



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**AUMENTO POBLACIONAL DE UNA PALMA TROPICAL
Y SUS CONSECUENCIAS SOBRE LA COMUNIDAD ARBÓREA:
EXPLORACIÓN DE FACTORES CAUSALES USANDO MODELOS INTEGRALES DE PROYECCIÓN**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

IVÁN ALEJANDRO ORTIZ RODRÍGUEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. MIGUEL MARTÍNEZ-RAMOS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

MÉXICO, D.F., ENERO, 2015



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente.-

Por medio de la presente, me permito informar a usted, que en reunión ordinaria del Subcomité por Campo de Conocimiento de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas) del Posgrado en Ciencias Biológicas, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **Maestro en Ciencias Biológicas** del alumno **Iván Alejandro Ortiz Rodríguez** con número de cuenta **307305673** con la tesis titulada: **"Aumento poblacional de una palma tropical y sus consecuencias sobre la comunidad arbórea: Exploración de factores causales usando Modelos Integrales de Proyección"** bajo la dirección del **Dr. Miguel Martínez Ramos**.-
Tutor principal:

Presidente:	Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau
Vocal:	Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Secretario:	Dra. Dr. Ernesto Vicente Vega Peña
Suplente:	Dra. María Teresa Valverde Valdés
Suplente:	Dra. Julieta Benitez Malvido

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 01 de diciembre de 2014

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



AGRADECIMIENTOS

A la **Universidad Nacional Autónoma de México**, mi *alma máter*, por la oportunidad que me ha brindado para cumplir mis sueños y emprender nuevos caminos.

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la **UNAM** por la oportunidad que me otorgó para realizar mis estudios de maestría, y por el apoyo brindado a través del PAEP para mi asistencia a congresos y foros para presentar esta investigación.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACyT) por el apoyo concedido durante estos dos años para dedicarme de tiempo completo a la realización de este proyecto (CVU: 479863), y por su compromiso con el avance de la ciencia en México.

A mi tutor principal, el **Dr. Miguel Martínez-Ramos**, y a los miembros de mi Comité tutorial, la **Dra. María Teresa Valverde Valdés** y el **Dr. Ernesto Vicente Vega Peña**, por todos sus comentarios y sugerencias, que sin duda fortalecieron este trabajo y mi formación académica.



AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al **Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco)**, por haberme cobijado durante más de cinco años (ojalá que sean más), durante mi paso por la Licenciatura en Ciencias Ambientales y por el Posgrado en Ciencias Biológicas. Ha sido una experiencia fabulosa.

A la **Estación de Biología de Los Tuxtlas** del Instituto de Biología de la UNAM, y a su personal, por todo el apoyo brindado para realizar el trabajo de campo de este proyecto.

Al **Dr. Miguel Martínez-Ramos**, por guiarme durante este proceso con paciencia y sabiduría, por sus atinadas observaciones, comentarios y sugerencias, pero sobretodo por ser un ejemplo a seguir en muchos aspectos y enseñarme a disfrutar de la Ecología tanto como él. ¡Muchas gracias Miguel!

A la **Dra. Teresa Valverde**, por sus atinados comentarios en las evaluaciones tutorales y por estar siempre al pendiente de mi trabajo. ¡Mil gracias Dra. Tere!

Al **Dr. Ernesto Vega**, por sus sugerencias, transmisión de conocimientos y ánimos durante todo el proceso. ¡Gracias Ernest!

A los miembros del jurado, el **Dr. Daniel Piñero**, la **Dra. Julieta Benítez**, la **Dra. Teresa Valverde**, la **Dra. María del Carmen Mandujano** y el **Dr. Ernesto Vega**, por haberse dado el tiempo para revisar, corregir y aportar valiosas sugerencias para el mejoramiento del documento final.

A **Jorge Rodríguez**, **Hugo Rodríguez**, **Juan Carlos Hernández**, **Santiago Sinaca**, **Praxedis Sinaca** y **Jimena Vargas** por su invaluable apoyo técnico en el trabajo de campo.

A mis **profesores** de la LCA y del posgrado, por compartir conmigo sus conocimientos, haciéndolo siempre con compromiso y entusiasmo, y por infundir en mí, un pensamiento analítico y crítico.

A mis dos madres, **Alejandra Rodríguez** y **Reyna Estudillo†**, porque en la presencia y en la ausencia, su apoyo y amor incondicional siempre permanecen.

A mi **familia**, por ser siempre mi punto de apoyo en situaciones difíciles y por celebrar conmigo los éxitos. Muchas gracias Papi, Enita, Roy, Tito, Fello, Ray y René, por estar siempre dispuestos a escucharme y ayudarme. También a los más pequeños de la familia, porque su grandeza en espíritu es un motivo para intentar mejorar nuestra realidad.

A mi **familia moreliana**, Daniel, David, Nati, Clau, Jimena, Karem, Aida, Marianita y Tavo, por compartir momentos excepcionales, y por hacer de mi estancia en esta ciudad un verdadero hogar.

A mis **compañeros** de laboratorio y del posgrado, Pachi, Susana, Aline, Juan, Ángela, Ale, David, Laura, Saúl, Oscar y Diego, por escucharme y compartir conmigo sus conocimientos.

A **Dolores Rodríguez**, **Janik Equihua**, **Lilia Espinosa** y **Ernesto Rodríguez**, por su siempre amable y eficiente apoyo en los trámites administrativos.

A todas las personas que han contribuido en mi formación como estudiante, pero sobretodo como ser humano.



*A tí, mamá Nena, que desde el cielo guías mis pasos;
a tí, mamá Ale, que en la Tierra los vigilas.*



Ilustración: Gould, 1861

ÍNDICE

RESUMEN	01
ABSTRACT	02
1. INTRODUCCIÓN	04
2. OBJETIVOS	08
3. ANTECEDENTES	09
3.1 La fragmentación como fuerza modeladora de la dinámica de poblaciones y comunidades vegetales	09
3.1.1 Destrucción del hábitat, fragmentación y efectos de borde	09
3.1.2 Efectos de la fragmentación en la demografía de especies vegetales	11
3.1.3 La luz: Un factor limitante para especies vegetales tolerantes a la sombra	16
3.1.4 Los Tuxtlas: Un paisaje deforestado y fragmentado	19
3.2 La defaunación contemporánea y sus efectos en poblaciones vegetales	21
3.2.1 La importancia ecológica de los mamíferos herbívoros en los bosques tropicales y la defaunación contemporánea	21
3.2.2 Efectos de la defaunación en la demografía de plantas	24
3.2.3 El paisaje defaunado de Los Tuxtlas	27
3.3 El programa de investigación sobre la ecología de <i>Astrocaryum mexicanum</i>	29
3.3.1 La demografía histórica de la palma	30
3.3.2 <i>Astrocaryum mexicanum</i> como estructurador de la comunidad vegetal	32
3.4 Modelo conceptual	35
3.5 Los modelos poblacionales como una herramienta para la comprensión de la dinámica de especies vegetales en hábitats perturbados	37
4. MÉTODOS	39
4.1 Zona de estudio	39
4.1.1 La reserva de la Biósfera y la Estación de Biología de Los Tuxtlas (EBLT)	39
4.1.2 Sitios de observación permanente (SOP)	41
4.2 Organismo de estudio	41
4.3 Trabajo de campo	44
4.3.1 Censo y medición de parámetros vitales en la población de <i>Astrocaryum mexicanum</i>	44
4.3.2 Experimento sobre la remoción de diásporas de <i>Astrocaryum mexicanum</i>	45
4.3.3 Obtención de datos sinecológicos en la EBLT	46
4.4 Análisis de datos	46
4.4.1 Estimación de la tasa de formación de claros en los SOP	46
4.4.2 Comportamiento demográfico de <i>Astrocaryum mexicanum</i> 1975-2013	47
4.4.2.1 Densidad poblacional de <i>Astrocaryum mexicanum</i> y trayectorias de comportamiento en el largo plazo	47
4.4.2.2 Evaluación de la regulación denso-dependiente en el largo plazo	48

4.4.2.3 Cambios en los parámetros vitales en el largo plazo	48
4.4.2.4 Construcción de modelos estructurados de proyección poblacional	49
4.4.2.5 Análisis de sensibilidad	50
4.4.3 Composición y estructura de la comunidad arbórea: Comparación 1975 vs 2013	52
4.4.3.1 Análisis de regresión	52
4.4.3.2 Análisis espacial	52
4.4.3.3 Análisis multivariante de ordenación	53
5. RESULTADOS	54
5.1 La dinámica poblacional de <i>Astrocaryum mexicanum</i> en la EBLT en el largo plazo	54
5.2 La dinámica de claros en la EBLT en el largo plazo	57
5.3 Alteración de las tasas vitales de <i>Astrocaryum mexicanum</i> en el largo plazo	58
5.3.1 Supervivencia	58
5.3.2 Crecimiento	58
5.3.3 Fecundidad	59
5.4 Remoción de semillas de <i>Astrocaryum mexicanum</i> en la EBLT	61
5.5 Modelos integrales de proyección para <i>Astrocaryum mexicanum</i> : Comparación 1975-1981 vs 2005-2013	61
5.6 Efectos del crecimiento poblacional de <i>Astrocaryum mexicanum</i> sobre la comunidad arbórea	66
6. DISCUSIÓN	73
6.1 Efectos sobre las tasas vitales de la palma	74
6.1.1 Efectos en la supervivencia	74
6.1.1.1 Semillas	74
6.1.1.2 Etapas post-semilla	75
6.1.2 Efectos en el crecimiento	77
6.1.3 Efectos en la fecundidad	78
6.2 Efectos en el nivel poblacional	79
6.3 Efectos sobre la comunidad arbórea	81
6.4 Consideraciones finales	83
7. CONCLUSIONES	85
8. LITERATURA CITADA	87
9. APÉNDICES	100
Apéndice 1: ¿Alteraciones en el funcionamiento del ecosistema?	100
Apéndice 2: Código en R para la construcción de IPMs y LTREs	101
Apéndice 3: Modelos elegidos para describir las tasas vitales de <i>Astrocaryum mexicanum</i>	108
Apéndice 4: Datos sinecológicos 2013	110

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Modelo poblacional de flujo construido para las tasas promedio de los seis sitios de observación permanente en la EBLT.	30
Figura 2. Modelo conceptual hipotético sobre los efectos en cascada a través de diferentes niveles de organización originados por impactos antrópicos en la región de Los Tuxtlas, Ver.	36
Figura 3. El proceso de deforestación en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, y localización de los sitios de observación permanente en el interior de la Estación de Biología de Los Tuxtlas (EBLT).	40
Figura 4. <i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. y su área de distribución.	42
Figura 5. Estadios del ciclo de vida de <i>Astrocaryum mexicanum</i> .	43
Figura 6. <i>Astrocaryum mexicanum</i> como indicador <i>proxy</i> de la tasa de formación de claros en el dosel de la selva.	47
Figura 7. Cambios demográficos en la población de <i>Astrocaryum mexicanum</i> en la EBLT.	54
Figura 8. Efectos denso-dependientes sobre la tasa de crecimiento poblacional de <i>A. mexicanum</i> y las tasas vitales de reclutamiento y mortalidad en la EBLT.	56
Figura 9. Estimación de la tasa anual de apertura de claros para los últimos 60 años en los SOP, empleando como indicador <i>proxy</i> los tallos doblados por la caída de árboles sobre individuos adultos de <i>Astrocaryum mexicanum</i> .	57
Figura 10. Cambios temporales en las tasa demográficas de <i>Astrocaryum mexicanum</i> (supervivencia y crecimiento).	59
Figura 11. Cambios temporales en las tasa demográficas de <i>Astrocaryum mexicanum</i> (fecundidad).	60
Figura 12. Dinámica de remoción post-dispersión de las semillas de <i>Astrocaryum mexicanum</i> en la EBLT en 1989 y 2010.	61
Figura 13. Modelos Integrales de Proyección (IPM) para <i>Astrocaryum mexicanum</i> .	62

Figura 14. Elasticidad de la tasa de crecimiento poblacional ante perturbaciones proporcionales en las tasas de transición.	63
Figura 15. Sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional (λ) ante elevaciones en tasas vitales de los individuos infantiles.	64
Figura 16. Trayectorias observadas y simuladas para la población de <i>Astrocaryum mexicanum</i> para un periodo de 39 años.	65
Figura 17. Contribución de los cambios en las probabilidades de transición observadas en el largo plazo a la tasa de crecimiento poblacional (λ).	66
Figura 18. Efectos del crecimiento poblacional de <i>Astrocaryum mexicanum</i> sobre la comunidad arbórea.	67
Figura 19. Cambios en la composición de la comunidad vegetal en el largo plazo.	68
Figura 20. Regulación poblacional de otras especies de la comunidad arbórea.	69
Figura 21. Relación entre los cambios numéricos observados en el largo plazo para la población de <i>A. mexicanum</i> y la población de <i>Faramea occidentalis</i> , la segunda especie más abundante del sotobosque.	69
Figura 22. Mapas esquemáticos de la posición actual de los individuos adultos de <i>Astrocaryum mexicanum</i> e individuos de otras especies (1-5 cm DAP) en los SOP.	70
Figura 23. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico sobre la composición de la comunidad arbórea de la EBLT en 1975 y 2013.	72

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Cambios numéricos absolutos en la población de <i>Astrocaryum mexicanum</i> en la EBLT.	55
Tabla 2. Índices de dispersión (ID) entre los individuos de <i>Astrocaryum mexicanum</i> o un árbol (según se indica) y sus árboles vecinos.	71

RESUMEN

En la era del Antropoceno, el impacto de actividades humanas sobre los bosques tropicales húmedos, inclusive en aquellos establecidos en las áreas naturales protegidas, es cada vez más evidente; procesos como la deforestación, la fragmentación y la defaunación del hábitat, han fungido como las fuerzas rectoras hacia la pérdida de la biodiversidad a una tasa alarmante. Sin embargo, los mecanismos ecológicos subyacentes que conducen este proceso, aún no son bien conocidos.

