales favorables para el reclutamiento y desarrollo de los individuos juveniles. El desarrollo sucesional de 20-30 años a la fecha (Martínez-Icó, M., coms., pers.) de este bosque, ha conformado una estructura en la que predominan pocos árboles mayores a los 20 m de altura, que permite el paso libre de la luz hacia los estratos más bajos del bosque, formada por plántulas y arbustos de distintas especies. Estas circunstancias son favorables para las especies del interior, las cuales aprovechan la disposición de luz, antes del cierre del dosel (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

Las densidades altas también traen consigo desventajas a la población: puede repercutir en su mortalidad. La disminución de la densidad de los individuos de la clase I, durante el año de estudio, pudo deberse a que la concentración de plántulas en un área determinada promovió la competencia por los recursos, además de hacerlas más visibles a los herbívoros (Margalef, 1982; Krebs, 1985). Esta disminución en la densidad no afectó de manera negativa el valor poblacional de λ , que fue superior a la unidad, lo que indica que para el año de estudio la población de este bosque creció. El crecimiento de esta población está basado en el registro de nuevos individuos para las clases I y II en las parcelas, así como en el crecimiento constante de las plántulas pequeñas hacia plántulas grandes (clases I y II). Los altos valores de elasticidad en las transiciones de las plántulas, juveniles y desarrollo de los individuos adultos no reproductivos grandes a adultos reproductivos de la clase VII, indican la importancia de la sobrevivencia de las plántulas, su crecimiento a las siguientes clases y la rápida aparición o desarrollo de los juveniles a individuos reproductivos en este bosque, en comparación de las condiciones sucesionales más avanzadas.

Los valores más altos de reclutamiento en este sitio, además de reflejar alta fertilidad de los individuos adultos reproductivos, también podría ser consecuencia de la dispersión de semillas provenientes de individuos que se desarrollan en las partes más altas de Huitepec, es decir en condiciones sucesionales más avanzadas. La estructura poblacional observada, aunque difiere de la esperada, mantiene la misma tendencia: una estructura poblacional basada en las plántulas y pocos individuos reproductivos que aporten anualmente nuevos individuos. Seguramente, si las plántulas de esta condición fueran afectadas, por ejemplo por algún incendio, la población disminuiría y sufriría problemas de persistencia, pero con el paso del tiempo ésta población podría recuperarse.

El bosque de encino: La población tuvo un comportamiento similar al bosque incipiente. En este sitio, los individuos de las clases reproductivas de *O. xalapensis* presentaron alturas mayores (>3 m), lo que puede reflejar una mayor necesidad de luz solar y/o representar una mayor edad. En el bosque de encino, la cantidad de luz comienza a disminuir para los estratos más bajos. Para este sitio la mortalidad de las plántulas puede ser atribuida a la producción de hojarasca por los individuos del dosel. La gruesa capa de hojas que caracteriza a este bosque, forma una capa que mantiene la humedad en las semillas, pero también puede inhibir o retardar el proceso de germinación. Al igual que en el bosque incipiente para esta población, la sobrevivencia de las plántulas pequeñas y su desarrollo a grandes es importante para el mantenimiento de la población. Y la disminución en la densidad de individuos de la clase I, no repercutió en el diagnóstico de decrecimiento de la población, pero en comparación del bosque incipiente, la mortalidad fue mucho más alta (más del 70% para plántulas). Pero aún así, el bosque puede reclutar, (aunque en menor cantidad) individuos nuevos. Para este sitio los valores de fertilidad fueron presentes, pero muy bajos en comparación del bosque incipiente. Es probable que el reclutamiento, también sea base para la dispersión de las semillas por aves u otros animales. La permanencia de este bosque está sustentada en menor grado por el reclutamiento y desarrollo de plántulas pequeñas, y en mayor grado por el crecimiento y/o sobrevivencia de las plántulas grandes y juveniles (clase II y III), así como por la sobrevivencia de individuos reproductivos mayores.

La estructura poblacional observada muestra una estructura poblacional semejante a la del bosque incipiente, pero con una marcada disminución de las categorías de plántulas pequeñas y grandes. La estructura poblacional esperada muestra que el desarrollo de este bosque tiende aún más a disminuir la densidad de plántulas pequeñas, con la sobrevivencia y lento desarrollo de las grandes, juveniles e

individuos adultos no reproductivos grandes que incrementarán la densidad de los individuos adultos grandes.

El bosque sucesional intermedio: No presentó reclutamiento de plántulas nuevas en el año de estudio y las plántulas ya existentes y juveniles de las clases II y III mostraron un crecimiento muy leve, con el paso de algunos individuos de estas clases a la siguiente. Las parcelas mostraron el mayor porcentaje de mortalidad, debido a que la luz solar no alcanza el sustrato más bajo.

La población mostró un leve decrecimiento en el año de estudio, aunque parece que este patrón ha permanecido en años anteriores, debido a las bajas densidades en todas las clases, lo cual indicaría que: las condiciones ambientales no son favorables para el reclutamiento de la especie, el desarrollo de los individuos es muy lento o casi nulo y los individuos de las clases más altas se enfocan a su crecimiento.

La estructura poblacional observada indica la presencia de plántulas grandes, juveniles e individuos no reproductivos que se desplazan muy lentamente hacia el desarrollo de los individuos reproductivos. La tendencia es el desarrollo lento y sobrevivencia de las clases de los no reproductivos grandes, que pasarán a ser reproductivos. El bosque estará representado y sustentado por categorías de individuos adultos no reproductivos grandes, que conforman desde un sustrato arbustivo y/o de árboles pequeños y posteriormente formar parte de los adultos reproductivos grandes, que conforman el siguiente estrato de árboles medianos y algunos que han alcanzado el dosel. Para este sitio aunque la fertilidad fue nula, esto no significa que los árboles no hayan producido y germinado sus semillas. Las condiciones casi de oscuridad en el suelo, no permiten la germinación de las semillas, pero éstas son removidas y dispersadas a través de un gradiente sucesional, incrementando las posibilidades de ser depositadas en sitios más favorables para su germinación. Aunque para el bosque intermedio se registraron individuos adultos reproductivos, en condiciones de sombra, cuyas inflorescencias eran pequeñas y con pocos frutos, estos individuos pueden presentar una mejoría de fertilidad, solamente con los estímulos ocasionales de claros, los cuales son aprovechados para el desarrollo de inflorescencias y el desarrollo del individuo.

El Bosque maduro en Huitepec: En este bosque, para el año de estudio, no se registró presencia de plántulas nuevas y las densidades de plántulas grandes y juveniles son muy bajas.

La oscuridad y humedad características a este bosque son las causas principales de que el reclutamiento sea casi nulo o no exista, como fue el caso para el año de estudio.

Las matrices muestran al igual que en bosque sucesional intermedio, una tendencia de permanencia (estasis) en cada clase de desarrollo, lo cual indica un lento crecimiento de los individuos, por la carencia de luz. Los mayores valores de sobrevivencia, concentrados en celdas de crecimiento y regresión entre los adultos no reproductivos pequeños y grandes (IV y V) y clases de adultos reproductivos (VI y VII) para el año de estudio, posiblemente puedan indicar que los individuos adultos reproductivos de 1997 no lo fueron para 1998; pero lo será en 1999. Y los registrados como adultos reproductivos en 1998 no lo serán para 1999. Esto indica que, en bosques maduros, posiblemente los árboles que no cuentan con recursos lumínicos disponibles con frecuencia (individuos que no han alcanzado el dosel), no presentan reproducción todos los años, debido a que esto requiere un aporte de energía que dejaría de invertirse para el crecimiento del individuo, por lo que las fases de crecimiento y reproducción tal vez son alternadas y esto se representa como retroceso en las casillas de la matriz. La presencia de algunos individuos de *O. xalapensis* creciendo dentro de claros, presentaron menores alturas y fueron reproductivos, en comparación de los individuos creciendo bajo el dosel que en su mayor parte no fueron reproductivos y los que si, la producción de frutos fue muy baja; una vez más confiere la importancia de la presencia de los claros para el desarrollo de estructuras reproductivas y en el escaso reclutamiento de plántulas en esta condición sucesional.

Los valores de elasticidad confirman que las clases más importantes están en las transiciones correspondientes a la permanencia de los individuos adultos no reproductivos grandes y en su transición a adultos reproductivos de las clases más desarrolladas (clase VII). Para esta última clase se reportó la presencia de dos o tres individuos con DAB de 25 cm. e incluso de hasta 100 cm. de DAB y alturas hasta de 25 m, los cuales son indicadores de que este bosque tiene más de 100 años sin sufrir perturbaciones (Martínez-Icó, M., coms., pers.); este tipo de árboles que conforman parte del dosel del bosque pueden presentar altas fertilidades, que no son reflejadas en el bosque maduro por las condiciones ambientales de los estratos inferiores de bosque, pero, al igual que el bosque sucesional intermedio, las semillas de estos árboles son dispersadas hacia otros hábitats, con condiciones óptimas para la germinación

La estructura observada como la esperada, se basan en su mayor parte en la presencia de individuos no reproductivos grandes (clase V) que crecen lentamente para formar parte de las clases que pueden ser reproductivas.

Los valores de lambda fueron menor a la unidad, lo cual indicó decrecimiento de la población para el año de estudio y al parecer ésta es una tendencia proveniente de años anteriores.

El modelo global de Huitepec: En la reserva forestal de Huitepec, aunque presenta una definida estructura sucesional a medida que se asciende en el gradiente y que las poblaciones de cada ambiente han sido descritas en cada condición, se realizó un modelo global, en el cual se integró la información de todas las condiciones sucesionales, en el mantenimiento de la población de Huitepec. Álvarez-Buylla (1995) sugiere que las poblaciones de especies forestales pueden resumirse en tres tipos de estructura: a) Los bosques con luz o en claros donde ocurre la mayor sobrevivencia de plántulas y permanencia de individuos adultos; b) la estructura en la que predominan individuos grandes y el desarrollo de los juveniles es limitado; y c) el crecimiento se estimula por la aparición azarosa de claros, que estimulan el desarrollo de los individuos. Las especies pueden componerse de una o varias poblaciones que pueden mantenerse en una sola de estas condiciones o presentar todas a lo largo del gradiente sucesional.

La disminución, que se registró en la densidad de plántulas pequeñas para Huitepec, se debió principalmente: a) su mortalidad b) parte de las plántulas registradas en clase I, en 1997, pasaron a la siguiente clase de desarrollo (clase II), c) un posible bajo reclutamiento para el año de estudio. Las plántulas grandes (clase II), Juveniles (clase III) y adultos reproductivos pequeños, mostraron tendencia a permanecer en su clase (estasis) con un lento crecimiento y desarrollo de algunas hacia las siguientes clases. Y los valores de sobrevivencia mayores correspondieron a las clases de adultos no reproductivos a reproductivos para 1998, con aportes de individuos nuevos.

Esta es la dinámica por la cual el valor de λ fue superior a la unidad, lo cual quiere decir que la población tuvo un leve crecimiento en el tiempo de estudio.

El modelo matricial, para Huitepec, se formó con los valores de todas los valores de todas las poblaciones estudiadas en las diversas condiciones (bosques) las cuales se integraron para considerarlas, como una sola población de *Oreopanax xalapensis* de Huitepec. Para este modelo matricial (ni tampoco en los demás) no se añadió la demografía de las semillas, ya que se sospecha que las semillas no tienen latencia y los retoños vegetativos no pudieron definirse desde el tallo de la madre, para contabilizarlos; es muy probable que si estos valores se contemplaran en la matriz, la tasa de crecimiento poblacional incrementaría.

La estructura poblacional observada difirió de la esperada; pero claramente muestra la estructura a través del gradiente sucesional: La densidad de las clases de plántulas pequeñas y grandes en este año fue menor a la esperada por la mortandad en el año de estudio. La estructura esperada tiende a una mayor presencia (densidad)

de las plántulas y juveniles de estas clases y los individuos de las clases IV, V, VI y VII, están presentes, pero en densidades muy bajas.