Este trabajo evaluó el comportamiento poblacional seguido en el largo plazo por la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* en la Estación de Biología de Los Tuxtlas, un área natural confinada a un fragmento de tamaño medio rodeado por hábitats intensamente perturbados por actividades humanas. Utilizando como herramienta analítica Modelos Integrales de Proyección (IPMs, por sus siglas en inglés), se realizó una comparación de las tasas vitales y parámetros poblacionales entre los periodos 1975-1981 y 2005-2013 a partir de la información recabada en 6 sitios de observación permanente.

Los resultados sugieren que una sinergia entre la fragmentación y la defaunación del hábitat han facilitado un aumento numérico extraordinario de la población durante las 4 décadas estudiadas, pasando de 1243 a 4058 individuos adultos·ha⁻¹, con un incremento *ca.* 3%·año⁻¹. Por un lado, la tasa de producción de semillas y la tasa de crecimiento de los adultos jóvenes han aumentado en años recientes, debido a una mayor disponibilidad de recursos lumínicos en el sotobosque causada por la elevación en la tasa de formación de claros (asociada con efectos de borde). Por otro lado, como consecuencia de la disminución de la presión ejercida en el pasado por mamíferos herbívoros, la tasa de supervivencia y crecimiento de los individuos durante las etapas tempranas del ciclo vital de la palma se han elevado.

El aumento poblacional de *A. mexicanum*, exhibe una relación negativa con parámetros de la comunidad arbórea como la densidad de individuos, y la riqueza y diversidad de especies en el estrato inferior del bosque; se encontró también un proceso en el que espacialmente, los árboles se encuentran

sobre-dispersos con respecto a las palmas y en un arreglo espacial agregado entre sí, sugiriendo un proceso de competencia y/o interferencia entre las palmas y sus árboles vecinos.

Este estudio provee información de base que permite entender las consecuencias de perturbaciones humanas en el largo plazo, mostrando su impacto indirecto en la regulación poblacional de especies del bosque maduro, en la biodiversidad y probablemente en otros procesos ecosistémicos.

Palabras clave: *Astrocaryum mexicanum*, Fragmentación, Defaunación, Efectos en cascada, Demografía de plantas, Modelos integrales de proyección.

ABSTRACT

In the Anthropocene, the impact of the human activities in tropical rainforests, even for those located within reserves, have become more evident; processes as deforestation, fragmentation and defaunation in the habitat have been the main forces towards the loss of the biodiversity in an alarming rate. Nonetheless, the underlying ecological mechanisms that drive this process are not well known.

This study assessed the trajectory followed in the long-term by the population of the tropical palm *Astrocaryum mexicanum* in the los Tuxtlas Biological Station, a natural area confined to a medium size fragment surrounded by habitats strongly disrupted by human activities. Using Integral Projection Models (IPMs) as an analytical tool, I made a comparison of the vital rates and population parameters, using

demographic information gathered between the 1975-1981 and 2005-2013 periods in six permanent plots.

The results suggest that a synergy between fragmentation and defaunation in the habitat has facilitated an extraordinary numeric growth of the population in the four studied decades; going from 1243 to 4058 adult individuals·ha⁻¹, with an annual increase *ca.* 3%. On the one hand, the seeds production rate and the young adults growth rate have increased in recent years, as a result of an increase in the availability of the lighting resources in the understory caused by an increase in the formation of gaps (associated with edge effects). On the other hand, as a consequence of a decrease in the pressure exerted in the past by herbivore mammals, the survival rate and growth of individuals during the early stages of the life cycle of the palm have risen.

The population increase of *A. mexicanum*, shows a strong negative correlation with arboreal community parameters as individual density, species richness, and diversity in the understory; also, it was found that trees are spatially over-dispersed compared to the palms, and in an aggregated spatial arrangement between them. These results suggest a process of competition and/or interference between palms and their neighbors.

This study provides basic information which allows a better understanding of the consequences of human disturbances in the long-term, exhibiting the indirect impact in the population regulation of the species of the mature forest, in the biodiversity and probably in other ecosystem processes.

Keywords: *Astrocaryum mexicanum*, Fragmentation, Defaunation, Cascading effects, Plant demography, Integral projection models

1. INTRODUCCIÓN

Durante las últimas décadas, la deforestación y la fragmentación se han convertido en los mayores promotores de la pérdida de diversidad biológica y funcional de los ecosistemas a nivel global (Bierregaard *et al.*, 2001). En el caso de los bosques tropicales, estos fenómenos ocurren a tasas alarmantes, pues en ellos se ha impulsado y extendido fuertemente el desarrollo de actividades económicas primarias y el establecimiento de nuevos centros de población (Heywood, 1995; Benítez-Malvido & Martínez-Ramos, 2003; Wright & Muller-Landau, 2006).

“Look at a plant in the midst of its range! Why does it not double or quadruple its numbers?... In this case we can clearly see that if we wish in imagination to give the plant the power of increasing in numbers, we should have to give it some advantage over its competitors, or over the animals which prey on it...”

(Darwin, 1857)

Los efectos de estos fenómenos para las comunidades bióticas, son complejos en tiempo y espacio, y pueden producir cambios en su estructura, diversidad, dinámica y composición a través de la reducción del hábitat natural y la formación de hábitats de borde (Lovejoy, 1999; Schlaepfer & Gavin, 2001). En los bosques tropicales húmedos, donde la radiación lumínica es un factor limitante y regulador de los procesos fisiológicos de los organismos del estrato inferior (Percy, 1983; Chazdon, 1988; Denslow, 1987; Svenning, 2002), una mayor incidencia del viento al interior de los fragmentos, provoca una mayor mortalidad y daños en árboles del dosel y ramas del borde de la selva, elevando la tasa de apertura de claros en el bosque y propiciando un cambio en las condiciones de luz, temperatura y humedad para las especies del sotobosque (Lovejoy *et al.*, 1986; Saunders *et al.*, 1991; Laurence *et al.*, 1997, 1998, 2000).

Naturalmente, estas alteraciones en las condiciones microclimáticas, pueden tener efectos importantes (positivos o negativos) en parámetros vitales como la supervivencia, el crecimiento y

la reproducción en el nivel individual, lo que a su vez puede tener repercusiones en otros niveles de organización, es decir, en la dinámica poblacional, y en la estructura y diversidad de la comunidad vegetal (Svenning, 2002).

Por otro lado, para los mamíferos terrestres la situación es crítica, pues además de reducir sus tamaños poblacionales, la fragmentación facilita también el desarrollo de la actividad cinegética y el comercio de los individuos y sus productos, afectando principalmente a las poblaciones de animales medianos y grandes, cuyo papel como herbívoros y depredadores o dispersores de semillas es fundamental en la composición y estructura de las comunidades vegetales (Dirzo & Miranda, 1991). Este proceso, denominado defaunación contemporánea, puede afectar de manera importante la dinámica de sus especies presa e incidir en la proliferación de algunas especies vegetales, especialmente aquellas que no pueden ser consumidas, dispersadas y/o alteradas físicamente por la fauna remanente (Dirzo & Miranda, 1990).

Los efectos de estos procesos contemporáneos en el interior de bosques tropicales resguardados por áreas naturales protegidas aún no son bien conocidos, aunque es de esperarse que éstos sean más profundos a medida que las reservas son convertidas en fragmentos de tamaño pequeño (Laurance *et al.*, 2002). Una reciente evaluación sugiere que la “salud” de las reservas tropicales puede afectarse negativamente debido al contacto que mantienen con áreas perturbadas circundantes y al incremento de las actividades cinegéticas en su interior, sus resultados atribuyen a las perturbaciones humanas un papel controlador de la pérdida de diversidad biológica en el interior de las reservas (Laurance *et al.*, 2012); sin embargo, pocos estudios

han evaluado directamente los efectos de estos procesos sobre las poblaciones y comunidades vegetales en el interior de áreas naturales protegidas, cuyo funcionamiento podría verse alterado significativamente.

Además, al formarse hábitats de borde se generan cambios importantes en el ambiente físico que pueden tener efectos sobre los parámetros demográficos de las poblaciones naturales (Saunders *et al.*, 1991; Murcia, 1995; Jules & Ratchcke, 1999). Los trabajos que abordan los efectos de perturbaciones antrópicas en la dinámica vegetal de bosques tropicales húmedos (fuera de reservas), se han centrado en el estudio de especies leñosas típicas del dosel, obteniendo generalmente tendencias negativas (e.g. Williams-Linera, 1990, Ferreira & Laurance, 1997; Laurance *et al.*, 1998, 2002; Benítez-Malvido & Martínez-Ramos, 2003; D'Angelo *et al.*, 2004); sin embargo, las exploraciones sobre los efectos para las especies del sotobosque y con otras formas de crecimiento aún son escasas y difusas (Laurance *et al.*, 1998, 2000; Scariot, 1999). Además, la mayor parte de ellos se han enfocado en describir tales efectos en el nivel de la comunidad y muy pocos han estudiado las tendencias que se presentan para poblaciones específicas (Scariot, 1999; Tabarelli *et al.*, 1999; pero véase Cuartas, 2002).

En esta dirección, el presente trabajo documenta la dinámica poblacional en el largo plazo (1975-2013) de la palma tropical del sotobosque *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en la Estación de Biología de Los Tuxtlas (EBLT) ubicada en el sureste mexicano, considerando de manera paralela un proceso de degradación, fragmentación y defaunación del paisaje de la región, que ha circunscrito a la EBLT a un fragmento de tamaño medio (aprox. 440

ha) en el que prácticamente los mamíferos herbívoros se han extinguido (véanse apartados 3.1.4 y 3.2.3).

El estudio de *A. mexicanum* resulta interesante debido a que es la especie vegetal dominante del sotobosque de la EBLT, de tal manera que la estructura general del bosque y muchas de sus funciones pueden depender directamente de la dinámica de este organismo (véase apartado 3.3.2). Es por ello, que se incluye un análisis comparativo sobre los cambios en la comunidad arbórea observados en la EBLT en 1975 vs 2013, y sobre cómo éstos pueden relacionarse con los cambios observados en la población de la palma tropical.

Para poder explorar la contribución de las alteraciones en parámetros vitales en el largo plazo sobre la dinámica poblacional, en este trabajo se hace una aproximación bajo análisis de sensibilidad aplicados en Modelos Integrales de Proyección (IPM, por sus siglas en inglés), una herramienta novedosa en los estudios de Ecología de poblaciones que elimina la necesidad de categorizar en estadios el ciclo de vida de las especies, y que permite evaluar con mayor certidumbre sus tasas demográficas (Easterling *et al.*, 2000; véanse apartados 3.5 y 4.4.2.4).

2. OBJETIVOS

General

- Documentar el aumento poblacional en el largo plazo [1975-2013] de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* en la Estación de Biología de Los Tuxtlas (explorando a la fragmentación y defaunación del hábitat como sus posibles factores causales), y sus consecuencias sobre la comunidad arbórea.

Particulares

- Describir los cambios observados en las tasas vitales de *A. mexicanum* en el largo plazo y evaluar su contribución al incremento numérico de la población utilizando Modelos Integrales de Proyección.
- Evaluar los posibles efectos del crecimiento de la población sobre la estructura y la composición de la comunidad arbórea.