De esta estructura observada, también puede resaltarse que *Oreopanax xalapensis* puede considerarse dentro de las especies que presentan una estrategia muy efectiva en la dispersión de sus semillas con altas tasas de germinación, lo cual es necesario para sobrevivir a las altas tasas de mortalidad y asegurar la sobrevivencia y desarrollo de los individuos, que producirán las semillas para conformar la siguiente generación (Krebs, 1985).

La dinámica que muestran los modelos matriciales sugiere que aunque *O. xalapensis* es una de las especies representativas de hábitats maduros (Ramírez-Marcial, *et al.*, 1998), adaptada para el desarrollo de los individuos en condiciones escasas de luz (López-González, 2000); pero en su dinámica de crecimiento, las condiciones ambientales de los bosques incipiente y de encino, así como la presencia de claros en los bosques maduros (Shin, *et al.*, 1998), representan la fase en donde se estimula el desarrollo de las plántulas y primeros estadios de juveniles.

Los individuos de *O. xalapensis*, muestran con claras evidencias fisiológicas la condición sucesional en la cual se están desarrollando pero, al parecer, la especie cuenta con una elevada plasticidad que le permite sobrevivir en diversas condiciones ambientales, estacionando su crecimiento, en espera de estimular su lento crecimiento.

El bosque de Bazóm: Las bajas densidades de plántulas y juveniles (clases I a III) en Bazóm pueden ser reflejo de los efectos de la explotación y fragmentación de estos bosques. La ausencia de parcelas no permitió conocer las probabilidades de germinación y reclutamiento en las condiciones actuales del bosque. Posiblemente éstas pudieran también ser muy altas, porque las condiciones de luz son semejantes a las del bosque incipiente y de encino de Huitepec, pero hay que recordar que este bosque tiene constante presencia de actividad humana y ramoneo de animales domésticos, que seguramente llevarían a una alta mortalidad de las plántulas y que, como se ha mencionado, han modificado las condiciones del suelo y temperatura del bosque. Las densidades de los adultos no reproductivos pequeños (clase IV) y grandes (clase V) también fueron bajas (respecto a las densidades de Huitepec), al no existir plántulas que crezcan e incrementen las densidades de las siguientes clases. La mayor densidad registrada para los adultos reproductivos menores (clase VI), puede ser una respuesta a las condiciones de luz, que estimulan el desarrollo de las clases inferiores para volverse reproductivos con tallas menores, como ocurre en el bosque incipiente de Huitepec. En extremo, las densidades más bajas son reportadas para los individuos adultos reproductivos mayores (clase VII), condición que puede

explicarse por la extracción continua de estos individuos. Incluso, puede hacerse notar que para el área de estudio de Bazóm no se encontró un solo individuo con DAB mayor a 15 cm.; a diferencia del bosque maduro de Huitepec, que registró algunos individuos de 25 cm. de DAB e incluso hasta 100 cm. de DAB.

Para el año de estudio la fertilidad, tampoco pudo ser determinada, debido al ataque de plaga que sufrieron los individuos de estudio, por lo cual es casi seguro que para Bazóm el valor de λ sería menor a uno, es decir que presentaría un alto decrecimiento de la población, que seguramente incrementaría si persisten las mismas condiciones ambientales.

DISPERSORES DE LOS FRUTOS DE *O. xalapensis*

El desarrollo de los frutos tiene como principales fines contener y dar protección a las semillas, así como atraer a los dispersores (Stephenson, 1981). La evolución de estas estructuras confiere características muy particulares a cada grupo, por lo que sus características fisiológicas y químicas son utilizadas en el reconocimiento de las especies. A los frutos grandes y carnosos se asocian pocas semillas de tamaño grande o muchas semillas pequeñas que generalmente son dispersadas por especies de frugívoros (Primack, 1987). Los frutos de *O. xalapensis* son característicos de aquellas especies que son consumidos y dispersados por aves. Los frutos de tamaño pequeño, particularmente poseen pocas semillas pequeñas, los cuales son atractivos sobre todo a especies de aves de pico mediano que pueden ser frugívoras especializadas u ocasionales (Thompson y Willson, 1979; Granados, 1994).

Del muestreo realizado para identificar las posibles especies de aves consumidoras y dispersoras de *O. xalapensis*, *Catharus ustulatus*, es reportado como una especie migratoria que vive en Norteamérica (North American birds, 1983) que se desplaza en un amplio rango de hábitats, pero frecuentemente se le ve en bosques de encino y maduros (siempre verdes) (Walters M., 1980; Harrison & Greensmith, 1994). Ha sido reportada como especie frugívora y de manera ocasional consumidora de insectos.

Los individuos de *C. ustulatus*, capturados para este trabajo (1998) fueron en su mayor parte en el bosque maduro, datos que coinciden con el estudio de 1995 a 1998 de Enríquez, P. y Rancel, J.L., datos no publicados). En el bosque maduro, los individuos reproductivos de *O. xalapensis*, son los que forman parte del estrato de árboles medios y del dosel, por lo que es probable que *C. ustulatus* sea una de la especies que remueva los frutos en el dosel del bosque maduro y al desplazarse dispersa las semillas en los bosques sucesional intermedio (pasando por bosque de

encino) e incipiente, en los cuales se han reportado y se capturaron individuos en este sitio.

Turdus rufitorques es reportado como parte de la avifauna local de las altas montañas y hábitat de bosques de encino (Walters, M., 1980). En este muestreo los individuos de *T. rufitorques* fueron capturados en su mayor parte en el bosque incipiente y algunos en bosque maduro y también fue visto en bosque de encino. Por lo que, al igual que *C. ustulatus*, también hace un recorrido a través del gradiente sucesional de los bosques, pero podría permanecer principalmente en los bosques con mayor luz. Al incluir en su dieta los frutos de *O. xalapensis*, podría considerarse una de las posibles especie dispersoras de las semillas en los bosques de Huitepec.

En lo que refiere a las demás especies capturadas e identificadas, aunque no excretaron al momento de la captura, también pueden considerarse como especies dispersoras de *O. xalapensis* en la localidad del Huitepec y hábitats cercanos. Las especies *Troglodytes rufociliatus chiapensis*, *Vireo huttoni*, *Vireo solitarius*, *Catharus proneii* y *Myadestes occidentales* están reportadas como fauna perteneciente a las altas montañas de Chiapas. Habitando bosques de encino, pino-encino y bosques perennifolios (Chicago Natural History, Museum, 1953; Harrison & Greensmith, 1994) hábitats característicos para la región de los Altos de Chiapas.

La dispersión de las semillas de *O. xalapensis*, fuera de la región de Los Altos de Chiapas, no es probable a través de las aves, debido a que los tiempos de digestión y excreción se estiman son en promedio de 30 minutos (Coro, Ma. coms. pers.). Para el muestreo de 1998 se capturaron e identificaron varias especies reportadas como migratorias, habitantes que se reproducen en Canadá e hibernan en México y Centroamérica, como *Hylocichla mustelina*, *Wilsonia canadensis*, *Dendroica virens* y *Myadestes occidentales* (Walters, M., 1980; Harrison & Greensmith, 1994). Es probable que estas especies, durante su trayectoria migratoria, se alimenten de los frutos de las poblaciones de *O. xalapensis*, reportadas en su región más norte hasta Veracruz y Jalisco (Standley y Longworth, 1966; Sosa, 1979).

En la dispersión de las semillas desde Chiapas y Centroamérica (Guatemala, Honduras, Salvador, hasta Panamá), posiblemente pueda incluirse a especies como *Wilsonia canadensis*, *Catharus ustulatus*, *Turdus rufitorques*, *Melanotis hypoleucus*, *Vireo huttoni* y *Vireo solitariu*, que son reportadas como especies migratorias (Walters, M., 1980; Harrison & Greensmith, 1994) y que fueron capturadas en Huitepec.

Por las características de los frutos, se considera que además de las aves, pueden ser removidos y/o consumidos por algunas especies de mamíferos como los murciélagos. La observación con binoculares permitió descubrir las continuas visitas

de otras especies de aves (no identificadas) hacia *O. xalapensis* y el consumo de sus frutos por ellas.

Los muestreos realizados fueron pocos para determinar comportamiento alguno respecto a la movilización de las semillas en los bosques de Huitepec, para lo cual deberán realizarse más muestreos para capturar más individuos y en diferentes meses del año. A pesar de que no se conoció la contribución específica del proceso de dispersión en cada uno de los bosques, las características de los frutos y el consumo de los frutos por varias especies de aves locales y migratorias y que las semillas después de ser digeridas, no presentan alteración en los tiempos de germinación después de ser digeridas, son indicadores de la dependencia (Van Der, 1985) de *Oreopanax xalapensis*, para dispersar las poblaciones locales de los bosques hacia hábitats con las condiciones idóneas para su germinación.

En la localidad de Bazóm no se realizaron muestreos de aves, pero la permanencia de los frutos maduros en las inflorescencias y la baja remoción de los frutos son posibles indicadores de la disminución de la diversidad y densidad de las poblaciones de aves, condiciones posiblemente atribuibles a la fragmentación y alteración del hábitat por actividades antropogénicas (Saunders, & Margules, 1991; Dooley & Bowers, 1998; Davies, *et al.*, 2001).

CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos pueden concluirse los siguientes puntos:

1. La variación demográfica (fertilidad, sobrevivencia y crecimiento) en las poblaciones de *Oreopanax xalapensis* de los bosques incipiente, encino, sucesional intermedio y maduro en Huitepec, está asociada a las condiciones ambientales características de cada bosque (condición sucesional). La variabilidad demográfica sustenta la permanencia y crecimiento de la población de toda la reserva. Cada fase de la condición sucesional del bosque cuenta con características ambientales particulares que estimulan una etapa del desarrollo de los individuos de la especie. Las semillas germinan y las plántulas se desarrollan en los bosques incipientes, donde la luz llega al suelo y es más intensa. Los juveniles se desarrollan con el tiempo a través de un gradiente que varía las condiciones de humedad y luz, hasta alcanzar su máxima altura. Aquí, los árboles de mayor altura y DAB, que alcanzan el dosel, se localizan en los bosques maduros más conservados. Las semillas de estos árboles tienen que ser dispersadas a las condiciones sucesionales más tempranas (o claros del bosque) que permiten la germinación y desarrollo de los individuos jóvenes. La población de Huitepec, bajo este ciclo de regeneración, se mantiene y muestra un lento crecimiento. En el bosque maduro, la estructura poblacional está representada por una densidad baja de individuos juveniles con baja producción de frutos y algunos individuos del dosel. El bosque ha sufrido pocas perturbaciones durante su desarrollo; si se analiza y practica la apertura de algunos claros, puede fomentarse la geminación e incremento de las poblaciones de plántulas, que en un futuro sustituyan a los actuales individuos representantes del dosel.
2. La dispersión de las semillas es realizada por una amplia variedad de aves locales, cuyas poblaciones también dependen en parte de la producción de los frutos para su alimentación. Las poblaciones locales, mientras hacen su recorrido en busca de comida, a través de sus excretas, dispersan las semillas en una gran variedad de hábitats dentro del Huitepec; así las semillas llegan hacia los bosques incipiente y encino, incrementando la densidad de plántulas. En este estudio se encontró que las aves solamente son un vector de dispersión, ya que el tiempo promedio de germinación de las semillas, provenientes de los frutos, es similar a la germinación de las semillas contenidas en las excretas de las aves.

3. En Bazóm, las actividades de siembra, pastoreo, tala y la apertura de caminos, han fragmentado las comunidades forestales. Del bosque maduro han sido extraídos casi en su totalidad los individuos de *Oreopanax xalapensis*, mayores de 5 m de altura y DAB mayores de 20 cm. Con base a los antecedentes de Bazóm, la baja densidad de plántulas observadas en este estudio puede deberse: a) a la modificación de las condiciones ambientales que no permitieron la germinación de las semillas b) que en años anteriores los individuos reproductivos no tuvieron una buena producción de frutos. En este trabajo se observó que aunque se produjeron abundantes frutos, estos fueron atacados por plagas de pequeños insectos y abortados. La producción de frutos de un individuo reproductivo joven, pueden ser destruidos casi en su totalidad, debido a que estos producen pocas inflorescencias, a diferencia de los individuos adultos más antiguos, que pueden presentar mayor resistencia a las plagas. De los frutos que alcanzaron a madurar, pocos fueron removidos, lo cual puede significar la disminución en las poblaciones de las aves dispersoras. La población está representada por juveniles mayores y reproductivos jóvenes. En Bazóm será necesario permitir el desarrollo de los individuos mayores, para que las condiciones ambientales del bosque maduro se vuelvan a reestablecer.

4. Algunas de las características de las dinámicas poblacionales, descritas para *Oreopanax xalapensis*, es posible que sean similares a las dinámicas poblacionales de otras especies como: *Rapanea juerguensenii*; *Drimys granadensis*; *Viburnum jucundum*; *Hedyosmum mexicanum*; *Ternstroemia lineata* sp., *Magnolia sharpii* (entre otras), también establecidas en las comunidades forestales de Huitepec y Bazóm. Fundamentos como: a) compartir características funcionales (como en los índices de puntos de saturación de luz) representativos en especies sucesionales intermedias y maduras; b) Tiempos de maduración semejantes, frutos con características atrayentes para aves; c) misma posible afinidad (origen) fitogeográfica (Neotropical Andina y Este de Asia) y d) compartir los mismos hábitats. Las poblaciones de especies, como éstas, pueden experimentar los mismos procesos de selección natural, causando de forma similar variación entre sus parámetros demográficos, por lo que es probable, que el curso de las poblaciones de *O. xalapensis*, sea seguido por las poblaciones de las especies, mencionadas. Por ello, las estrategias que se sugieran para el incremento de las poblaciones de *O. xalapensis* puedan ser aplicadas en las demás especies. Claro está que esta posible hipótesis debe confirmarse con el estudio de las poblaciones de las demás especies y también considerar el factor

humano, el cual presenta preferencias económicas por algunas especies, en las que la explotación irracional ya las ha llevado casi a la extinción, como en *Magnolia sharpii*.

5. Los datos recolectados en este trabajo aportaron información de la dinámica poblacional de *Oreopanax xalapensis* en 1998. Para confirmar la dinámica aquí descrita y predecir el futuro de las poblaciones con mayor precisión, el estudio deberá continuarse por más años. Se sugiere que en Bazóm, además de realizar los estudios demográficos, se incluyan estudios genéticos que confirmen la degradación de las poblaciones y determinar la viabilidad de las poblaciones, para proponer estrategias para la reforestación de las comunidades forestales.

Literatura citada

- Akçakaya, R. H.**, Burgman, A. M., Ginzburg, R. L. 1997. Applied Population Ecology. Ecological Research. New York.
- Alemán-Santillán, T.** 1989. Los sistemas de producción forestal y agrícola de rosa. pp. 83-151. En: Parra-Vázquez, M. R. (ed). El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, México.
- Ascorra, F.C** & Wilson, E. D. 1992. Frugivory and seed dispersal in the amazon, Loreto, Perú. Pub. Mus. Hist. Nat. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. (A) 43:1-6.
- Begon, M.**, Harper J. H & Townsend, C. R. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. Boston, Massachusetts, U.S.A.
- Bender, J.D.**, Contreras, A. T & Fahring. L. 1998. Habitat Loss and Population Decline: A Meta-Analysis off the Patch Size Effect. Ecological Society of America. 79 (2):517-533.
- Blake, G. J** & Loiselle, A. B. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. The Auk 108:114-130.
- Breedlove, D. E.** 1981. Flora of Chiapas. Part I: Introduction to the Flora of Chiapas. The California Academy of Sciences. San Francisco, California. U.S.A.
- Brokaw, V. L. N.** 1985. Gap-Phase regeneration in a tropical forest. 1985. Ecology. 66 (3).pp. 682-687.
- Bullock, M.J.**, Silvertown, J & Hill, C.B. 1996. Plant demographic responses to environmental variation: distinguishing between effects on age structure and effects on age-specific vital rates. Journal of Ecology. 84:733-743.
- Camacho-Cruz, A.** 1999. Germinación y sobrevivencia de especies arbóreas en bosques perturbados en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. Chiapas. México.
- Camacho-Cruz, A;** González-Espinosa, M.; Wolf, J.H.D. & Jong, B.H.J. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico, can. J. Bot. 78: 1309-1318.
- Carabias-Lilla, J.** y Guevara S. S. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada, Los Tuxtlas, Veracruz. pp: 27-78. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, R. S. 1985. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol II. Alhambra. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México.
- Caswell, H.** 1989. Matrix Population models. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland. M.A. Check-list of North American Birds. 1998. The Committee on

classification and nomenclature of the American Ornithologists Union. 7a ed. Kansas. U.S.A.

Clements, F.E. 1926. Plant succession and indicators. Hafner Publishing Company. New York. Pp: 3-7.

Colinvaux, A. P. 1986. Introducción a la ecología. Limusa. México, D.F.

Connell, J. H & Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in a community and organization. *The American Naturalist*. 111: 1119-1144.

Córdova, C. B. 1985. Demografía de árboles tropicales. pp: 103-145. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, R. S. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México.

Davies, F. K., Melbourne, A.B. & Margules, R.C. 2001. Effects of within- and Between-patch processes on community dynamics in a fragmentation experiment. *Ecology*. 82(7):1830-1846.

Del Amo, R. S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estadios juveniles de especies primarias. pp: 79-102. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo R. S. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México.

De Matos, B. M & Silva, M. D. M. 1998. Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. *Journal of Ecology*. 56: 706- 708.

Díaz-Hernández, B. M. y Parra Vázquez, M. R. 1997. Introducción. Páginas xi-xvii, En: Parra- Vázquez, M. R. y Díaz – Hernández, B. M. (eds). 1997. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural Tomo I. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México.

Donovan, M. T., Lamberson, H. R., Kimber, A., R. F. III & Thompson J. F. 1995. Modeling the effects on habitat fragmentation on source and sink Demography of Neotropical Migrant Birds. *Conservation Biology*. 9: 1396-1407.

Dooley, L. J. & Bowers, A. M. 1998. Demographic responses to habitat fragmentation: experimental tests at the landscape and patch scale. *79(3)*: 969-980.

Dorp, V. D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. Pp: 333-363. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, R. S. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México.

- Eglers, F. E.** 1954. Vegetation Science concepts: Initial floristic composition a factor in old field vegetation development. *Vegetation*. 4: 412-417.
- Drury, H. W. & Nisbet, C. T. I.** 1973. Succession. *The Arnold Arbor*. 54 (3): 331-368.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R.** 1995. Las selvas tropicales de México. Recurso poderoso, pero vulnerable. Fondo de cultura económica. D. F. México.
- Finegan, B.** 1984. Forest succession. *Nature*. 312:109-114.
- Franco, M.** 1990. Ecología de Poblaciones. pp: 4 -9. En: Soberón, M. J. Ciencias. Especial No. 4. Centro de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México.
- Gardner, L. F.** 1977. Feeding habitats. pp.293-350. En: Baker, J. R., Jones, J. K., Carter, D. C. (eds). *Biology of the New world Family Phyllostomatidae. Part II. Spec. Publ. Mus., Texas Tech Univ.* 131-364.
- Galindo- Jaimes., L.** 1999. Estructura y composición de rodales dominados por *Pinus spp.*, en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. Chiapas, México.
- Galindo-Jaimes. L., González-Espinoza., M., Quintana-Ascencio., P. F & García-Barrios., L. E.** 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. In the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology*. 162:259-272.
- García, E.** 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.
- Gleason, H. A.** 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53:7-53.
- Gómez-López, T. S.** 2000. Influencia de la pinarización en la diversidad de arvenses y la productividad de los suelos, bajo el sistema de cultivo: roza-tumba-quema, en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional, Autónoma de México. 57 p.
- Gómez-Pompa, A. y Vázquez-Yañes, C.** 1979. Estudios sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. pp: 579-593. En: Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, R. S y Butanda, A. C. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Consejo Nacional para la enseñanza de la Biología.* D.F. México.
- González-Espinosa, M., Quintana- Ascencio, P. F., Ramírez- Marcial, N & Gaytán-Guzmán, P.** 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the highlands of Chiapas, México. *Journal Vegetation. Sciencies* 2: 351-360.

- González-Espinosa, M.**, Ramírez-Marcial, N., Quintana-Ascencio, P. F. y Martínez-Icó, M. 1995^a. La utilización de encinos y la conservación de la biodiversidad en Los Altos de Chiapas. Número especial 15:183-197. En: Memorias del III Seminario Nacional sobre utilización de encinos (Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, N. L. 4-6, noviembre de 1992. Rep. Científico UANL.
- González-Espinosa, M.**, Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N & Quintana-Ascencio, P. F. 1995^b. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, México. Pp: 190-198. En: Wilson, M and Sader, S. (eds). Conservation of Neotropical Migratory Birds in México. Maine Agric. for Exper. Stn. Misc. Publ. 727, Orono, M. E.
- González-Espinosa, M.**, Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N., Quintana-Ascencio, P. F. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. Pp: 85-117, En: Parra-Vázquez, M. R. y Díaz- Hernández, B. M. (eds). Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. Tomo I. Los recursos naturales. El Colegio de La Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México.
- Gotelli, J. N.** 1996. A Primer of Ecology. Publishers, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Granados-Sánchez, D.** 1994. Ecología y dispersión de las plantas. Universidad Autónoma de Chapingo. Texcoco, México.
- Harcombe, A. P.** 1987. Tree Life Tables. BioScience. Vol.37 (8): 557-568
- Harrison, C. & Greensmith, A.** 1994. Aves del mundo. Omega. Barcelona, España.
- Harper, L. J & White, J.** 1974. The Demography of Plants. Pp. 420-463.
- Helbing, C. M.** 1976. Chiapas: Geografía de un Estado Mexicano. Vol. 1. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez. México.
- Horn, S. H.** 1974. The Ecology of secondary succession. Annual Review of ecology and systematics. 5:25-37.
- Horvitz, C. C & Schemske, W. D.** 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: Projection matrix analysis. Ecological monographs. 65(2):155-192.
- Howe, F. H & Westley, C. L.** 1988. Ecological Relationships of Plants and Animals., Oxford. U.S.A.
- Jardel, P. E.** y Sánchez-Velásquez, L. R. 1989. La sucesión forestal: Fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo. 84:33-43.
- Howell, S & Webb, S.** 1995. A guide to the Birds of Mexico and Northern Central America. Oxford. University Press. California. USA.
- Krebs, J. Ch.** 1985. Ecología. 2^a ed. Harla. D.F. México.

- Lande, Russell.** 1988. Genetics and Demography in Biological Conservation. *Science*. 241:1455-1660.
- Levey, J. D.** 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican Fruti and fruit-eating bird abundante. *Ecological Monographs*. 58(4):251-269.
- Lewin-Gleen, D.,** Peet, K.R. & Veblen., T. T. 1992. *Plant Succession. Theory and Prediction.* Chapman & Hall. New York.
- Lincoln, R. J.,** Boxshall, A. G & Clark, F. P. 1982. *A dictionary of ecology evolution and systematics.* Cambridge University Press. Great Britain.
- Loiselle, A. B. & Blake. G.J.** 1993. Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in neotropical lowland wet forest. *Vegetatio*. (107-108): 177-189.
- López, F. R. A.** 1989. Flora de Guerrero. Fascículo.1. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.
- López-González, G.** 2000. Caracterización fotosintética de cuatro especies del interior del bosque de encino en Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. México 37 p.
- López, M.** 1985. En: El Subdesarrollo de la producción silvoagropecuaria en Los Altos de Chiapas Colección Cuadernos Universitarios de La Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, Estado de México, México. En prensa.
- McCook., J. L.** 1994. Understanding ecological community succession. *Vegetation* 110:115-147.
- Margalef, R.** 1982. *Ecología.* Omega. Barcelona, España.
- Martínez-Ramos, M.** Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. pp: 191-239. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, R. S. 1985. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II.* Alhambra. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México.
- Martínez-Ramos, M.** y Álvarez-Buylla, E. 1995. *Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México.* Bol. Soc. Bot. 56: 121-153. Centro de Ecología, UNAM. D. F. México,
- Menges, S. E.** 1991. The Application of Minimum Viable Population theory to plants. En: Donald, A. F and Holsinger, E. K (eds). *Genetics and Conservation of Rare Plants.* New York, Oxford.
- Menges, S. E & Gordon, R. O.** 1996. Three Levels of Monitoring Intensity for Rare Plant Species. *Natural Areas Journal*. 16 (3): 227-237.
- Mera-Ovando, L. M.** 1989. Condiciones naturales para la producción. pp: 1-82. En: Parra-Vázquez, M. R. (ed). *El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas.*

Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, México.