3. ANTECEDENTES

3.1 La fragmentación como fuerza modeladora de la dinámica de poblaciones vegetales

3.1.1 Destrucción del hábitat, fragmentación y efectos de borde

La fragmentación del hábitat es un proceso que ocurre en el paisaje como resultado de la simultánea reducción del área boscosa (deforestación), el incremento de la zona de contacto del bosque con ambientes perturbados (borde) y la división de amplias áreas de bosque continuo en fragmentos de diversos tamaño y con diferentes historias de aislamiento (Estrada *et al.*, 1993; Laurance, 2000). Dado su alto potencial económico, a nivel global, los bosques tropicales han sido los ecosistemas más afectados por este proceso (Cincotta *et al.*, 2000), hecho preocupante considerando sus altos niveles de diversidad biológica y funcional (Myers, 1984).

Las consecuencias de la fragmentación, no solo se presentan en los ambientes directamente modificados, sino en los fragmentos remanentes, que representan puntos de alta diversidad biológica inmersos en una matriz de hábitats con una dinámica y composición distintas a las originales (Cordeiro & Howe, 2003). En principio, el borde del bosque aumenta su extensión, lo que genera una serie de cambios microambientales en los fragmentos; se ha documentado que la mayoría de estos cambios ocurren en el primer kilómetro hacia el interior del bosque (Murcia, 1995; Laurance, 2002), sin embargo otros podrían extenderse hasta 5 o 10 kilómetros (Curran *et al.*, 1999; Broadbent *et al.*, 2008), lo cual cobra importancia al referimos a fragmentos de tamaño reducido y forma irregular (Forman & Godron, 1986), especialmente

cuando su propósito principal es conservar la diversidad biológica y funcional, como es el caso de las reservas (Laurance *et al.*, 2012).

Entre los efectos de borde¹ con mayor relevancia para los bosques tropicales, se encuentran los cambios en variables físicas (temperatura, incidencia del viento, humedad, luz), y biológicas (exposición a nuevas especies competidoras y/o depredadoras, alteraciones en las interacciones bióticas) (Kapos, 1989; Camargo & Kapos, 1995; Kapos *et al.*, 1997; Didham & Lawton, 1999; Benítez-Malvido & Lemus-Albor, 2005). Además, existe un mayor acceso humano al interior del bosque, lo que facilita el desarrollo de actividades relacionadas con la extracción de recursos naturales, la cacería y la conversión a sistemas agrícolas, ganaderos y/o asentamientos humanos (Kaimowitz & Angelsen, 1998; Peres, 2001).

Estas alteraciones ambientales pueden tener efectos importantes en la composición, estructura y diversidad de las comunidades vegetales del interior de los bosques (Cagnolo *et al.*, 2006; Barlow *et al.*, 2007). En el caso de las selvas altas perennifolias, la elevación en la incidencia del viento caliente y seco al interior de los fragmentos ha sido descrita como una de las consecuencias con mayores repercusiones para la dinámica del bosque (Laurance *et al.*, 2002), pues incrementa la caída de ramas y árboles de gran porte, y eleva la tasa de formación de claros en el dosel de la selva (Laurance, *et al.*, 1998, 2000, 2006; Didham & Lawton, 1999), propiciando nuevas condiciones de luz, temperatura y humedad para numerosas especies del estrato inferior (*i.e.* del sotobosque) (Simberloff & Abele, 1982; Wilcove *et al.*, 1986; Saunders *et al.*, 1991, Laurance & Curran, 2008; Cayuela *et al.*, 2009).

¹Los efectos de borde ocurren cuando la transición entre dos ecosistemas adyacentes y disímiles se da en un límite o borde abrupto y bien definido (Murcia, 1995).

Estas alteraciones en el hábitat pueden ser determinantes del comportamiento vital de numerosas especies típicas del sotobosque (Chazdon, 1984; Cunningham, 1997; Whitmore 1997; Svenning, 2002 Endress *et al.*, 2004;), esencialmente debido que su tasa de reclutamiento depende fuertemente de los ciclos de regeneración del bosque y/o la formación de claros (Álvarez-Buylla & García-Barrios, 1991; Horvitz & Schemske, 1995).

3.1.2 Efectos de la fragmentación en la demografía de especies vegetales

La fragmentación del hábitat y sus efectos de borde asociados (bióticos y abióticos) pueden provocar cambios en la dinámica poblacional de especies vegetales, influyendo en sus tasas demográficas en dirección positiva o negativa (Ratchcke & Jules, 1993; Laurance & Bierregaard, 1997; Neal *et al.*, 2010; Gagnon *et al.*, 2011) y alterando su dinámica y tamaño poblacional (Wilcove *et al.* 1986; Saunders *et al.* 1991; Hobbs & Yates, 2003). La respuesta de cada especie depende de factores ecológicos y fisiológicos, como su plasticidad fenotípica (Callaway *et al.*, 2003; Valladares *et al.*, 2007; Bruna & Andrade, 2011), su forma de vida (Hobbs & Yates, 2003), su abundancia natural (Davies *et al.*, 2000; Fagan *et al.*, 2002), sus sistemas reproductivos (Young *et al.*, 2000), su habilidad competitiva, su resiliencia ante disturbios en el hábitat (Mooney & Hobbs, 1986), y su relación con los regímenes de disturbio (Ferreira & Laurance 1997, Laurance *et al.* 2000, Rankin de Merona & Hutchins 2001).

Así pues, la alteración de procesos demográficos vegetales como la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad, influyen en parámetros poblacionales como el reclutamiento, la tasa de crecimiento poblacional (Svenning, 2002), la estructura de edades o

tamaños (Harper, 1977), la densidad de individuos (Cordeiro & Howe, 2003) y la estructura espacial (Bleher *et al.*, 2002).

Hipotéticamente, los efectos de la fragmentación sobre la densidad de individuos son negativos para especies de distribución restringida, con bajas densidades, con bajas capacidades reproductivas y requerimientos muy especializados (Didham *et al.*, 1996) y positivos para especies pioneras o heliófilas con mayor tolerancia a la sequía y a mayores temperaturas (Cosson *et al.*, 1999; Gascon *et al.*, 2000; Cochrane & Laurance *et al.*, 2002); sin embargo el conocimiento sobre los mecanismos subyacentes que conducen a una diferenciación entre estos grupos y sus excepciones, aún es rudimentario.

Uno de los efectos de borde más documentados sobre las especies vegetales de bosques tropicales es la elevación en la tasa de mortalidad de árboles del dosel y sub-dosel, debido a la mayor incidencia del viento al interior del fragmento y a la reducción de la humedad del aire (Williams-Linera, 1990; Ferreira & Laurance, 1997; Laurance *et al.*, 1998, 2002; Benítez-Malvido & Martínez-Ramos, 2003; D'Angelo *et al.*, 2004). De acuerdo con el estudio de Laurance *et al.* (2006) en la selva amazónica, los árboles más grandes (>60 cm de DAP) son especialmente vulnerables ante este proceso, muriendo a una tasa tres veces mayor cerca del borde que en el interior del bosque.

En el caso de individuos infantiles, el estudio desarrollado por Benítez-Malvido (1998) en el marco del proyecto experimental “Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque” (BDFF, por sus siglas en inglés) en Manaus, Brasil, encontró una menor densidad de individuos de especies típicas del dosel en fragmentos en comparación con el bosque continuo. Por su parte, Bruna (1999, 2002) mostró

detalladamente que las plántulas de *Heliconia acuminata* (la especie vegetal cuyas respuestas ante los efectos de borde han sido las más documentadas hasta ahora), presentan una supervivencia de 3 a 7 veces menor en fragmentos pequeños y medianos en comparación con el bosque continuo. Un resultado similar se encontró en un análisis comparativo de la densidad de plántulas de *Trillium ovatum* antes y después del aislamiento de fragmentos en bosques templados de Norteamérica, mostrando una relación negativa de la creación de borde y la apertura de claros sobre esta variable (Jules, 1998). Mientras que Nale *et al.* (2010) documentaron un efecto nulo de la fragmentación de los bosques subtropicales de Australia en la supervivencia de los individuos de *Macadamia integrifolia* (un árbol típico del sotobosque).

El crecimiento de plantas ha sido uno de los mecanismos menos explorados en paisajes fragmentados, probablemente debido a que su análisis requiere de datos tomados en periodos largos. El trabajo realizado por Bruna *et al.* (2002) muestra bajo un enfoque experimental de jardín común desarrollado a lo largo de 3 años, un menor crecimiento del tallo y del área foliar para individuos de *H. acuminata* en fragmentos, en comparación con el bosque continuo, hecho atribuido a un aumento de la evapotranspiración, la reducción de la presión de turgencia, y el marchitamiento de sus hojas, provocados por los efectos de borde de los hábitat perturbados. Este mismo patrón fue encontrado en el estudio observacional desarrollado por Gagnon *et al.* (2011) para la misma especie, haciendo una comparación de la tasa media de crecimiento anual en bosques continuos y fragmentos del BDFF, los resultados muestran que en los 10 años de duración del estudio, el crecimiento acumulado fue significativamente menor en hábitats perturbados por efectos de borde, sin embargo, al hacer comparaciones entre años, ningún par mostró

diferencias estadísticamente significativas; el efecto acumulado toma importancia al considerar que *H. acuminata* es una especie cuya fertilidad depende de su tamaño, por lo que los individuos presentes en fragmentos mostraron también a nivel general una menor producción de inflorescencias.

En contraste, algunos estudios han mostrado que los efectos de borde no siempre son perjudiciales para el crecimiento de las plantas, incluso se ha sugerido que el incremento en el nivel de luz puede estimular este parámetro vital (Bruna & Ribeiro, 2005; Bruna & Andrade, 2011), especialmente en el caso de especies maderables (Sizer & Tanner, 1999).

La disminución en el reclutamiento de individuos en hábitats fragmentados ha recibido gran atención, y ha sido señalado por algunos autores como el principal mecanismo controlador de las extinciones locales de especies vegetales (Bond, 1995; Cardoso da Silva & Tabarelli, 2000; Zartman & Shaw 2006). Varios estudios han mostrado que la producción de frutos es menor en fragmentos debido a tasas alteradas de visita de polinizadores, o a la disminución en la transferencia de polen (Jules & Rachcke, 1999; Cardoso da Silva & Tabarelli, 2000; Cunningham, 2000a,b; White *et al.*, 2002, Cuartas, 2002), lo cual podría tener implicaciones de suma importancia para el establecimiento de plántulas en el interior de los bosques remanentes (Bruna, 1999).

Para las especies de la familia Arecaceae, el trabajo de Williams-Linera (1990) desarrollado en el bosque tropical de Panamá encontró que al igual que muchas especies de árboles, las palmas observan altas tasas de mortalidad cerca de los bordes; sin embargo, otros trabajos

sugieren que algunas especies de palmas pueden beneficiarse de los disturbios en el hábitat (Svenning & Balslev, 1998; Schnitzer *et al.*, 2000; Svenning, 2002), convirtiéndose en especies dominantes en los bordes del bosque (Piñero *et al.*, 1986; Williams-Linera 1990b) e incluso en su interior (Scariot, 1999).

Portela *et al.* (2010) estudiaron la demografía de *Astrocaryum aculeatissimum*, *Euterpe edulis* y *Geonoma schottiana* (Arecaceae) en fragmentos de diferentes tamaños (19-3500 ha) de los bosques atlánticos de Brasil; sus resultados sugieren que en los bosques perturbados por la fragmentación, las poblaciones de estas especies son capaces de mantenerse e incluso crecer; sin embargo, pone de relieve que los mecanismos subyacentes son complejos y pueden alterarse en diversas direcciones dependiendo de las historias de vida particulares, así como su repuesta reproductiva.

Por su parte, Souza y Martins (2004) analizaron el efecto de la fragmentación de la reserva de Poco das Antas, Brasil sobre la demografía de *Attalea humulis*; sus resultados muestran una mayor densidad de individuos adultos en fragmentos de tamaño mediano, y que en los fragmentos más pequeños y perturbados existe un alto reclutamiento de individuos, formando alfombras monoespecíficas; sin embargo muestran también que este efecto solo es temporal, pues tiempo después las poblaciones colapsan ante la prevalencia de la vegetación secundaria y la falta de dispersores de semillas (frecuentemente extintos en estos hábitats).

De gran relevancia para este estudio es el trabajo desarrollado por Arroyo-Rodríguez *et al.* (2007), quienes evaluaron el efecto de la fragmentación del hábitat en la escala paisajística de Los Tuxtlas sobre

la densidad de individuos adultos de *Astrocaryum mexicanum*. Este trabajo sugiere que en los fragmentos más pequeños y con formas más irregulares, los individuos presentan densidades bajas en comparación con los fragmentos más grandes y con menores perturbaciones por la apertura de claros en el dosel; este resultado es atribuido esencialmente a las altas tasas de mortalidad encontradas en estos hábitats para los individuos de los estadios más avanzados. Sin embargo, este trabajo deja de lado a los individuos pertenecientes a las etapas más tempranas (0-1.3 m de altura), un aspecto metodológico que puede influir de manera relevante en sus resultados y conclusiones, pues *A. mexicanum* es una especie de lento crecimiento, y pasan alrededor de 40 años para que los individuos alcancen la altura mínima considerada (Piñero *et al.*, 1984). Además, los fragmentos analizados (con excepción de la EBLT) no están protegidos de las altas tasas de cosecha de las hojas, frutos y tallos de la palma que realizan los pobladores de la región, un aspecto que puede afectar significativamente la dinámica poblacional en sentido negativo (Crompton, 2007).