- Miksh, S. G.** 1951. Mexican Birds. University of Oklahoma. Oklahoma, U.S.A.
- Miranda, F.** 1952. La vegetación de Chiapas. Parte I. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Moloney, K. A.** 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia*. 69:176-180.
- Mueller-Dombois, D. H** & Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York, New York, USA.
- National Geographic Society.** 1987. Field Guide to the Birds of North America . 2a. ed. Washington. USA.
- Noble, I. R.** y Slatyer, R. O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*. 43:5-21.
- North American Birds.** 1983. American Ornithologists. Union, Kansas, USA.
- Nunney, L.** & Campbell, A. K. 1993. Assessing Minimum Viable Population Size: Demography Meets Population Genetics.
- Ochoa-Gaona, S.** y González-Espinosa, M. 2000. Land-use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Appl. Geogr.* 20:17-42.
- Odum E. P.** 1992. La energía. Pp: 69-108. En: Odum, Ecología. Bases Científicas para un nuevo paradigma. Barcelona, España.
- Parra-Vázquez, M. R.,** Alemán-Santillán, T., Nahed-Toral, J; Mera-Ovando L. M., López- Mejía, M. L y López–Meza, A. 1985. El subdesarrollo de la producción silvoagropecuaria en Los Altos de Chiapas. Colección Cuadernos Universitarios de La Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, Estado de México, México. En prensa.
- Parra-Vázquez, M. R.** y Díaz-Hernández, B. M. (eds). 1997. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. pp. xii - xlv. Tomo I. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México.
- Parrish, D. F.** 1997. Patterns of frugivory and energetic condition in nearctic landbirds during autumn migration. *The Condor*. 99: 681-697.
- Peet, K. R.** & Christensen N. L. 1988. Changes in species diversity during secondary forest succession on the North Carolina piedmont. Diversity and pattern in plant communities. pp: 235-245.
- Pickett, S. T. A.,** Collins, S.L & Armesto, J.J. 1987. Models, Mechanisms and Pathways of succession. *The Botanical Review*. 53 (3):335-371.
- Pool-Novelo, L.** 1997. Intensificación de la agricultura tradicional y cambios en el uso del suelo. Pp: 1-22. En: Parra-Vázquez, M. R. y Díaz-Hernández, B. M.

- (eds).1997. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. Tomo I. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México.
- Primack, B. R.** 1987. Relationships among flowers, fruits and seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 409-430.
- Quintana-Ascencio, P. F.** 1989. La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb. & Bonpl. y *Quercus crispipilis* Trel.) de los bosques templados de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Quintana-Ascencio, P. F.,** González-Espinosa, M. & Ramírez-Marcial, N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* 119(1): 6-18.
- Quintana-Ascencio, P. F.** y González- Espinosa, M. 1993. Afinidad fitogeográfica y el papel sucesional de la flora leñosa de los Bosques de Pino-Encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica.* 21: 43-57.
- Quintana-Ascencio, P. F.** y Martínez- Icó, M. 1997. Manuscrito. El Colegio de La Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Quintana-Ascencio, P. F.,** Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. & Martínez-Icó Miguel. 2004. Sapling Survival and growth of coniferus and broad-leaved trees in successional highland habitats in Mexico. *Applied Vegetation Science.* 7:81-88.
- Ralph, J. C.,** Geupel, G. R., Pyle, G., Martin, T. E y Mila, B. 1992. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report. Albany, CA: Pacific Southwest Station, Forest Service, U. S. Department of Agriculture.
- Ramírez-Marcial, N.,** González-Espinosa, M. y Quintana-Ascencio, P. F. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de Pino-Encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica.* 20: 59-75.
- Ramírez-Marcial, N.,** González-Espinosa, M y García-Moya, E. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas. *Agrociencia.*30:249-257.
- Ramírez-Marcial, N.,** Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M. y Quintana-Ascencio, P. F. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana.* 44: 59-85.
- Ramírez-Marcial, N.,** González-Espinosa, M y Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas,

- México. For.Ecol.Management.154:311-326.
- Rathcke, B** & Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics. 16:179-214.
- Ricklefs, R. E.** 1979. Ecology. 3^a ed. Freeman. U.S.A.
- Rico-Bernal, M.** y Gómez-Pompa, A. 1979. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perenifolia en Veracruz, México. pp 112-202. En: Gómez-Pompa, A., Vázquez- Yañes, C., Del Amo, R. S. y Butanda, A. C. (eds). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editado por Consejo Nacional para la enseñanza de la Biología.
- Rohlf, J. F** & Sokal, R R. 1981. Statistical Tables. 2^a Ed. W. H. Freeman and Company. Stony Brook, New York.
- Romero-Najera, I.** 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. UNAM.
- Rzedowski, J.** 1981. Vegetación de México. Limusa. México. D. F.
- Salisbury, F. B.** 1963. The flowering process. Pergamon Press. Oxford, U.K.
- Saunders, A. D.,** Hobbes, J. R & Margules, R. C. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A review Conservation Biology. 5 (1):18-32.
- Shin, A.,** Nakashizuka, T and Tanaka, H. 1998. Effects of canopy gaps on the demography of the subcanopy tree *Styrax obassia*. Journal of vegetation Science. 9: 787-796.
- Shugart, H. H.** 1984. A Theory of Forest Dynamics: The Ecological Implications Of Forest Succession Models. Springer-Verlag. New York.
- Silvertown, J.** 1987. Plant Population Ecology. 2^a Ed. Longman Scientific and Technical. New York.
- Silvertown, J** & Doust, L. J. 1993. Introduction to Plant Population Biology. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Silvertown, J.,** Franco Miguel & Menges, Eric. 1996. Interpretation of Elasticity Matrices as an Aid to the Management of Plant Populations for Conservation. Conservation Biology. Vol. 10(2):591- 597.
- Sosa, V.** 1979. Flora de Veracruz. Fascículo 8. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz. México.
- Soto-Pinto, M. L.** 1997. Plantas útiles no convencionales para el desarrollo de los sistemas productivos. pp: 119-147. En: Parra-Vázquez. M. R y Díaz-Hernández, B. M. (eds). Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. Tomo I. Los recursos naturales. El Colegio de La Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México.

- Standley, C. P** & Longworth, L. C. 1966. Flora of Guatemala. Volumen 24. Part VIII. No. 1 y 2. Chicago Natural History Museum.
- Stephenson, G. A.** 1981. Flower and Fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. Annual Review. Ecology Systematic. 12:253-279.
- _____. 1953. A contribution of the Chicago Natural History Museum. The University of Chicago Committee on Publications in Biology and Medicine. Cambridge University, Press. Chicago Illinois, U.S.A.
- Thompson, N. J** & Willson, F. M. 1979. Evolution of temperate fruit/ Bird interactions phenological strategies. Evolution. 33(3): 973-982.
- Tscharnke, T.** 1992. Fragmentation of phragmite. Minimum Viable Population Size, Habitat suitability and Local Extinction of Moths, Midges, Flies, Aphids and Birds. 64: 503-539.
- Valverde T** & Silvertown, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. Journal of Ecology. 86: 545-562.
- Van Tienderen, H. P.** 1995. Life Cycle Trade-Offs in Matrix Population Models. Ecology. 76(8):2482-2489.
- Walters, M.** 1980. The complete Birds of the world. David & Charles, Inc. Great Britain.
- Wayne, W. D.** 1977. Bioestadística. Limusa. D. F. México.

CUADROS

Cuadro 1. Parámetros de la relación potencial ($y = b_0x^{b_1}$) entre el número de inflorescencias y el diámetro basal en individuos creciendo dentro y fuera de claros en los bosques de Huitepec y Bazóm entre noviembre de 1997 y febrero de 1998.

Condición sucesional	R ²	Grados de libertad	F	P	b ₀	b ₁
<i>Sin distinguir claros</i>						
Bosque incipiente	0.30	16	6.96	0.02	0.82	0.59
Bosque de encino	0.57	18	24.29	<0.001	0.73	0.69
Bosque sucesional intermedio	0.35	20	10.68	0.004	0.54	0.68
Bosque maduro en Huitepec	0.09	16	1.61	0.22	0.83	0.46
Bosque maduro en Bazóm	0.55	18	2.36	<0.001	0.48	0.62
<i>Sólo plantas en claros</i>						
Bosque maduro en Huitepec y Bazóm	0.57	7	9.15	0.02	0.01	1.37
<i>Sólo plantas del interior</i>						
Bosque maduro en Huitepec y Bazóm	0.19	27	6.15	0.02	0.24	0.37

Cuadro 2. Análisis de covarianza entre el número de inflorescencias y el área basal de individuos pertenecientes a los bosques de la reserva PRONATURA-Cerro Huitepec (datos transformados a logaritmos).

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	Sig.
Condición sucesional	0.555	4	0.139	0.183	0.946
Área basal	29.508	1	29.508	39.034	< 0.001
Condición sucesional x Área basal	0.575	4	0.144	0.199	0.943
Error	66.523	88			
Total	281.618	98			

Cuadro 3a. Análisis U-Mann-Whitney para la comparación de la fecha de inicio de maduración de los frutos entre los Bosques de Huitepec y Bosques de Bazóm en febrero-junio de 1998.

Parámetro	Valor
U-Mann-Whitney	477.000
Wilconxon W	1653.000
Z	- 2.51
Sig.	P= .012

Cuadro 3b. Prueba de chi-cuadrada para la comparación de la maduración de los frutos entre los Bosques de Huitepec y Bosques de Bazóm en febrero-junio de 1998.

Chi cuadrada	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	Sig.
Entre grupos	1414.808	1	1414.808	0.115
Dentro de grupos	42228.679	76	555.641	
TOTAL	43643.487	77		

Cuadro 3c. Probabilidad de maduración de frutos de los bosques de Huitepec y Bazóm.

Huitepec	Promedio	15.21
	N	876
	Desviación Estándar	23.94
Bazóm	Promedio	16.04
	N	301
	Desviación Estándar	23.23
Total	Promedio	15.42
	N	1177
	Desviación estándar	23.76

Cuadro 4a. Análisis de varianza de las frecuencias de germinación de semillas procedentes de frutos de cuatro coloraciones distintas de *Oreopanax xalapensis*.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	Sig.
Entre grupos	13235.47	3	4411.82	9.77	P<0.001
Error	17159.38	38	451.56		
Total	30.39	41			

Cuadro 4b. Resultados de las pruebas de comparación múltiple de Tukey en la germinación de semillas procedentes de acuerdo a la coloración del fruto.

Color	púrpura	rojo	blanco	verde
púrpura	-	0.327	0.005	>0.001
rojo		-	0.233	0.001
blanco			-	0.602

Cuadro 5. Clases de altura y diámetro basal sugeridas* para las poblaciones de *O. xalapensis* en la reserva del Huitepec (datos de los censos de agosto de 1997 y agosto de 1998).

Clase	Altura (cm)	Diámetro basal (DAB)	Tipo de individuos
I	< =10		Plántulas pequeñas
II	>10 y < =50		Plántulas grandes
III	>50 y <=100		Juveniles
IV	> 100	<= 2 cm	No reproductivos pequeños
V	> 100	> 2 cm	No reproductivos grandes
VI	> 100	<= 2 cm	Reproductivos pequeños
VII	> 100	> 2 cm	Reproductivos grandes

* Moloney, 1986.

CUADRO 6. Abundancia observada y resultados de pruebas de heterogeneidad (G, razón de máxima de verosimilitud) de las clases de adultos de *O. xalapensis* en bosques sucesionales de Huitepec. Comparaciones entre datos de parcelas permanentes (PP) de 1997 y 1998 contra los datos obtenidos en 1998 en cuadrantes centrados en un punto (CC). El bosque de Bazóm solo presenta información de los cuadrantes centrados en un punto.

Clases	PARCELAS PERMANENTES (PP)				CUADRANTES CENTRADOS EN UN PUNTO (CC)		COMPARACIONES			
	1998		1997		1998		PP1998 VS CC1998		PP1997 VS CC1998	
	IV-VI	V-VII	IV-VI	V-VII	IV-VI	V-VII	G	P	G	P
Bosque Incipiente	12	21	18	9	48	72	0.14	0.859	6.36	0.012
Bosque de Encino	12	23	12	22	36	84	0.23	0.632	0.34	0.559
Bosque Sucesional intermedio	24	24	22	22	33	87	6.97	0.009	7.78	0.008
Bosque Maduro de Huitepec	2	18	7	15	28	129	0.87	0.351	2.16	0.142
Bosque Maduro de Bazóm					99	20				

Cuadro 7. Estimaciones de densidad (individuos/ ha) de *Oreopanax xalapensis* por clases de altura y diámetro basal obtenidas a través de: (a) parcelas permanentes (PP) en 1997; (b) las estimaciones de 1998 se obtuvieron a través de parcelas permanentes (PP) (Clases I - III) y mediante cuadrantes centrados en un punto (CC) (Clases IV-VII) en Huitepec y Bazóm .

a) Clases de tamaño año 1997								
CLASE	I	II	III	IV	V	VI	VII	Total
Bosque incipiente	11000	3875	625	703	196	422	367	17188
Bosque encino	11437	3625	813	667	474	83	901	18000
Bosque sucesional Intermedio	250	1438	1000	1291	806	84	553	5422
Bosque maduro de Huitepec	0	313	375	422	683	16	254	2063
Promedio	5672	2313	703	771	540	152	519	10670

b) Clases de tamaño año 1998								
CLASE	I	II	III	IV	V	VI	VII	Total
Bosque incipiente	8563	7250	875	688	313	63	1000	18752
Bosque encino	2688	3875	1063	563	125	188	1312	9815
Bosque sucesional Intermedio	0	1438	1000	1500	875	0	625	5438
Bosque maduro de Huitepec	0	375	500	125	750	0	375	2125
Promedio	2813	3234	859	719	516	63	828	9032
Bosque maduro ¹ de Bazóm	-	-	-	150	12	443	108	713

¹ No se establecieron parcelas permanentes de estudio

Cuadro 8. Individuos nuevos observados y estimados de *O. xalapensis* dentro de las parcelas permanentes(PP) entre agosto de 1997 y agosto de 1998. Se indica el número de individuos encontrados en las parcelas y su densidad por clase en cada tipo de bosque en la reserva del Huitepec.

Condición Clase	Observados /160 m ²			Estimados/ha		
	I	II	III	I	II	III
Bosque Incipiente	59	54	1	3688	3375	63
Bosque de Encino	1	2	1	63	125	63
Bosque Sucesional intermedio	0	0	0	0	0	0
Bosque Maduro de Huitepec	0	0	0	0	0	0
Global	61	58	11	3813	3625	313

Cuadro 9. Resultado de pruebas de Kolmogorov-Smirnov entre las distribuciones de frecuencias de las clases de tamaño en las poblaciones estables predichas por el modelo de matrices y la de las poblaciones de *O. xalapensis* en la reserva Huitepec.

Condición sucesional	N	Diferencia máxima	Grados de libertad K- N	Sig.
Bosque Incipiente	300	35	7- 300	***
Bosque de Encino	157	42	7-157	***
Bosque Sucesional intermedio	87	43	7- 87	***
Bosque Maduro de Huitepec	34	12	7- 34	***
Global	578	94	7- 578	***

Sig. $P < 0.001$

Cuadro 10. Porcentaje (%) de mortalidad de individuos de *O. xalapensis* en cada clase de tamaño dentro de las parcelas permanentes (PP) de agosto de 1997 a agosto de 1998, en Huitepec.

CLASES	I	II	III	IV	V	VI	VII	Total
Condición								
Bosque Incipiente	52.8	22.6	10.0					26.8
Bosque de Encino	72.9	13.8	7.7	8.3				49.7
Bosque Sucesional intermedio	75.0	8.7	6.3	9.5	10.0			23.7
Bosque Maduro de Huitepec				14.3				2.9
Global en Huitepec	66.4	16.2	6.7	8.6	4.5			32.3

Cuadro 11. Modelo demográfico de Lefkovitch (a) y matriz de elasticidad (b) de *O. xalapensis* en bosque incipiente (1997-1998; $\lambda = 1.083$). Los valores en cursivas representan la fertilidad.

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	0.375	0.097		0.056		<i>1.94</i>	<i>7.81</i>
II	0.097	0.629	0.10			<i>1.78</i>	<i>7.15</i>
III		0.032	0.800	0.111		<i>0.03</i>	<i>0.13</i>
IV			0.044	0.556		0.879	
V		0.016		0.167	0.111	0.121	0.999
VI				0.056			
VII					0.778		

a)

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	0.0071	0.0026	0	0.0000	0	0.0000	0.0108
II	0.0134	0.1224	0.0028	0	0	0.0002	0.0719
III	0	0.0112	0.0398	0.0005	0	0.0000	0.0023
IV	0	0	0.0113	0.0130	0	0.0011	0
V	0	0.0745	0	0.0101	0.0372	0.0004	0.2404
VI	0	0	0	0.0017	0	0	0
VII	0	0	0	0	0.3254	0	0

b)

Cuadro 12. Modelo demográfico de Lefkovitch (a) y matriz de elasticidad (b) de *O. xalapensis* en bosque de encino (1997-1998; $\lambda = 1.014$). Los valores en cursivas representan la fertilidad.

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	0.164	0.069				<i>0.01</i>	<i>0.07</i>
II	0.044	0.759	0.077			<i>0.03</i>	<i>0.14</i>
III		0.034	0.846			<i>0.01</i>	<i>0.07</i>
IV			0.044	0.667		0.878	0
V				0.121	0.045	0.121	0.999
VI				0.250			
VII					0.955		

a)

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	0.0000	0.0000	0	0	0	0.0000	0.0001
II	0.0001	0.0097	0.0007	0	0	0.0000	0.0024
III	0	0.0032	0.0606	0	0	0.0001	0.0088
IV	0	0	0.0113	0.0578	0	0.0188	0
V	0	0	0	0.0090	0.0183	0.0022	0.3824
VI	0	0	0	0.0210	0	0	0
VII	0	0	0	0	0.3936	0	0

b)

Cuadro 13. Modelo demográfico de Lefkovitch (a) y matriz de elasticidad (b) de *O. xalapensis* en bosque sucesional intermedio (1997-1998; $\lambda = 0.935$). No se presentaron valores de fertilidad para el año de 1998.

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I							
II	0.250	0.783	0.063				
III		0.130	0.688				
IV			0.125	0.857		0.879	
V			0.063	0.048	0.400	0.121	0.999
VI							
VII					0.500		

a)

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	0	0	0	0	0	0	0
II	0	0	0	0	0	0	0
III	0	0	0	0	0	0	0
IV	0	0	0	0	0	0	0
V	0	0	0	0	0.2723	0	0.3639
VI	0	0	0	0	0	0	0
VII	0	0	0	0	0.3639	0	0

b)

Cuadro 14. Modelo demográfico de Lefkovitch (a) y matriz de elasticidad (b) de *O. xalapensis* en bosque maduro en Huitepec (1997-1998; $\lambda = 0.999$). No se presentaron valores de fertilidad para el año de 1998.

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I							
II		0.999					
III			0.999	0.143			
IV				0.286		0.878	
V				0.429	0.600	0.121	0.999
VI							
VII					0.400		

a)

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	0	0	0	0	0	0	0
II	0	0	0	0	0	0	0
III	0	0	0	0	0	0	0
IV	0	0	0	0	0	0	0
V	0	0	0	0	0.4287	0	0.2856
VI	0	0	0	0	0	0	0
VII	0	0	0	0	0.2856	0	0

b)

Cuadro 15. Modelo demográfico de Lefkovitch (a) y matriz de elasticidad (b) globales de *O. xalapensis* en Huitepec(1997-1998; $\lambda = 1.097$). Los valores se obtuvieron con datos de todos los sitios en Huitepec. Los valores en cursivas representan la fertilidad.

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	0.264	0.068		0.017		1.70	6.86
II	0.072	0.716	0.067			1.61	6.52
III		0.047	0.800	0.052		0.14	0.56
IV			0.044	0.655		0.879	
V		0.007	0.022	0.121	0.288	0.121	0.9999
VI				0.069			
VII					0.667		

a)

Clases	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	0.0016	0.0008	0	0.0000	0	0.0000	0.0043
II	0.0051	0.1031	0.0025	0	0	0.0004	0.0468
III	0	0.0258	0.1135	0.0008	0	0.0001	0.0153
IV	0	0	0.0167	0.0283	0	0.0024	0
V	0	0.0282	0.0229	0.0143	0.0950	0.0009	0.2004
VI	0	0	0	0.0039	0	0	0
VII	0	0	0	0	0.2667	0	0

b)

Cuadro 16. Especies de aves capturadas entre abril y mayo de 1998 en la reserva de Huitepec. El tipo de alimentación de cada una con base en el análisis del contenido de sus excretas. Se indica entre paréntesis en la misma columna el número de semillas de *O. xalapensis* encontradas en las excretas.

Familia	Especie	Individuos capturados	Hábitats	Contenido en excretas
Parulidae	<i>Basileuteurus belli</i>	3	Encino	Insectos
Muscicapidae	<i>Catharus frantzii</i>	4	Encino	Insectos
Muscicapidae	<i>Catharus proneii</i>	1	Encino	Insectos-semillas
Muscicapidae	<i>Catharus ustulatus</i>	25	Incipiente, intermedio y maduro	Insectos-semillas (3)
Parulidae	<i>Dendroica virens</i>	1	Incipiente	Insectos
Tyrannidae	<i>Empidonax flavescens</i>	1	Maduro	Insectos-semillas
Turdidae	<i>Hylocichla mustelina</i>	2	Maduro	Insectos
Mimidae	<i>Melanotis hypoleucus</i>	5	Encino	Insectos-semillas
Turdidae	<i>Myadestes occidentalis</i>	3	Encino	Insectos-semillas
Troglodytidae	<i>Troglodytes rufociliatus chiapensis</i>	1	Encino	Insectos
Turdidae	<i>Turdus rufitorques</i>	2	Maduro	Insectos-semillas (2)
Vireonidae	<i>Vireo huttonii</i>	1	Maduro	Insectos
Vireonidae	<i>Vireo solitarius</i>	1	Maduro	Insectos
Parulidae	<i>Wilsonia canadensis</i>	1	Maduro	Semillas
Parulidae	<i>Wilsonia pusilla</i>	1	Maduro	Insectos-semillas

Cuadro 17. Prueba de chi- cuadrada para *Catharus ustulatus* y *Turdus rufitorques* capturados en abril-mayo de 1998, en la reserva Probatadura-Cerro Huitepec.

*se presenta información adicional de muestreos anteriores para ambas especies.

Especie	* Sitios (Bosques) del muestreo de mayo 1995-octubre 1998			Sitios (Bosques) del muestreo abril - mayo de 1998 para <i>Oreopanax xalapensis</i>			Sig. (entre especies y sitios)
	Incipiente	Sucesional intermedio	Maduro	Incipiente	Sucesional intermedio	Maduro	
<i>Catharus ustulatus</i>	18	8	40	9	4	20	0.005
<i>Turdus rufitorques</i>	22	8	18	11	0	4	

Cuadro 18. Semillas colectadas de *Oreopanax xalapensis* mediante diversos métodos y comparación de los tiempos de germinación.

Origen de la semilla	Número de semillas colectadas por sitio (bosque)				Germinación (%)	Tiempo Promedio de germinación	Sig. entre tiempos de germinación
	Incipiente	Encino	Sucesional intermedio	Maduro			
Colecta de frutos maduros	109	118			78	15	0.137
Excretas de aves capturadas	3			4	80	15	
Excretas (de aves) colectadas del suelo y hojas	16				79	14	

Figura 1. Ubicación geográfica de la reserva natural PRONATURA-Cerro Huitepec y Rancho Merced Bazóm, en Los Altos de Chiapas, México.