3.1.3 La luz: Un factor limitante para especies vegetales tolerantes a la sombra

A pesar de que muchas especies de plantas del sotobosque son capaces de sobrevivir por tiempos prolongados en condiciones de sombra, la luz ha sido propuesta como un factor limitante de procesos demográficos como el reclutamiento, el crecimiento y la reproducción (e.g. Piñero & Sarukhán, 1982, Svenning, 2002, Endress *et al.*, 2004; Crompton, 2007). Como ya se ha mencionado, en hábitats fragmentados, el incremento de la mortalidad de árboles típicos del dosel debida a alteraciones en variables abióticas, propicia un incremento en la tasa de formación de claros en los bosques remanentes, lo que a su vez tiene repercusiones directas en la luz que

penetra en el estrato inferior de la selva, afectando potencialmente la dinámica de las poblaciones vegetales que en él se encuentran (véanse apartados 3.1.1 y 3.1.2).

Adicionalmente, se ha sugerido que los claros originados como consecuencia de la fragmentación del bosque tienden a observar mayores periodos de residencia que aquellos abiertos por causas naturales, imponiendo una fuente permanente o semi-permanente de perturbación en el estrato inferior de la selva, y alterando en última instancia la estructura y composición del bosque (Cayuela *et al.*, 2009).

Estudios empíricos han mostrado que el aumento de la radiación lumínica influye positivamente en la tasa de reproducción y crecimiento individual de muchas especies vegetales del sotobosque (*e.g.* Chazdon, 1984; Cunningham, 1997; Svenning, 2002; Endress *et al.*, 2004;). Hecho confirmado por el trabajo eco-fisiológico realizado por Chazdon (1986), el cual muestra que la ganancia de carbono de varias especies de palmas del sotobosque, está limitada por la disponibilidad lumínica.

El trabajo de Svenning (2002) desarrollado en la estación científica de Yasuní, Ecuador, muestra de manera integral los mecanismos demográficos subyacentes que se ven afectados por cambios en el microhábitat lumínico para la palma tropical *Geonoma macrostachys*. Sus resultados sugieren que la iluminación de la copa y la fase del bosque (abierto o cerrado) afectan positivamente el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de esta palma tropical en el nivel individual, y que estos efectos (especialmente en el crecimiento y fecundidad) se tradujeron en consecuencias importantes

para la tasa finita de crecimiento de la población (λ), siendo notablemente menor en condiciones de restricción de luz (0.99 vs 1.06).

En el caso de *Astrocaryum mexicanum*, las respuestas individuales en un contexto de apertura de claros en el dosel han sido ampliamente abordadas. El trabajo de Piñero y Sarukhán (1982) muestra que la probabilidad de reproducción aumenta linealmente con la edad de la palma o su tamaño en la vertical del bosque; hecho que sugiere a la luz como un recurso importante en sus ciclos de fructificación. Esta hipótesis es apoyada por Martínez-Ramos (1988b) quien menciona que la tasa de crecimiento individual de las palmas situadas en claros es significativamente mayor que para aquellas ubicadas en sitios cerrados, y que la fecundidad muestra un aumento significativo (ca. +100%) en los sitios de fase abierta.

El estudio de Enríquez (1991) mostró resultados similares al evaluar detalladamente la respuesta de los parámetros vitales de *A. mexicanum* ante la apertura de claros en el dosel en un área de 2 ha en la EBLT, encontrando un efecto positivo de la radiación lumínica en la supervivencia, crecimiento y fecundidad de las palmas. Con respecto a este último parámetro, observó que bajo doseles cerrados existe una alta abundancia de palmas no reproductivas, mientras que bajo doseles abiertos hay una gran cantidad de individuos que producen más de dos inflorescencias. Este trabajo mostró también un patrón espacial agregado en las poblaciones de individuos juveniles y adultos y sugiere que esto puede ocurrir como consecuencia de efectos demográficos relacionados con la formación de claros en el dosel, debido a la concordancia existente entre la escala máxima de agregación y el tamaño de los claros.

Se ha observado también que la radiación lumínica en las poblaciones de *A. mexicanum* afecta positivamente la tasas de reclutamiento de palmas juveniles a categorías de adultos (individuos con tallo). En este sentido, es probable que la mayor disponibilidad de recursos lumínicos en ambientes perturbados, permita una mayor acumulación de reservas, lo que se reflejaría en una mayor supervivencia en la siguiente etapa de su desarrollo (Enríquez, 1991).

Se ha propuesto que con altas tasas de apertura de claros de gran tamaño, en el largo plazo podría presentarse una disminución en la población, debido a una alta mortalidad de individuos adultos (Martínez-Ramos *et al.*, 1988a, b). Sin embargo, este escenario podría modificarse si la tasa de apertura de claros es alta pero de corta duración, incrementándose así la población de palmas adultas (Enríquez, 1991).

3.1.4 Los Tuxtlas: Un paisaje deforestado y fragmentado

La selva de Los Tuxtlas, en el sureste mexicano, constituye el bosque tropical húmedo más norteño del continente americano; dada su posición geográfica y la amplitud de su gradiente altitudinal, posee una gran cantidad de condiciones microclimáticas y de suelo que favorecen su diversidad de hábitats y especies (Dirzo & Miranda, 1991; véase apartado 4.1.1). Actualmente representa uno de los últimos relictos de bosque tropical húmedo de la costa del Golfo de México (Guevara *et al.*, 2004), sin embargo, actividades económicas primarias, principalmente la agricultura y ganadería, y el establecimiento de centros humanos de población han reducido dramáticamente su extensión (Durand & Ruiz, 2009, véase Fig. 3a).

El paisaje de esta región, que en el pasado estaba dominado por una selva alta perennifolia, ha cambiado rápidamente en las últimas décadas (Mendoza & Dirzo, 2009); la apertura de campos agrícolas bajo el sistema de roza-tumba-quema y su posterior abandono o conversión en potreros o asentamientos humanos, ha dado lugar al actual mosaico de ambientes heterogéneos, dominado por pastizales dedicados a la ganadería bovina y zonas de cultivo de maíz, naranja, frijol y tabaco (Paré *et al.*, 1992).

Uno de los estudios más representativos de este fenómeno en la escala regional ha sido el realizado por Dirzo y García (1992), quienes evaluaron las tasas de pérdida de cobertura vegetal en dos periodos de tiempo (1967-1976 y 1976-1986), mostrando que durante los 20 años que comprendió el estudio, la cobertura disminuyó un 56%, trayendo consigo una notable fragmentación de la selva remanente; estudios recientes reportan que el 95% de la cobertura original del bosque ha desaparecido (Castillo-Campos & Laborde, 2004; Guevara *et al.*, 2004). Por su parte, Mendoza *et al.* (2005) encontraron que la mayor parte de fragmentos son de tamaño pequeño y en conjunto mantienen una baja proporción del bosque remanente; el fragmento más grande de la región es el que protege el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México en la Estación de Biología de los Tuxtlas (EBLT), que originalmente albergaba una extensión de 640 ha.

A pesar de que la EBLT se encuentra en la zona núcleo de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, está rodeada por centros de población con los que existe una interacción activa. Las comunidades más cercanas a la EBLT son los ejidos de Laguna Escondida y Balzapote con 94 y 525 habitantes respectivamente (INEGI, 2010),

quienes ocupan formalmente las tierras desde la década de 1960, época en la que el área fue abierta a la colonización agrícola en el marco de la Reforma Agraria (Paré, 2000; Durand & Lazos, 2004). Como fue advertido por Dirzo y García (1992), hoy en día, este fragmento de tamaño mediano se encuentra aislado de otros fragmentos y rodeado por áreas de intenso impacto humano (campos agrícolas, pastizales y vías de comunicación), que alteran en gran medida su dinámica natural (véase Fig. 3b). Debido a inconsistencias en su delimitación, la EBLT ha sido partícipe de conflictos por la tenencia de la tierra con los ejidos aledaños, lo que ha puesto en peligro su integridad, enfrentado un proceso de reducción del área selvática, y de usufructo de la tierra por las comunidades circundantes (Durand & Ruiz, 2009). Este proceso ha reducido el área dedicada a la investigación y docencia de la EBLT a un fragmento de 440 ha aproximadamente, con mayor exposición a los efectos de borde.

3.2 La defaunación contemporánea y sus efectos en poblaciones vegetales

3.2.1 La importancia ecológica de los mamíferos herbívoros en los bosques tropicales y la defaunación contemporánea

Los mamíferos herbívoros juegan un papel fundamental en la constitución de los bosques tropicales, especialmente a través de su influencia en los procesos relacionados con el reclutamiento de especies vegetales (Vaughan, 1988). Los folívoros se alimentan de plántulas y reducen su área foliar (Wright, 2003; Rafferty & Lamont, 2007), mientras que los frugívoros y granívoros depredan y/o dispersan sus semillas y sientan las bases de las primeras etapas del desarrollo de muchas especies vegetales (Paine & Beck, 2007). Su interacción con un gran número de especies de plantas, ya sea depredándolas, propiciando condiciones para que otros animales las

depreden, pisoteándolas o dispersando sus semillas, tiene profunda influencia en procesos comunitarios y ecosistémicos, como la productividad primaria y la regeneración de las selvas (Fragoso, 1997; Wright *et al.*, 2000, 2003; Silvius & Fragoso, 2002; Weisberg & Bugmann, 2003; Dirzo *et al.*, 2007; Muller-Landau, 2007; Stoner *et al.*, 2007).

Un dato alarmante es que de todos los mamíferos terrestres para los que se tiene suficiente información, el 25% de las especies a nivel global se encuentra en peligro de extinción y una de cada dos poblaciones se encuentra en declive (Schipper *et al.*, 2008). Lamentablemente, los bosques tropicales representan el ecosistema más amenazado por este proceso (Racey & Entwistle, 2003; Groom *et al.*, 2006).

Sin duda alguna, la fuerte presión humana durante las últimas décadas sobre los mamíferos terrestres en la mayor parte de bosques tropicales del mundo ha conducido a la disminución de sus poblaciones, llevándolas en algunos casos hasta la extinción local (Dirzo & Miranda, 1990; Redford, 1992; Robinson & Bennet, 2000, Ceballos & Ehrlich, 2002). El análisis de este proceso, denominado defaunación contemporánea², puede aproximarse con base en la fuente que lo propicia; así la defaunación directa es el término utilizado para referirse a la disminución y/o desaparición de mamíferos debida a la cacería (Bodmer, 1995), mientras que la defaunación indirecta, se refiere a la ocasionada por el deterioro y/o la destrucción del hábitat debido a la deforestación y/o fragmentación (Redford, 1992). El destino de las poblaciones de mamíferos herbívoros a través de la actividad cinegética es sencillo de inferir; sin embargo, los móviles de

² La defaunación es definida como la disminución en la abundancia y ocurrencia de animales en una comunidad, afectando desproporcionadamente a especies de gran tamaño (Galleti & Dirzo, 2013)

la defaunación indirecta observan una dinámica más compleja: la destrucción del bosque reduce el hábitat potencial de los individuos, mientras que la fragmentación expone a los animales que ocupan los bosques remanentes a efectos de borde con consecuencias en su distribución y merma la recolonización de hábitats aislados (Peres, 2001; Galetti, 2006) .

Diversos estudios han sugerido que la defaunación no afecta negativamente a todas las especies de mamíferos, sino particularmente a las de tamaño corporal mediano y grande (Mendoza & Dirzo, 2007; Peres & Palacios, 2007; Kurten, 2013). Los roedores de tamaño pequeño, por el contrario, tienden a aumentar sus poblaciones, pues son especies poco valoradas en la actividad cinegética, observan requerimientos reducidos de hábitat y frecuentemente quedan libres de sus depredadores naturales (Chinchilla, 2009). Bajo este escenario, es esperable que las especies vegetales de semillas grandes, cuya dispersión está basada principalmente en mamíferos medianos y grandes (Hoch & Adler, 1997; Pérez & Baidier, 1997; Asquith *et al.*, 1999; Brewer & Rejmanek, 1999; Charles-Dominique *et al.*, 2003), observen una reducción de su tasa de depredación y dispersión, y un efecto contrario en el caso de especies de semillas pequeñas (Galletti, 2006), con profundas implicaciones en su dinámica poblacional (Silva y Tabarelli, 2001).