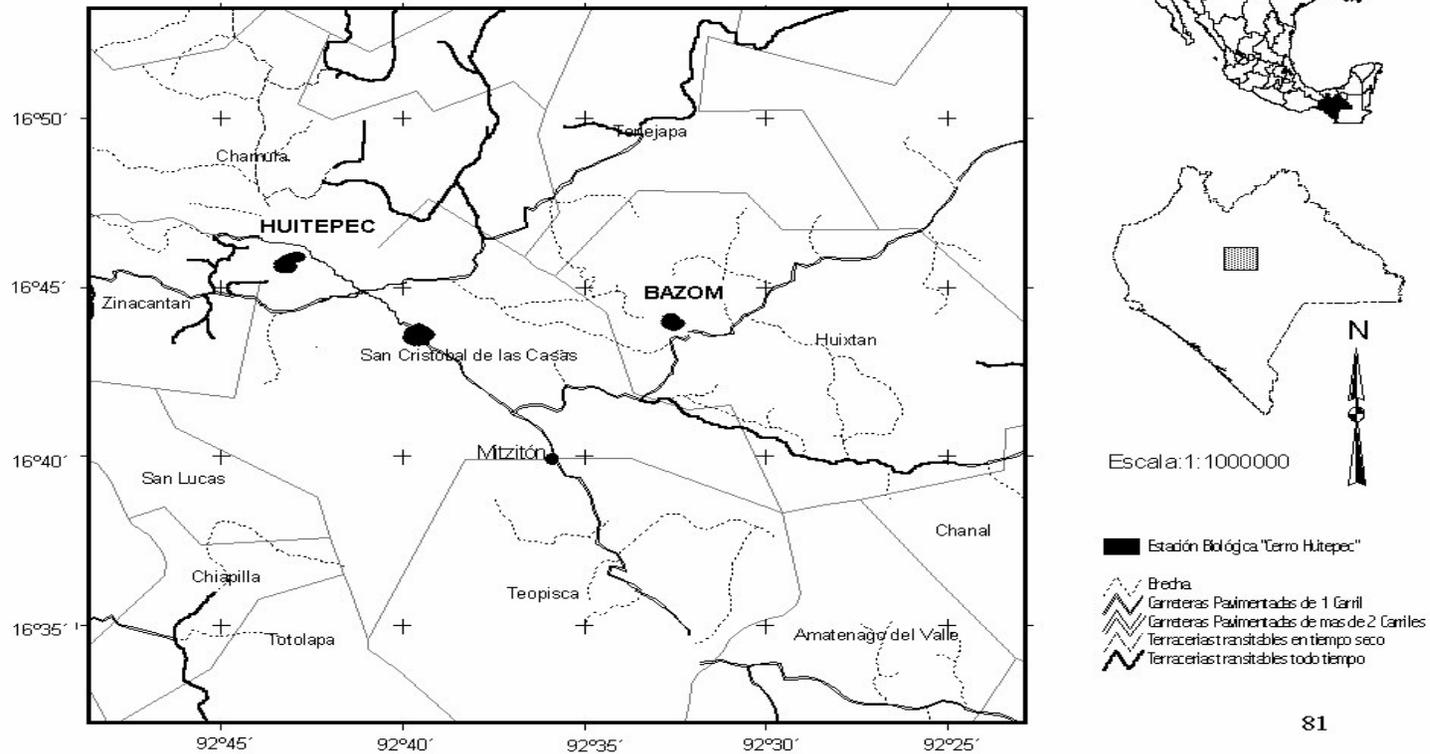
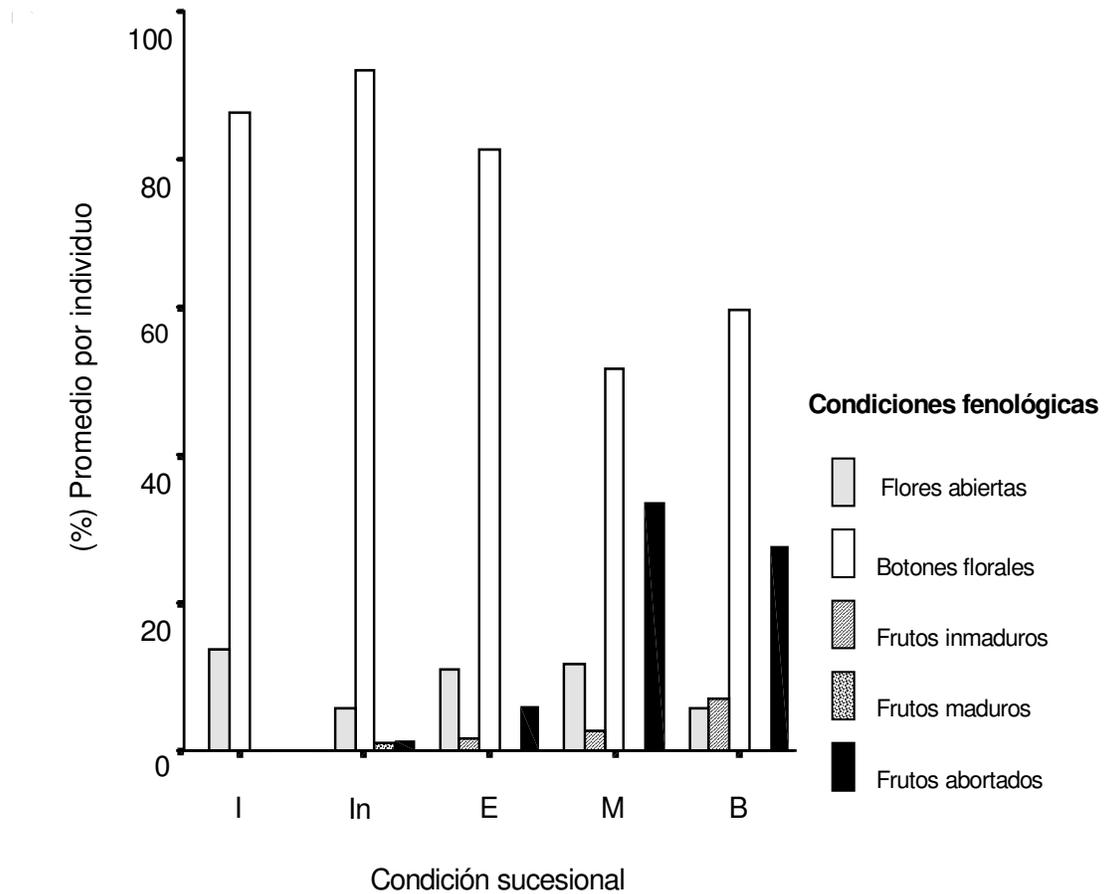


Figura 2. Fases fenológicas de *Oreopanax xalapensis* en los bosques de Huitepec y Bazóm del 13 al 27 de enero de 1998.



Condición sucesional: I= bosque incipiente; In= bosque sucesional intermedio; E= bosque de encino y M= bosque maduro en Huitepec; B= bosque maduro en Bazóm.

Figura 3 a,b,c,d y e. Relación del número de inflorescencias al área basal en enero y febrero de 1998 en los bosques de Huitepec y Bazóm.

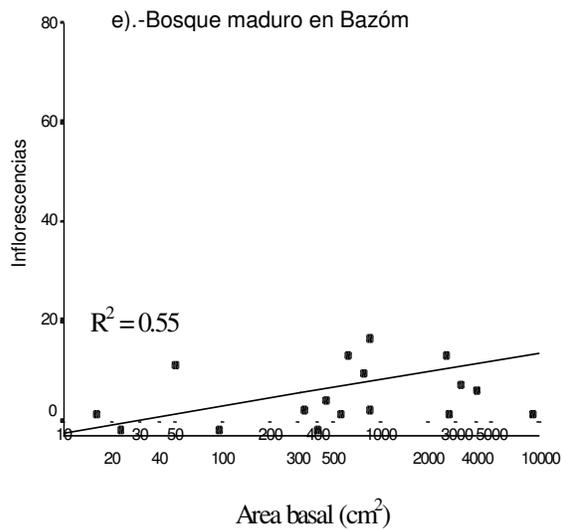
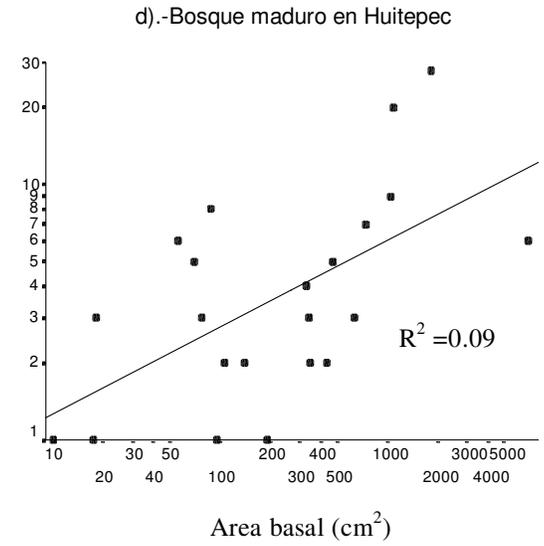
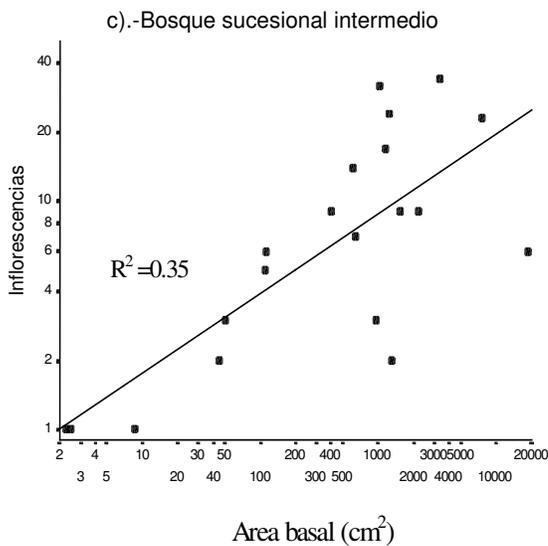
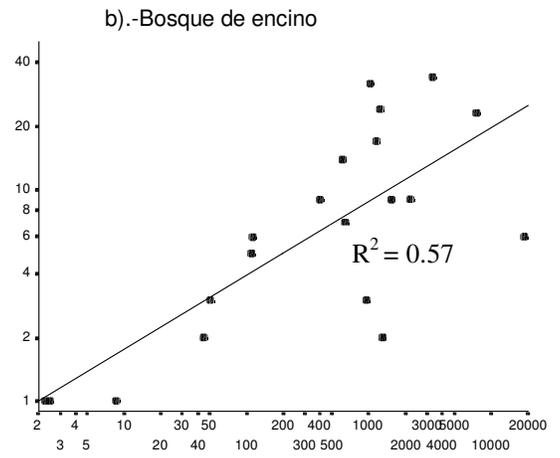
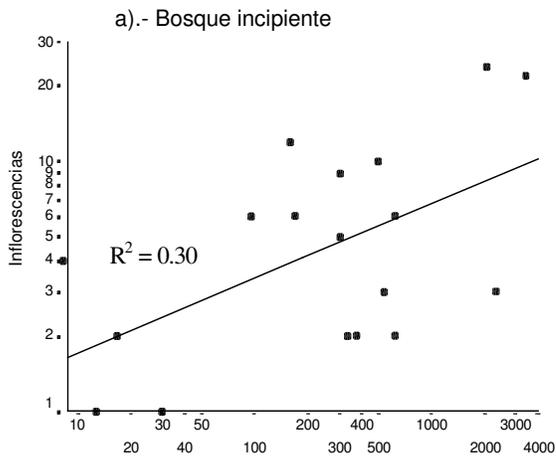


Figura 4 a y b. Maduración y remoción de frutos en los bosques de Huitepec y Bazóm entre enero y junio de 1998.