En el nivel de la comunidad vegetal, las consecuencias de la defaunación no son menores; se ha mostrado que en el corto plazo, el incremento de la densidad y la tasa de supervivencia de plántulas y juveniles de especies beneficiadas por la relajación de las interacciones planta-animal (Conell, 1970; Dirzo & Miranda, 1991; Terborgh & Wright, 1994; Dirzo, 2000; Roldán & Simonetti, 2001; Wyatt &

Silman, 2004; Mendoza, 2005; Beckman & Muller-Landau 2007), propicia la reducción de la riqueza y diversidad del bosque a través de un proceso de competencia ocasionado por el aumento de la dominancia de especies particulares (Dirzo & Miranza, 1991; Martínez-Ramos, 1991).

Sin bien es claro que una modificación de la comunidad de mamíferos tiene efectos profundos sobre las poblaciones y comunidades vegetales (Dirzo & Miranda, 1991; Wright *et al.*, 1994; Terborgh *et al.*, 2006), la magnitud y dirección de éstos parecen depender de las condiciones particulares de cada sitio y de la biota involucrada en el proceso (Martínez-Ramos, 1991; Asquith *et al.*, 1997; Roldán & Simonetti, 2000).

3.2.2 Efectos de la defaunación en la demografía de plantas

Considerando la función que desempeñan y su influencia en la estructura, composición y dinámica de poblaciones y comunidades vegetales, la desaparición de los mamíferos herbívoros puede, potencialmente, afectar la distribución espacio-temporal y la demografía de muchas especies de plantas de los bosques tropicales en sentido positivo o negativo (Dirzo & Miranda, 1990; Terborgh, 1992; Wright *et al.*, 2000, 2003; Beck, 2006; Dirzo *et al.*, 2007; Muller-Landau, 2007; Stoner *et al.*, 2007; Kurten, 2013).

En consecuencia, procesos demográficos como el reclutamiento, la supervivencia, y la densidad de estadios vegetales tempranos (plántulas y juveniles) son susceptibles a verse modificados en bosques defaunados. Sin embargo, la literatura sobre los efectos demográficos a partir de la atenuación o desaparición de interacciones planta-animal muestra resultados muy variables; por ejemplo, mientras

que el trabajo de Dirzo y Miranda (1991) muestra un efecto positivo de la defaunación sobre la densidad de plántulas, otros trabajos muestran un efecto nulo (Wright *et al.*, 2007), o incluso negativo (Roldán & Simonetti, 2000) sobre éstas. Así pues, se ha sugerido que las respuestas de las poblaciones de especies vegetales dependen en gran medida de sus rasgos funcionales (en especial el tamaño de sus semillas), la fauna presente en el hábitat, y su dinámica y capacidad para reemplazar las funciones de los hervíboros extirpados (Martínez-Ramos, 1991; Asquith *et al.*, 1997; Roldán & Simonetti, 2000).

En este sentido, la disminución simultánea de la depredación de semillas y del ramoneo y pisoteo de plántulas, representan vías que podrían tener un efecto sobre su densidad y tasa de supervivencia, contribuyendo positivamente al reclutamiento y al crecimiento poblacional. Sin embargo, estos beneficios podrían atenuarse bajo la existencia de una mortalidad dependiente de la densidad, la disponibilidad de sitios favorables para el reclutamiento y la competencia intraespecífica, factores que podrían determinar el efecto neto de la defaunación sobre la tasa de reclutamiento en hábitats defaunados (Beck *et al.*, 2013).

En el caso de las palmas de diásporas grandes, los resultados muestran un patrón consistente que beneficia su reclutamiento y la supervivencia de plántulas e individuos juveniles en diversas regiones neotropicales (Wright *et al.*, 2000; Silman *et al.*, 2003, Stoner, 2007). Este aspecto cobra importancia al considerar que en las selvas húmedas del Neotrópico, las palmas son un elemento estructural dominante de la comunidad vegetal (Henderson, 1995), y alteraciones en su demografía podrían tener repercusiones importantes en la diversidad de los bosques remanentes (Borchsenius, 1997).

El trabajo de Wright *et al.* (2000) evaluó el efecto de la defaunación en la depredación de semillas y reclutamiento de plántulas de las palmas *Astrocaryum standleyanum* (una especie con semillas grandes) y *Attalea butyraceae* (una especie con semillas pequeñas) en Panamá central; en el caso de la primer especie, el reclutamiento *per cápita* incrementó significativamente con la intensidad de defaunación directa (169%) pero esto no sucedió con *A. butyraceae*.

Por su parte, Silman *et al.* (2003), evaluaron en la Estación de Biología de Cocha Cashu, Perú, el efecto de la extinción local del pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) sobre el reclutamiento de plántulas de la palma tropical *Astrocaryum murumuru*; sus resultados muestran que en el largo plazo, la ausencia de este herbívoro, un incremento del 70% en la densidad de plántulas, y una alteración significativa de su distribución espacial. Una vez que los pecaríes fueron reintroducidos en el área de estudio, el reclutamiento de plántulas y su patrón espacial regresaron a sus niveles originales. Wyatt y Silman (2004) mostraron que este herbívoro tiene profundos impactos en la dispersión de *A. murumuru*, pues en su ausencia el número de semillas debajo de sus padres se incrementó en 6000%.

Galetti *et al.* (2006) evaluaron los efectos simultáneos de la reducción del hábitat y la defaunación sobre el reclutamiento en las poblaciones de *Astrocaryum aculeatissimum* en el bosque atlántico de Brasil, mostrando un efecto positivo de ambos factores sobre la densidad de plántulas; sin embargo, en áreas muy pequeñas (<1000 ha) con niveles de defaunación alto, el reclutamiento de plántulas colapsó, deteniéndose la regeneración natural de la población. En este sentido, Donatti (2004) sugiere que el incremento de poblaciones de mamíferos pequeños como las ardillas y los ratones, como consecuencia de la

defaunación diferencial, no compensa la remoción de semillas de *A. aculeatissimim* que llevan a cabo los mamíferos medianos y grandes, debido a que éstos exhiben bajas tasas de remoción de semillas y cortas distancias de dispersión para esta especie.

Brocardo *et al.* (2013) desarrollaron experimentos de exclusión de mamíferos en São Paulo, Brasil, con el objetivo de analizar la respuesta de la regeneración del bosque ante la pérdida de mamíferos medianos y grandes. Sus resultados no detectaron cambios en la composición del bosque en las parcelas estudiadas durante 36 meses; sin embargo, es probable que la historia de defaunación en el largo plazo y la composición actual de la comunidad de mamíferos en el sitio de estudio puedan explicar la falta de cambios en el ensamblaje de plántulas en los sitios con tratamiento de exclusión.

3.2.3 El paisaje defaunado de Los Tuxtlas

La reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, representa uno de los ecosistemas mexicanos más alterados por perturbaciones antrópicas (véase apartado 3.1.4). Estas alteraciones, han afectado directa e indirectamente las poblaciones de mamíferos herbívoros de su interior; el trabajo desarrollado por Dirzo y Miranda (1991) en la EBLT llegó a la conclusión de que la mayor parte de sus mamíferos de talla mediana y grande habían desaparecido.

El cambio en la densidad de estos mamíferos, y en la mayoría de los casos su extinción local, han tenido consecuencias importantes sobre la comunidad vegetal del bosque de la EBLT. El estudio de Dirzo y Miranda (1991) comparó la comunidad de plántulas en Los Tuxtlas, Veracruz y Montes Azules, Chiapas, dos bosques tropicales húmedos con una composición vegetal similar, pero con un estado de conservación

contrastante. Este trabajo encontró que en Los Tuxtlas existen densos tapetes de plántulas de unas pocas especies, siendo su densidad 2.33 veces mayor que la de Montes Azules y su diversidad *ca.* 3.5 veces menor. Además, mostró que en la selva de Chiapas, el 29% de las plántulas presentaban algún daño por mamíferos herbívoros, mientras que las plántulas de Los Tuxtlas no mostraban ningún indicio de daño por estos organismos.

En particular, la defaunación directa (*sensu* Galleti & Dirzo, 2013) ha fungido como una presión muy importante para las poblaciones de mamíferos terrestres en la región de Los Tuxtlas. El trabajo de Morales-Mávila y Villa-Cañedo (1998) documenta que la actividad cinegética es común entre los habitantes de la región, existiendo un comercio clandestino de sus productos en comercios particulares y en restaurantes. En la fecha en que se realizó el estudio, el temazate (*Mazama americana*), el tepezcuintle (*Agouti paca*), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y el venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) fungían como los animales más apreciados para la caza,; aunque según la percepción de los pobladores, sus poblaciones ya se encontraban en declive. Ocasionalmente también cazaban monos, seretes y martuchas para alimentarse durante las jornadas cinegéticas. Los depredadores de niveles más altos como el jaguar parecían estar ya extintos para esta fecha (Coates & Estrada 1986).

El trabajo pionero sobre la presencia de mamíferos terrestres en la EBLT fue desarrollado por Coates & Estrada (1986), quienes reportaron 31 especies de mamíferos terrestres en la EBLT; sin embargo, un trabajo reciente reporta apenas la presencia de la mitad de estas especies, cuyas poblaciones muy probablemente también se encuentran en proceso de reducción (Flores *et al.*, 2014).

Actualmente, la actividad cinegética y la extracción de especies de flora y fauna siguen realizándose clandestinamente en el interior de la EBLT lo que ha llevado a la extinción local de muchas especies y ha puesto en peligro la permanencia de otras (Flores *et al.*, 2014).

Flores *et al.* (2014) reportan que en la EBLT aún existen cuatro especies de mamíferos que se alimentan de frutos y semillas (*Dasyprocta mexicana*, *Cuniculus paca*, *Pecari tajacu* y *Scirus deppei*), las cuales podrían fungir como reguladores de las densidades de plántulas debajo de sus progenitores, sin embargo, sus densidades han disminuido notablemente (Dirzo & Miranda, 1991).

3.3 El programa de investigación sobre la ecología de *Astrocaryum mexicanum*

El programa de investigación sobre la biología y ecología de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* (para una descripción de la especie véase apartado 4.2) en Los Tuxtlas, Veracruz, inició en el año 1975, siendo en la actualidad probablemente la especie vegetal más estudiada en México, con trabajos sobre su demografía (Sarukhán, 1978; Piñero *et al.*, 1984; Martínez-Ramos *et al.*, 1988b), el efecto de sus depredadores (Rodríguez-Velázquez, 1994), su biología floral, su dinámica foliar, la eficiencia fotosintética de sus hojas, su dinámica en claros (Martínez-Ramos, 1985; Martínez-Ramos *et al.*, 1988a,b; Martínez-Ramos *et al.*, 1989), su estructura genética (Eguiarte *et al.*, 1992, 1993) e incluso los efectos de la fragmentación sobre su abundancia (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007).

3.3.1 La demografía histórica de la palma

El trabajo de Piñero *et al.* (1984) estudió la dinámica poblacional de *Astrocaryum mexicanum* en la EBLT haciendo uso de modelos matriciales de proyección poblacional (matrices de Lefkovitch; Fig. 1) y análisis prospectivos de sensibilidad para el periodo 1975-1981; los datos fueron obtenidos en 6 sitios de observación permanente, cada uno con dimensiones de 20×30m (600m²), y sin perturbaciones aparentes por la caída de árboles (para más detalles véase apartado 4.1.2).