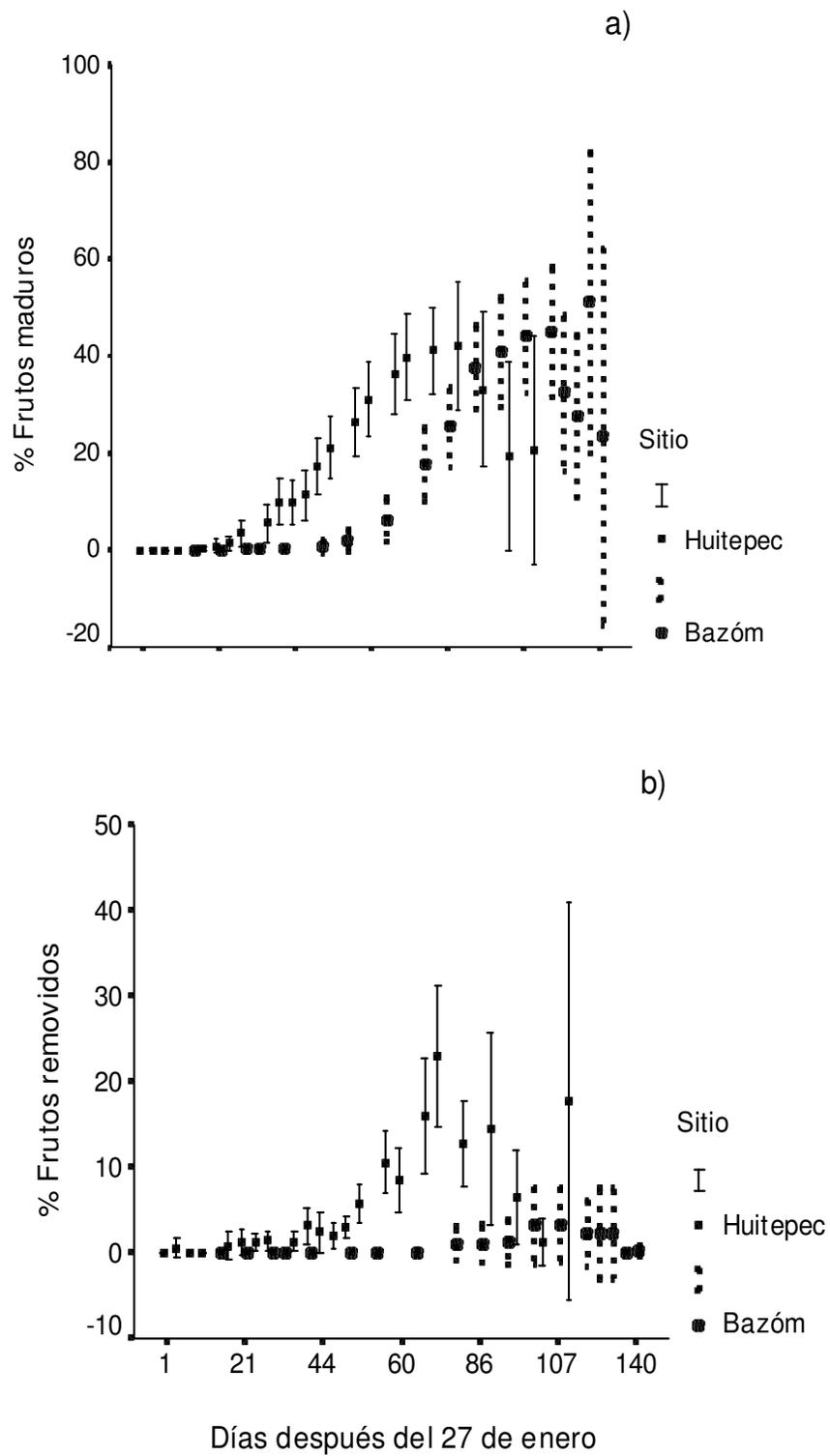


Figura 5. Rangos de remoción de frutos maduros de *O. xalapensis* en Huitepec Bazóm entre marzo y junio de 1998.

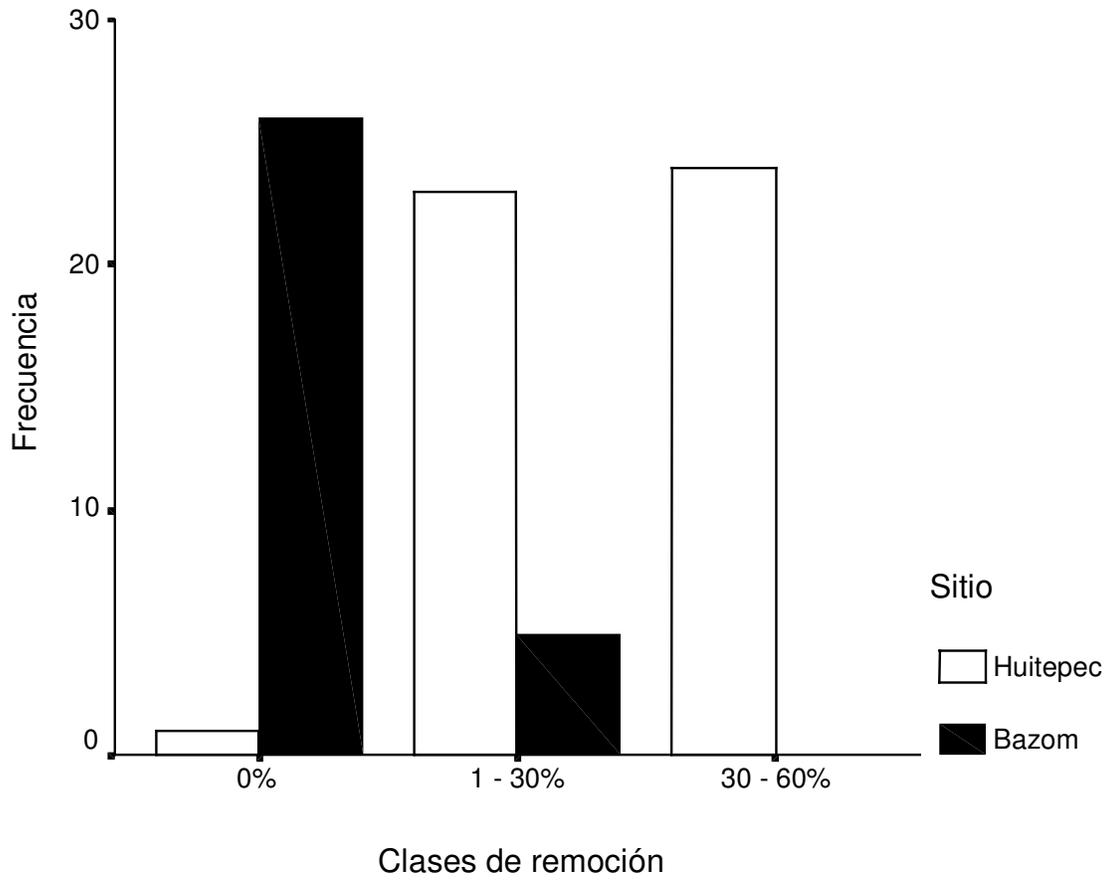
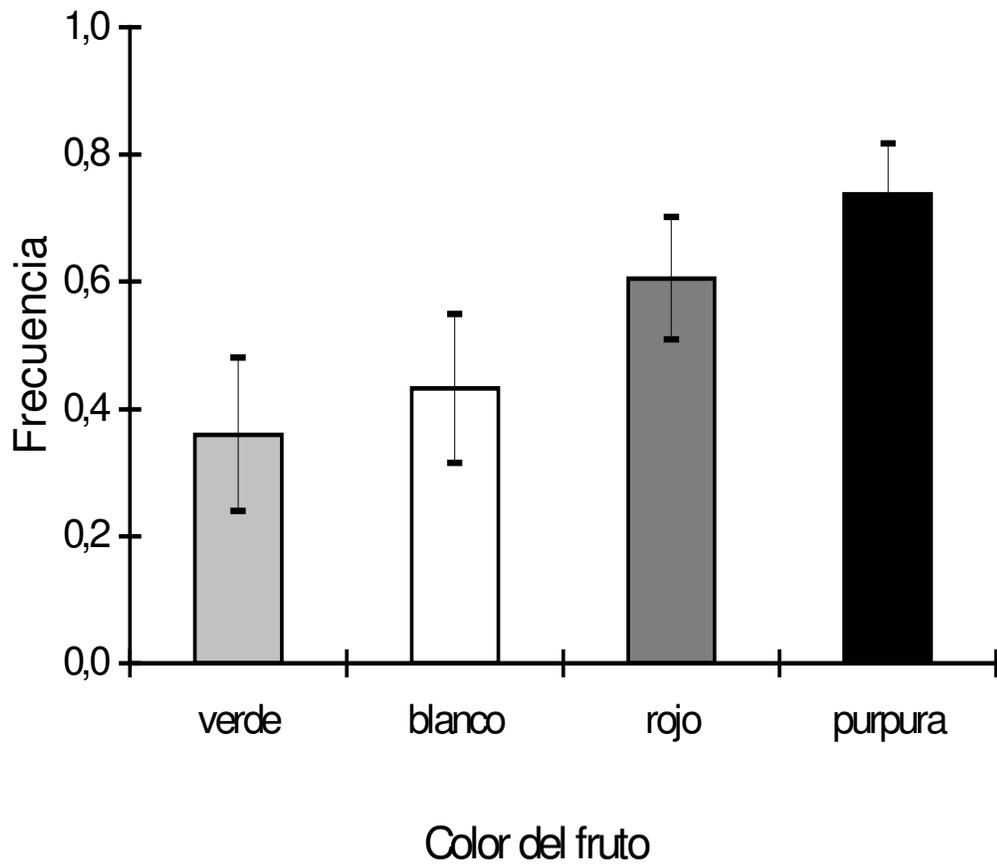


Figura 6. Frecuencias de germinación de los frutos de *Oreopanax xalapensis*, en relación a la coloración del fruto.



Figuras 7 a, b, c, d y e. Frecuencias observadas (1998) y esperadas de individuos de *O. xalapensis* en cada clase y condición sucesional en Huitepec.

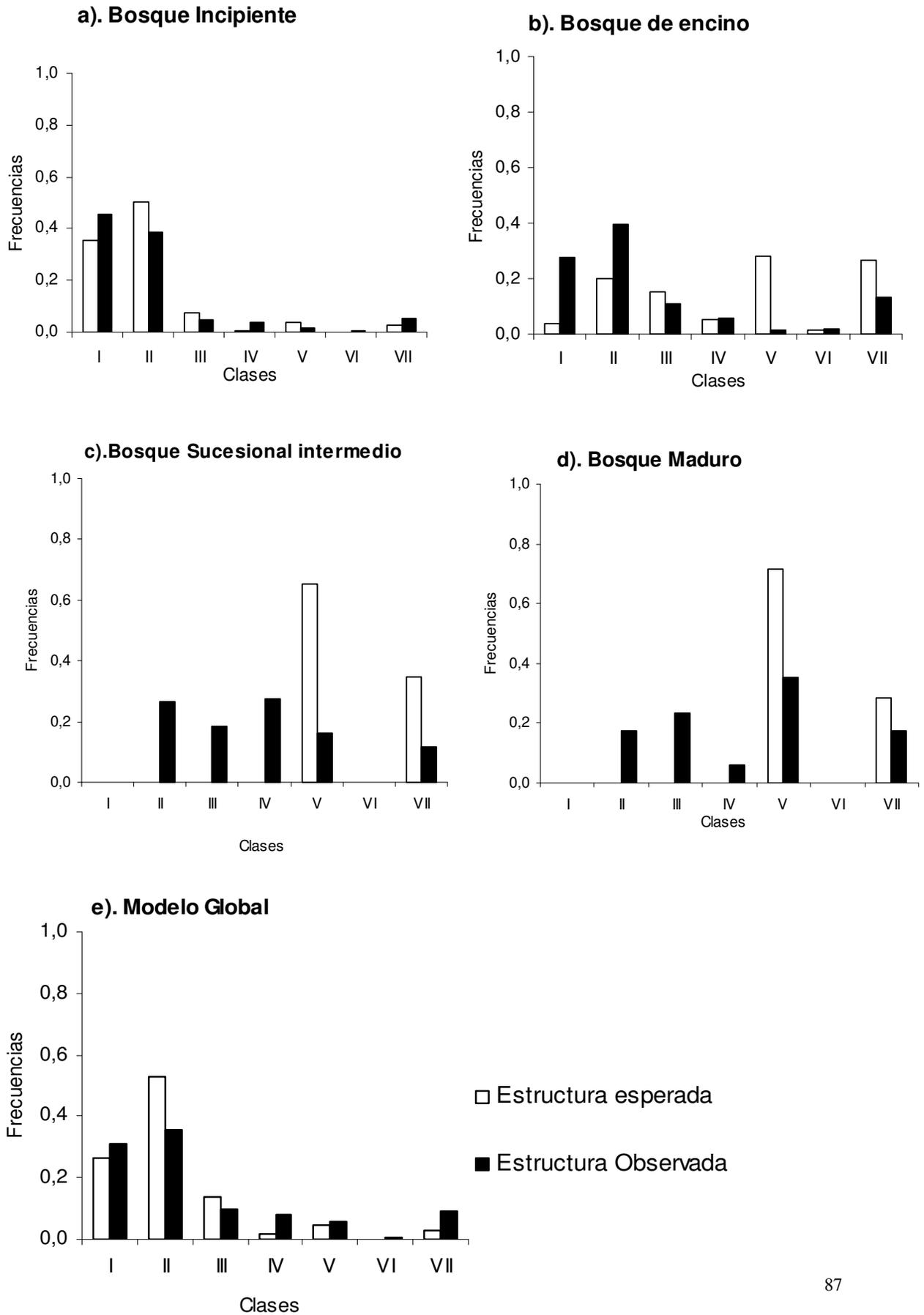
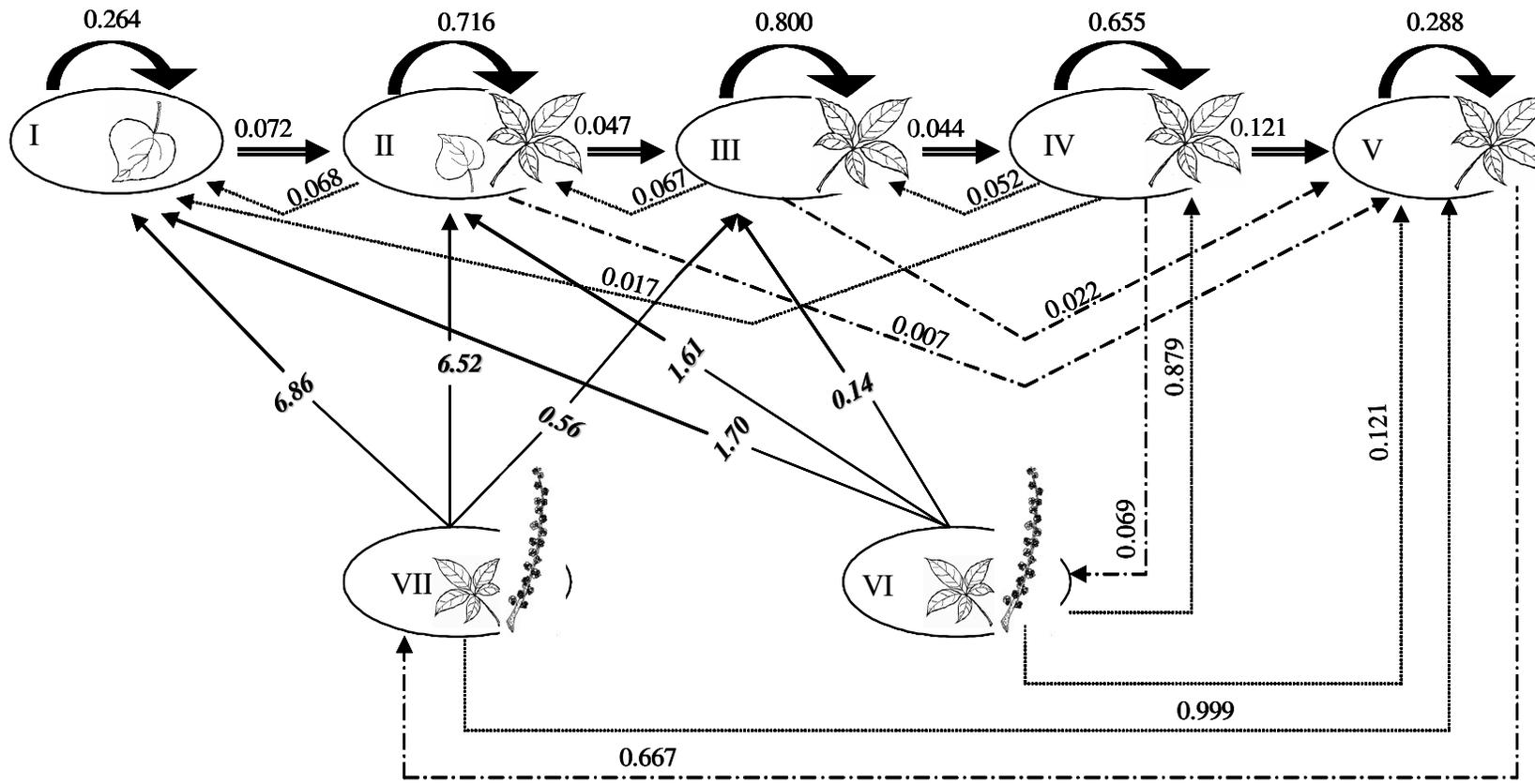


Figura 8. Modelo demográfico de *Oreopanax xalapensis* en Huitepec en 1998. Dentro del óvalo se indica la clase de desarrollo con número romano e ilustración de las hojas presentes en la fase de desarrollo y/o inflorescencias en los individuos adultos reproductivos. Se indica la fertilidad (en números cursivos y sombreados) de las clases VI Y VII.



Permanencia en la clase
 Paso a la siguiente clase
 Retroceso
 Salto de clase
 Fertilidad

Apéndice A

Cuadro a). Parámetros usados para estimar fertilidad (Fsd_i). Aporte relativo por clase.

Condición	Cla	Infl	Cab	Frut	Pm	Se	Pg	S _i	Fr _i	Dri	Cr _i	Fsd	Fsd _i
Bosque Incipiente	VI	1.8	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	95.84	0.19	421.88	0.53	0.11	0.22
	VII	7.4	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	384.92	0.80	367.32	0.47	0.37	0.78
Total (S _i)								480.76	Total (D _i)	789.19	Total(Fsd _i)	0.48	
Bosque de encino	VI	2.4	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	127.61	0.16	83.25	0.09	0.01	0.02
	VII	12.7	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	662.55	0.84	900.63	0.92	0.77	0.98
Total (S _i)								790.16	Total (D _i)	983.87	Total(Fsd _i)	0.78	
Bosque sucesional intermedio	VI	2.7	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	139.07	0.12	83.87	0.13	0.01	0.02
	VII	20.2	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	1049.55	0.88	552.75	0.87	0.77	0.98
Total (S _i)								1188.62	Total (D _i)	636.63	Total(Fsd _i)	0.78	
Bosque maduro	VI	0	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	0	0	15.75	0.05	0.00	0.00
	VII	11.6	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	602.64	1	254.07	0.94	0.94	1.00
Total (S _i)								602.64	Total (D _i)	269.81	Total(Fsd _i)	0.94	
Global	VI	1.8	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	95.84	0.19	151.19	0.23	0.04	0.07
	VII	7.5	24.0	6.9	0.15	3.9	0.5	388.57	0.80	518.69	0.78	0.62	0.93
Total (S _i)								484.41	Total (D _i)	669.88	Total(Fsd _i)	0.67	

Bosque = condición sucesional; Cla = clases de tamaño; Infl = inflorescencia por individuo; Cab = cabezuelas por inflorescencia; Frut = frutos por cabezuela; Pm = probabilidad de maduración; Se = número de semillas por fruto maduro; Pg = probabilidad de germinación; S_i = semillas germinadas; Fr_i = proporción de plántulas producidas por la clase; Dr_i = densidad de individuos reproductivos; Cr_i = Densidad relativa de individuos reproductivos por clase; Fsd = Fr_i x Cr_i; Fsd_i = aporte relativo de individuos nuevos. Ver la definición de los parámetros en el apartado del "Cálculo de la Fertilidad" con datos obtenidos en agosto de 1997 cuyas aproximaciones son a décimas. Para el cálculo de los parámetros del modelo se usaron los datos hasta milésimas.

Cuadro b). Estimación de aporte de individuos nuevos ($F_{et_i} = F_{sdi} \times \text{Individuos nuevos [ind/ha]}$) para las clases reproductivas (VI y VII) con base a las estimaciones de densidad (In) para las clases de plántulas (I) y juveniles (II y III).

Clase que produce				VI	VII	VI	VII	VI	VII
Clase que se recluta				I	I	II	II	III	III
Número de individuos nuevos por clase/hectárea	ind/ ha	ind/ ha	ind /ha	F _{et_i}					
Condición									
Bosque incipiente	3687	3375	63	820	2867	751	2624	14	49
Bosque de encino	62	125	63	1	61	2	123	1	61
Bosque sucesional intermedio*	0	0	0						
Bosque maduro*	0	0	0						
Global**	3813	3625	312	256	3557	243	3382	21	291

* No se encontraron individuos nuevos en estos sitios. ** Análisis con datos agrupados.

Cuadro c). Estimación de fertilidad realizada ($F_{e_i} = D_{r_i} \times F_{et_i}$) por individuo de cada clase reproductiva (VI y VII).

Reproductivos	VI	VII	VI	VII	VI	VII	VI	VII
Plántulas y juveniles			I	I	II	II	III	III
	D_{r_i}	D_{r_i}	F_{e_i}	F_{e_i}	F_{e_i}	F_{e_i}	F_{e_i}	F_{e_i}
Condición								
Bosque incipiente	421.88	367.32	1.94	7.81	1.78	7.15	0.03	0.13
Bosque de encino	83.25	900.63	0.01	0.07	0.03	0.14	0.01	0.07
Global	151.19	518.69	1.70	6.86	1.61	6.52	0.14	0.56

APENDICE B. Estimaciones de frecuencias (1998) para las estructuras poblacionales observadas y esperadas de *Oreopanax xalapensis* en cada uno de los bosques y modelo Global en Huitepec.

Bosque Incipiente								
Clases								
Análisis	I	II	III	IV	V	VI	VII	TOTAL
Observados ¹	8563	7250	875	688	313	63	1000	18752
E. Esperada ²	0,35694	0,50268	0,07144	0,00653	0,03615	0,00031	0,02595	1
E. Observada ³	0,45664	0,38663	0,04666	0,03669	0,01669	0,00336	0,05333	1
Bosque de Encino								
Observados ¹	2688	3875	1063	563	125	188	1313	9815
E. Esperada ²	0,03820	0,19967	0,15184	0,05133	0,28129	0,01266	0,26501	1
E. Observada ³	0,27387	0,39480	0,10830	0,05736	0,01274	0,01915	0,13377	1
Bosque Sucesional Intermedio								
Observados ¹	0	1438	1000	1500	875	0	625	5438
E. Esperada ²	0	0	0	0	0,65142	0	0,34858	1
E. Observada ³	0	0,26444	0,18389	0,27584	0,16090	0	0,11493	1
Bosque Maduro								
Observados ¹	0	375	500	125	750	0	375	2125
E. Esperada ²	0	0	0	0	0,71421	0	0,28579	1
E. Observada ³	0	0,17647	0,23529	0,05882	0,35294	0	0,17647	1
Modelo Global de Huitepec								
Observados ¹	2813	3234	859	719	516	63	828	9032
E. Esperada ²	0,26063	0,52713	0,13324	0,01422	0,04217	0,00092	0,02225	1
E. Observada ³	0,31145	0,35806	0,09511	0,07961	0,05713	0,00698	0,09167	1

¹Densidades por sitio; ² Estructura esperada; ³ Estructura Observada