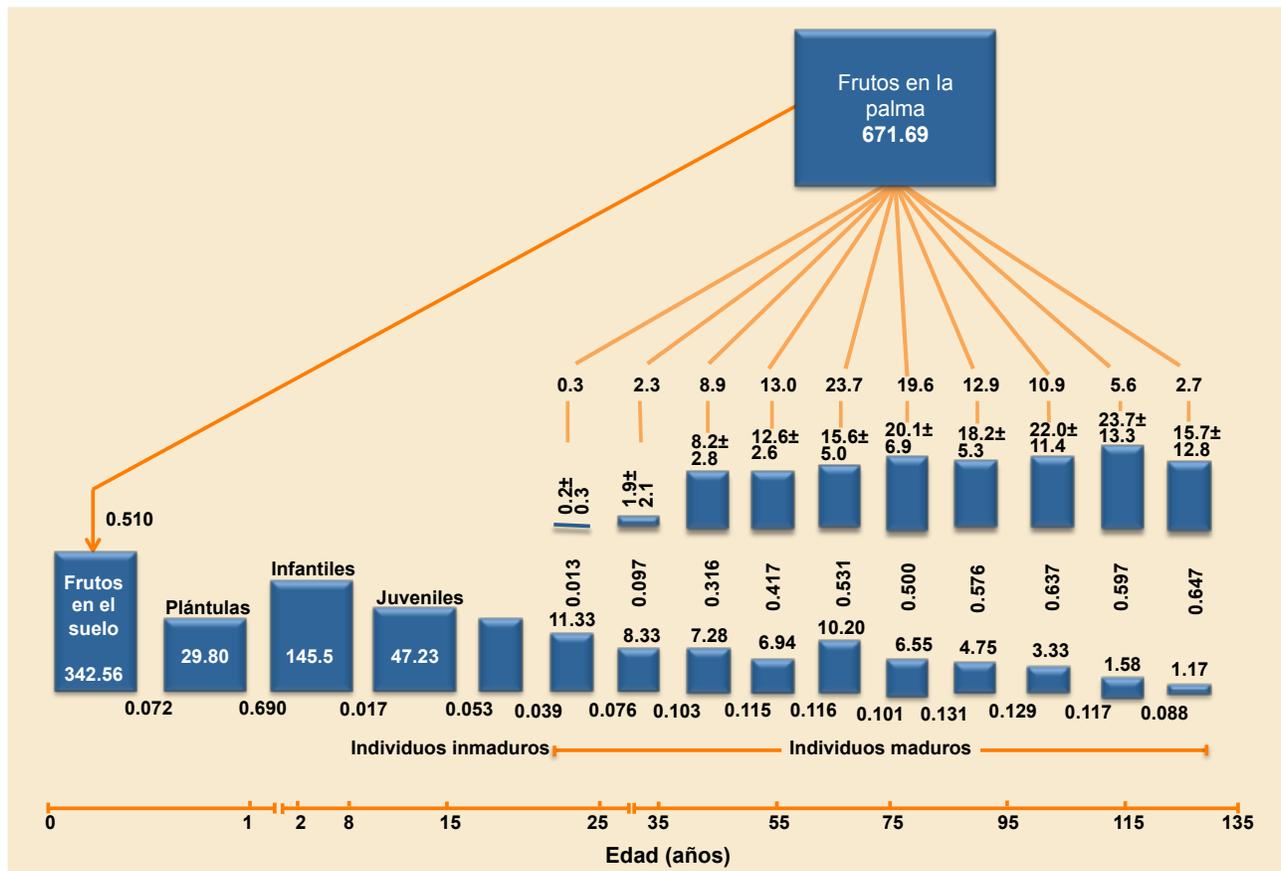


Figura 1.0 Modelo poblacional de flujo construido para un promedio de los 6 sitios de observación permanente en la EBLT. La altura de las cajas representa la densidad de los individuos (en escala logarítmica). Los números entre las cajas representa la probabilidad anual de transición entre estadios. Para las etapas de individuos maduros, se muestra la probabilidad de reproducción, la fecundidad individual promedio (± 1 DE) y la contribución porcentual a la producción de frutos anual. La edad fue estimada a partir de las tasas de crecimiento obtenidas al medir la altura del tallo de cada una de las palmas en 1975 y 1981. **Fuente: Piñero *et al.*, 1984**

Este mismo trabajo, indica que el patrón de supervivencia a lo largo del ciclo de vida de la palma, observó las tasas de mortalidad más altas en las categorías más tempranas (0.92 para los frutos y 0.31 para las plántulas) debido a la actividad depredadora de mamíferos herbívoros, y las más bajas en los estadios más avanzados (0-0.03) en las cuales son debidas principalmente a la caída de árboles de gran porte sobre las palmas (para una descripción detallada sobre las categorías demográficas empleadas, véase Fig. 5). Una vez establecidas, las palmas observaron bajas tasas de transición durante los estadios tempranos (1.7-7.6% cada año) y valores más altos entre las categorías más avanzadas (8.8-13.1% cada año). Por su parte, la tasa de fecundidad individual mostró un incremento en relación con la altura de la palma, y en las etapas más avanzadas ésta se mantuvo constante (*ca.* 25 frutos · palma⁻¹ año⁻¹).

Al proyectar las matrices de transición construidas para cada uno de los sitios hasta alcanzar la estabilidad (*i.e.* 256 años), los autovalores resultantes (*i.e.* las tasas asintóticas de crecimiento poblacional, λ), indicaron que las 6 poblaciones estudiadas observaron un equilibrio demográfico ($\lambda \approx 1$) (Piñero *et al.*, 1986) y el mismo comportamiento fue reportado cuando se incluyeron en el análisis todos los sitios en el análisis ($\lambda = 1.004$). Bajo este escenario, se esperaría como máximo un crecimiento acumulado de 16% en 39 años.

Los análisis de sensibilidad reportaron que los cambios proporcionales en la supervivencia y crecimiento de los individuos (particularmente en las transiciones frutos-infantiles, infantiles-juveniles y juveniles-inmaduros) tienen un mayor efecto sobre λ en comparación con los valores de fecundidad; la probabilidad de permanencia en una categoría demográfica (*stasis*) observó valores de

sensibilidad similares a lo largo de su ciclo de vida, pero un poco más elevada en la categoría de individuos inmaduros. Silvertown *et al.* (1993) reportaron patrones similares al analizar la elasticidad de especies herbáceas iteróparas y leñosas. Este análisis da cuenta de la importancia desproporcionada de las tasas de reclutamiento y de la supervivencia durante las etapas pre-reproductivas para el crecimiento poblacional de *A. mexicanum*.

3.3.2 *Astrocaryum mexicanum* como estructurador de la comunidad vegetal

En ecosistemas tan ricos y diversos como los bosques tropicales húmedos, las especies leñosas suelen observar una densidad relativamente baja, una contribución de biomasa relativamente pequeña a su comunidad y una distribución espacial aislada (Hubell & Foster, 1986; Sarukhán, 1986). Sin embargo, en ciertos bosques, donde esta situación es cierta para las especies arbóreas, otras especies que no se consideran árboles por su forma de crecimiento y por no ser leñosas, pueden llegar a ser muy abundantes y jugar un papel jerárquicamente dominante en la estructura y composición de las comunidades vegetales (Hubell & Foster, 1986). Este es el caso de *A. mexicanum* en la EBLT (Sarukhán, 1986; Piñero *et al.*, 1986).

La influencia de especies dominantes típicas del sotobosque sobre otras especies puede ejercerse a través de la alteración de su microhábitat, es decir en las condiciones ambientales del estrato inferior de la selva que permiten el reclutamiento y desarrollo temprano de todas las especies de la comunidad vegetal (Dyer, 1991). En este sentido, la modificación del régimen de luz en el suelo juega un papel muy importante en la regeneración natural de muchas especies arbóreas (véase apartado 3.1.3). A pesar de que la cobertura de la vegetación del sotobosque de una selva húmeda no es el único

factor determinante del ambiente lumínico en el suelo, su intercepción puede influir de manera importante (Dyer, 1991).

En este sentido, el hecho de que las poblaciones de especies dominantes se mantengan cerca del equilibrio demográfico es muy importante para mantener su coexistencia con otras especies de menor abundancia, pues de otra manera podrían suscitarse interacciones antagónicas entre ellas, con profundos efectos sobre la diversidad biológica. Siguiendo la lógica de la teoría clásica de la competencia por recursos, en un escenario en el que las especies dominantes observan nichos superpuestos a los de otras especies, las interacciones interespecíficas pueden conducir a la exclusión de las especies raras, disminuyendo la diversidad de especies (Chesson & Case, 1986). En esta dirección, se ha propuesto que las especies dominantes suelen formar densas capas de follaje, limitando los recursos lumínicos de los individuos y especies que se encuentran bajo sus copas. Tal es el caso del helecho dominante *Cibotium glaucum* en los bosques de Hawaii (Burton & Mueller-Dombois, 1984).

Por su alta posición jerárquica, en términos de dominancia (Piñero *et al.*, 1977; Pompa *et al.*, 1988), *Astrocaryum mexicanum* ha sido señalado como un elemento estructurador de la comunidad vegetal en el bosque protegido por la EBLT (Sarukhán *et al.*, 1985; Sarukhán, 1986; Piñero *et al.*, 1986; Dyer, 1990). Dada su reducida altura (máx. 6.5 m), y su elevado cociente perímetro/superficie por la forma de sus hojas, el follaje de la fronda de un individuo de *A. mexicanum*, con una altura superior a 1m, reduce la intensidad de toda la luz directa que pasa a través de ella, influyendo de manera importante en el régimen lumínico al nivel del suelo (Dyer, 1991). Estudios previos han estimado que la cobertura de su copa alcanza valores de hasta 45% del total de la comunidad, observando una

profunda influencia en la determinación de micro-hábitats para el desarrollo de otras especies de la comunidad vegetal (Piñero *et al.*, 1977; Sarukhán *et al.*, 1985; Enríquez, 1991).

El estudio de Piñero *et al.* (1986), desarrollado en un área de 5-ha, documentó una relación negativa entre la abundancia de árboles jóvenes de especies del dosel y la abundancia de individuos maduros de *A. mexicanum*, indicando que el crecimiento de la población de las palmas limita la regeneración de especies del dosel. Esta influencia de *A. mexicanum* sobre la comunidad arbórea se comprueba por el hecho de que en ciertas áreas donde *A. mexicanum* no es abundante, otras especies de tamaño similar elevan su importancia relativa (en términos de número de individuos, área basal y cobertura de las copas) (Piñero *et al.*, 1977).

De manera más detallada, Dyer (1991) encontró que el aumento de la densidad de palmas de *A. mexicanum* en ambientes con altas tasas de incidencia lumínica, propicia la formación de una especie de dosel cerrado que limita la regeneración de otras poblaciones vegetales del bosque, incluyendo a las especies demandantes de luz (*i.e.* pioneras), las cuales hipotéticamente deberían maximizar sus densidades bajo estas condiciones (Brokaw, 1985; Piñero *et al.*, 1986).

Bajo estas premisas, si cambios importantes en la población de *A. mexicanum* se hubiesen generado en el largo plazo, sería esperable que se observaran consecuencias importantes en las propiedades de la comunidad arbórea, particularmente en el estrato inferior del bosque.

3.4 Modelo conceptual

Como ya se ha discutido, en el contexto actual de desarrollo económico, las presiones de actividades antrópicas pueden tener consecuencias importantes en la dinámica de los bosques remanentes, incluso cuando éstos están ubicados en áreas protegidas, vía la alteración de variables bióticas y abióticas en su interior. Este trabajo se enfoca principalmente en analizar los efectos de estas presiones en los parámetros vitales de un elemento de gran importancia para la estructura del bosque protegido por la EBLT (*Astrocaryum mexicanum*), pero explora también las consecuencias de alteraciones de su dinámica poblacional sobre propiedades de otros niveles de organización, como la comunidad arbórea.

Así pues, bajo una aproximación de efectos en cascada, la fragmentación y destrucción del hábitat promueven la alteración de variables abióticas en el interior de los bosques remanentes, para el caso de los bosques tropicales húmedos resulta de gran importancia la elevación de la incidencia del viento y la temperatura al interior de los fragmentos, lo que propicia una elevación en la tasa de formación de claros en el dosel. Las plantas del sotobosque de la selva (tolerantes a la sombra) reciben una oferta mucha más amplia de recursos lumínicos, que pueden alterar de manera importante sus parámetros vitales en el nivel individual como resultado de una respuesta fisiológica.

Por otro lado, la defaunación contemporánea (directa e indirecta) disminuye la densidad de mamíferos terrestres de mediano y gran tamaño, lo que potencialmente alteraría las interacciones que éstos mantienen con sus organismos presa, elevando su supervivencia y el reclutamiento durante los primeros estadios de su ciclo de vida

(especialmente en el caso de especies con semillas grandes). Estas alteraciones en la supervivencia, crecimiento y/o fecundidad de las especies vegetales en el nivel individual, pueden traducirse en cambios importantes en la dinámica de su población, produciendo cambios en la tasa de crecimiento poblacional. Cuando los elementos del bosque tienen una participación desproporcionada en su constitución, los cambios en sus poblaciones pueden influir en cambios en las propiedades de la comunidad (diversidad, composición, estructura).

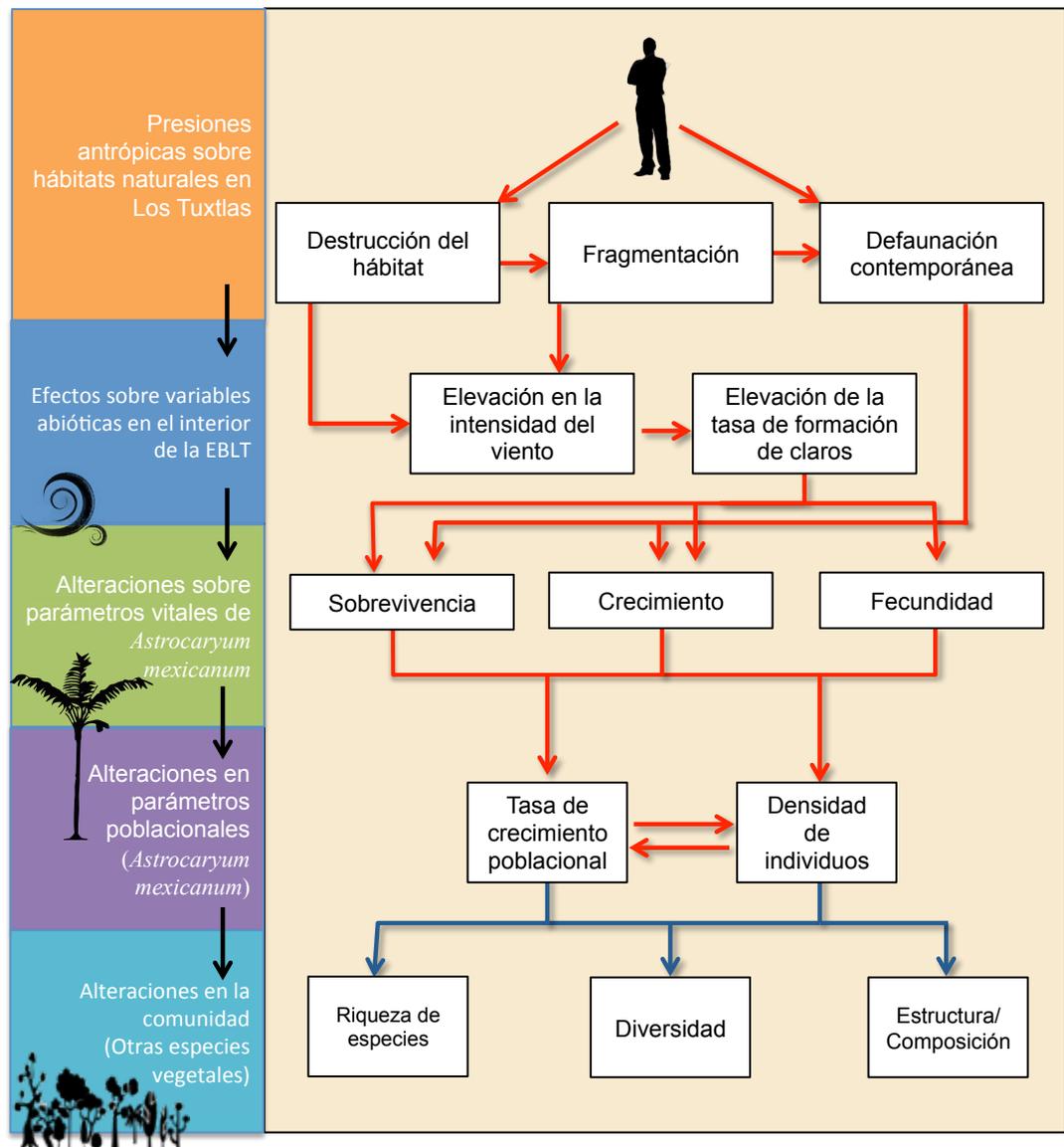


Figura 2. Modelo conceptual hipotético sobre los efectos en cascada a través de diferentes niveles de organización originados por impactos antrópicos en la región de Los Tuxtlas, Ver. Las flechas rojas indican impactos positivos, mientras que las azules indican impactos negativos.

3.5 Los modelos poblacionales como una herramienta para la comprensión de la dinámica de especies vegetales en hábitats perturbados

Los modelos poblacionales han probado su utilidad hacia la comprensión de las causas selectivas que determinan los cambios numéricos a lo largo del ciclo de vida de los organismos (vía la alteración de sus tasas vitales), así como las repercusiones en la constitución de sus poblaciones (Silvertown, 1987; Stearns, 1992; Durán & Franco, 1992; Caswell 2001; Adler *et al.*, 2010).

Desde la introducción de las matrices de Leslie (Leslie, 1945) y las matrices de Lefkovitch (Lefkovitch, 1965), los modelos matriciales de proyección (PPMs, por sus siglas en inglés) se convirtieron en la herramienta dominante en el modelaje poblacional en un intervalo de tiempo discreto, pues son sencillos de construir y proveen información útil desde el punto de vista biológico (Crone *et al.*, 2011). Estos modelos combinan las tasas vitales (sobrevivencia, crecimiento y reproducción) en medidas integradas de la dinámica de la población; sin embargo, enfrentan limitantes metodológicas que pueden tener profundas implicaciones en los resultados obtenidos y en sus interpretaciones (Enright *et al.*, 1995, Ramula & Lehtilä 2005). La principal estriba en la necesidad de dividir el ciclo de vida de los organismos en categorías discretas (Caswell, 2001), proceso que pocas veces describe de manera natural el ciclo de vida de los individuos y que ignora la variabilidad entre los individuos en cada estadio, pues las entradas de la matriz son calculadas simplemente como proporciones de los datos observados en campo, de manera que individuos con características completamente distintas son tratados como si fueran idénticos (Easterling *et al.*, 2000; Salguero-Gómez & Plotkin, 2010).

Una propuesta más reciente en el desarrollo del modelaje poblacional han sido los modelos integrales de proyección (IPMs, por sus siglas en inglés), estos modelos han ganado gran popularidad a lo largo de la última década, incluyendo una gran variedad de aplicaciones (e.g. Rees *et al.*, 2004; Ozgul *et al.*, 2010; Coulson *et al.*, 2011; Jongejans *et al.*, 2011; Miller *et al.*, 2012). La principal ventaja de los IPMs es que eliminan la necesidad de discretizar el ciclo de vida de los organismos, pues la variable utilizada para estructurar a la población (e.g. tamaño, peso, DAP, etc.) es evaluada en forma continua, lo cual aporta mayor realismo al modelaje poblacional (Easterling *et al.*, 2000; Ellner & Rees, 2006). Por otra parte, los IPMs mantienen la maquinaria analítica del álgebra matricial empleada en los PPMs, por lo que pueden obtenerse cálculos poblacionales como la tasa de crecimiento poblacional, el valor reproductivo, la sensibilidad, elasticidad, estructura de edades, etc. (Easterling *et al.*, 2000; Ellner & Rees, 2006).

En el caso de especies de larga vida, la variación del crecimiento individual es un factor que puede influir fuertemente en la dinámica y ritmo de crecimiento poblacional (Pfister & Stevens, 2003; Wisdom, Mill & Doak, 2000; Zuidema & Franco, 2001; Zuidema *et al.*, 2009); en este sentido los IPMs han demostrado tener un gran potencial, pues incorporan de manera explícita la variación en las tasas vitales de los individuos y permiten transiciones a cualquier otro tamaño, sin embargo hasta ahora han sido muy poco usados para este grupo de especies (Metcalf *et al.*, 2009).

4. MÉTODOS

4.1 Zona de estudio

4.1.1 La reserva de la Biósfera y la Estación de Biología de Los Tuxtlas (EBLT)

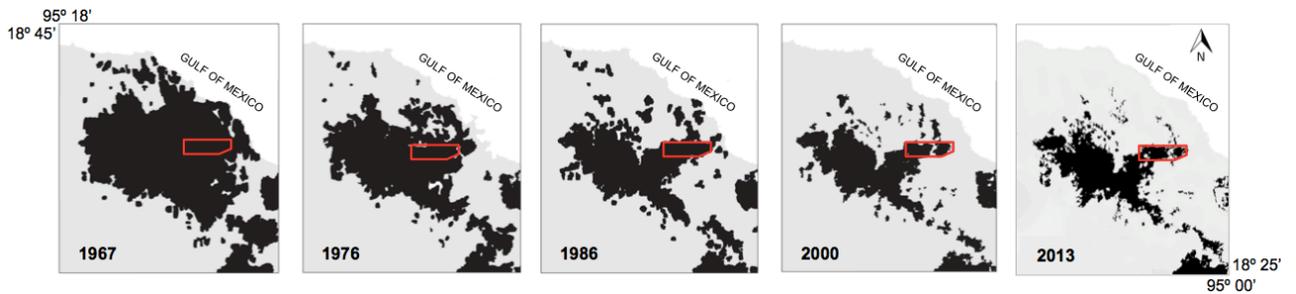
Este trabajo se desarrolló en la costa del Golfo de México, en el estado de Veracruz, dentro del área de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, de manera específica en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas que resguarda el Instituto de Biología de la UNAM [18°34'-18°36' Norte, 95°04'-95°09'Oeste] (Estrada *et al.*, 1985; Fig. 3b).

El clima que presenta la región es cálido húmedo [Af(m)] (García, 1987; Soto & Gama, 1997), con valores medios anuales de 25.1°C de temperatura, 4,487 mm de precipitación y 1390 mm de evaporación (Martínez-Sánchez, 2001, 2004). Existe una temporada relativamente seca de marzo a mayo y una temporada de lluvias entre agosto y noviembre (Estrada *et al.*, 1985).

La vegetación que existe en la estación se conoce como selva alta perennifolia, con elementos arbóreos que alcanzan más de 40 m de altura (Miranda & Hernández X., 1963). Entre los elementos más importantes del dosel superior se encuentran especies como *Nectandra ambigens* (Lauraceae), *Poulsenia armata* (Moraceae) y *Dussia mexicana* (Leguminosae), mientras que en estratos medios podemos encontrar más abundantemente *Pseudolmedia glabrata* (Moraceae), *Quararibea funebris* (Bombacaceae), *Croton glabellus* (Euphorbiaceae), *Guarea glabra* (Meliaceae) y *Faramea occidentalis*. En el estrato inferior de la selva, claramente *Astrocaryum mexicanum* es la especie más representativa (Ibarra, 1985).

El trabajo de Martínez-Ramos *et al.* (1988b) estimó que por unidad de superficie, el mosaico de regeneración en la EBLT se conforma en un 65% por bosque maduro y el 35% restante de bosque en fase de construcción y claros; aunque en la actualidad, la proporción de bosque perturbado es notablemente más alta (M. Martínez-Ramos, Obs. pers.).

a



b

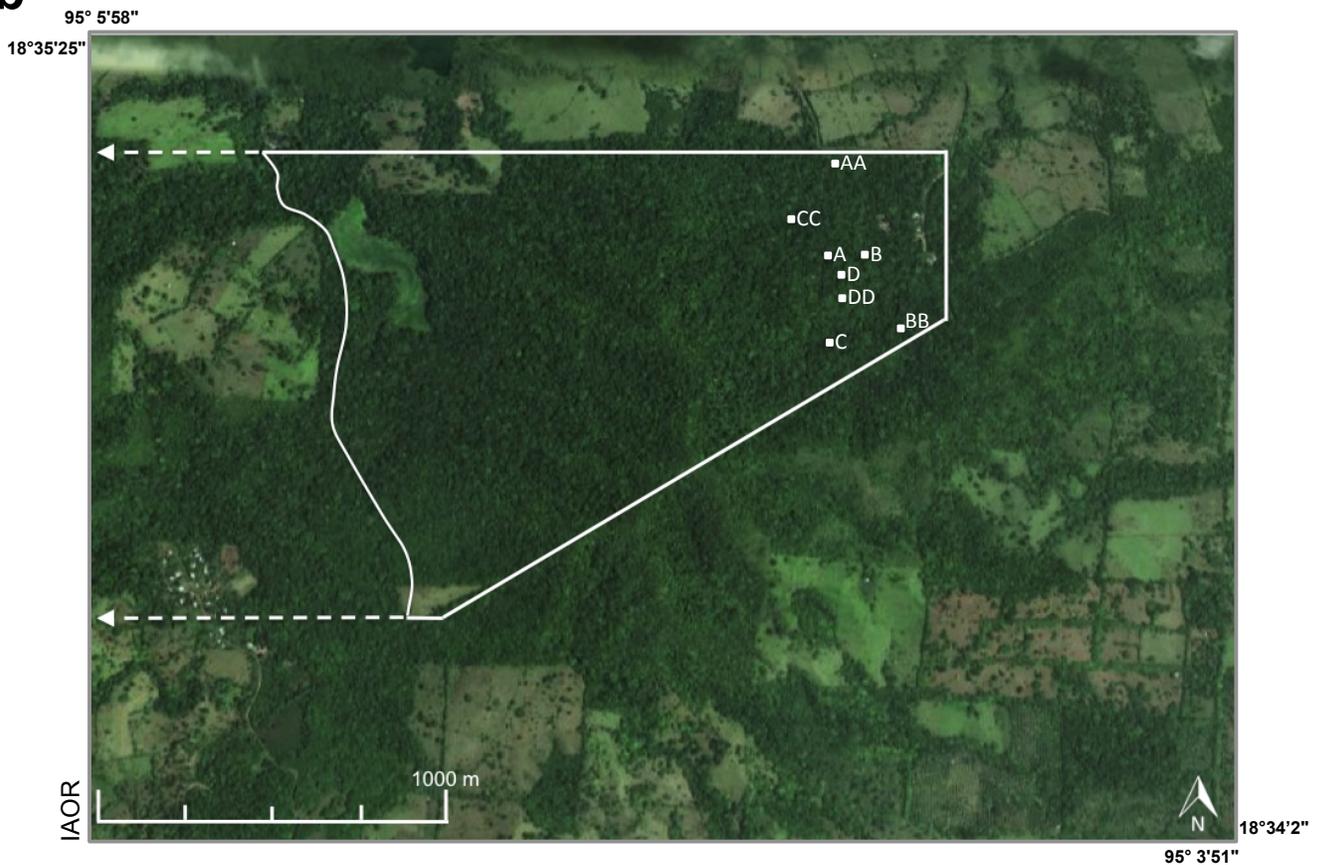


Figura 3. El proceso de deforestación en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, y localización de sitios de observación permanente en el interior de la Estación de Biología de Los Tuxtlas (EBLT). a) Proceso de deforestación en el bosque tropical de la región de Los Tuxtlas a lo largo de las últimas décadas (modificado de Dirzo & García, 1992, y Mendoza & Dirzo, 2005) el polígono rojo representa el área protegida por la EBLT. b) Área de estudio en el interior de la EBLT; el polígono continuo representa el área dedicada a programas de educación e investigación. Los puntos blancos indican la posición de los 8 sitios de observación permanente. Imagen tomada de Google Earth, 2013.

En la actualidad, la mayor parte de los alrededores de la EBLT (e incluso parte de su interior) están convertidos en potreros y acahuales, como resultado del intenso uso de la tierra (véase apartado 3.1.4), con excepción del flanco oeste, el cual está cubierto por selva que se extiende hacia el volcán San Martín (Fig. 3b).

4.1.2 Sitios de observación permanente (SOP)

En el año 1975, se establecieron en la ETLB, 8 sitios de observación permanente (SOP) con dimensiones de 600 m² cada uno de ellos (30 × 20 m) (Fig. 3b), 6 de ellos se localizaron inicialmente en áreas de selva con ningún signo de perturbación, representando tres niveles de densidad de palmas de *A. mexicanum* (A y AA densidad alta, B y BB densidad media, y C y CC densidad baja; véase Piñero *et al.*, 1977); los 2 restantes se localizan en sitios abiertos por la caída de árboles de gran porte (para mayores detalles véase Martínez-Ramos, 1980).

4.2 Organismo de estudio

Astrocaryum mexicanum
(Chocho, acté, chicalito,
chichón, chipi, guiscoyel,
tzitzum)

Astrocaryum mexicanum (Arecaceae) (Fig. 4a), es una palma de larga vida (130-150 años) típica del sotobosque de algunas selvas altas perennifolias y subperennifolias de México (Piñero *et al.*, 1977; Piñero *et al.*, 1984). Su distribución se extiende desde el estado de Veracruz en México hasta la costa atlántica de Honduras (Vite, 1985) (Fig. 4b). Es la única palma de este género en México, el resto se distribuye en otras regiones del Neotrópico (Uhl & Dransfield, 1991; Henderson, 1986).

Es una especie monoica y obligada a la polinización cruzada realizada principalmente por pequeños escarabajos (Coleoptera: Nitidulidae) (Búrquez *et al.*, 1987). La dispersión primaria de las semillas se lleva a cabo por la gravedad (Eguiarte *et al.*, 1993), aunque

se han sugerido que las ardillas también juegan un papel importante en este proceso (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla, 1995).

La morfología de sus hojas varía con la edad de los individuos. La primera hoja de las plántulas mide de 6 a 40 cm y es bífida. Hojas con esta constitución pero cada vez más grandes se producen hasta los 12-13 años, después de los cuales se presenta un estado intermedio en el que los individuos poseen hojas bífidas y pinnatífidas, finalmente, los individuos reproductivos adultos presentan una hoja simétricamente pinnatífida que termina en un par de pinnas más anchas y cortas (Piñero, *et al.*, 1977) (Fig. 5).

Con respecto a su fecundidad, un individuo reproductivo puede producir entre 1 y 5 infrutescencias anuales, cada una de las cuales presenta un número aproximado de 23 frutos (Búrquez *et al.*, 1987). El fruto es una nuez, en la cual solo hay una semilla, mide de 3 a 5 cm de

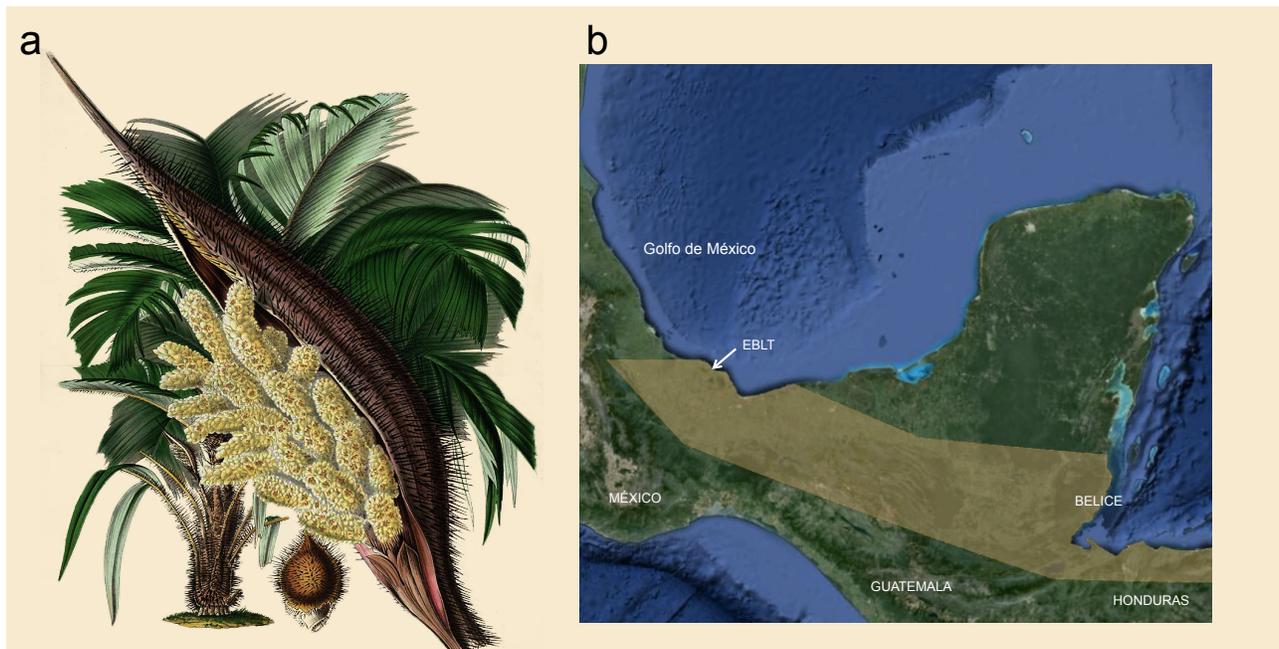


Figura 4. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. y su área de distribución. a) Individuo reproductivo de *Astrocaryum mexicanum*, inflorescencia y fruto unisemillado, b) Área de distribución geográfica de acuerdo a puntos de colecta consignados en el Herbario Nacional (MEXU). **Elaboración propia a partir de Curtis's Botanical Magazine, vol. 80 [ser. 3, vol. 10] y Vite, 1985.**

ancho y de 4 a 6 cm de largo y está totalmente cubierto por espinas (Piñero & Sarukhán, 1982; Rodríguez-Velázquez, 1994) (Fig. 5a). Al ser una fuente rica en lípidos es un recurso alimenticio para varias especies de mamíferos, como los ratones (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*), los seretes (*Dasyprocta punctata*), los tepescuintles (*Agouti paca*), las ardillas (*Sciurus depeii* y *S. aureogaster*) y los pecaríes (*Pecari tajacu* y *Tayassu pecari*) (Sarukhán, 1978, 1980; Navarro-López, 1982; Coates-Estrada & Estrada, 1986; Martínez-Gallardo, 1988; Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo, 1998; Brewer & Webb, 2001), que además de ser depredadores, también pueden funcionar como dispersores secundarios (Eguiarte *et al.*, 1993). Luego de la remoción, menos del 5% de las semillas escapan de la frugivoría y pueden germinar, varios reportes sugieren que la germinación ocurre aproximadamente 6 meses después de que la semilla llega al suelo del bosque (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla, 1995; Brewer & Webb, 2001). Los frutos y las flores

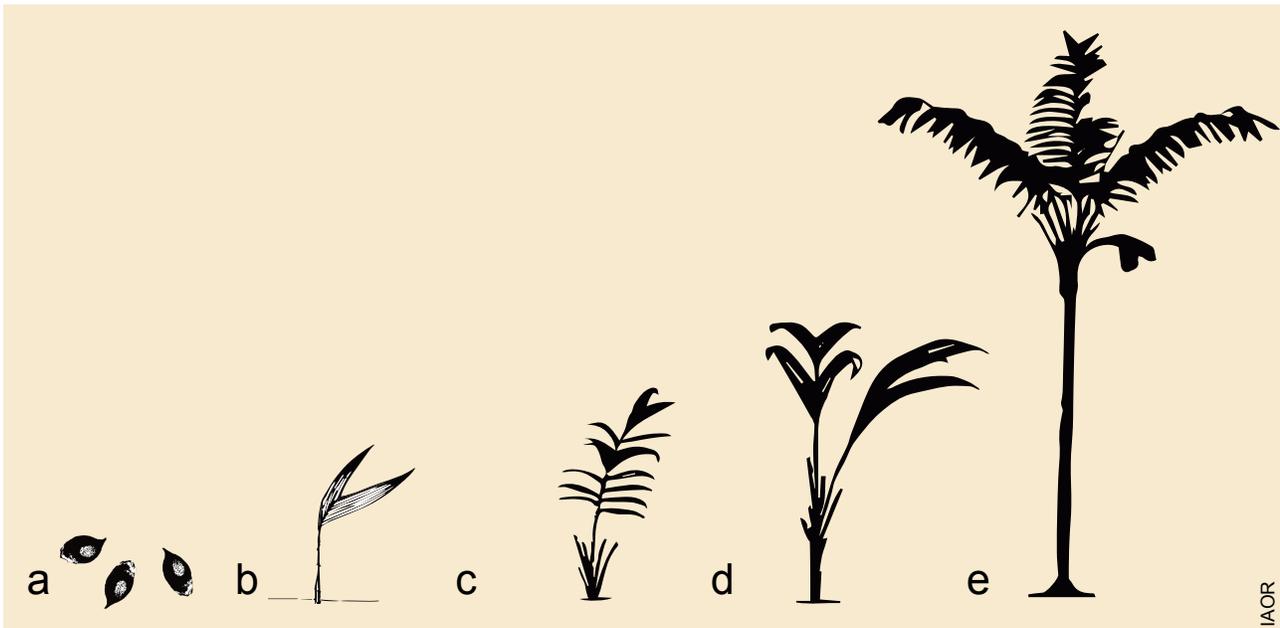


Figura 5. Estadios del ciclo de vida de *Astrocaryum mexicanum*. a) Frutos unisemillados, b) Individuo infantil (plántula) con una hoja bífida, c) Individuo juvenil, sin tallo aparente sobre el suelo mostrando la transición a hojas pinnatífidas, d) Individuo inmaduro con tallo aparente sobre el suelo y hojas completamente pinnatífidas, e) Adulto reproductivo. **Elaboración propia a partir de Piñero *et al.*, 1977.**

de la palma son altamente apreciados por los pobladores locales como un recurso alimenticio (Martínez-Ramos, 1997).

Como se ha mencionado, en el bosque tropical húmedo de Los Tuxtlas, *A. mexicanum* es la especie más abundante en el sotobosque; los primeros estudios sobre su demografía estimaron densidades mayores a 1000 palmas \geq 1m de altura por hectárea (Piñero *et al.*, 1977).

Esta palma es un sistema de estudio ideal para la demografía, debido a que entre muchas otras características, presenta una altura máxima de 6 m y posee una organización de su forma de crecimiento que posibilita determinar la edad de sus individuos.

4.3 Trabajo de campo

4.3.1 Censo y medición de parámetros vitales en la población de *Astrocaryum mexicanum*

Durante 1975, 1981 y 2005 se tomó información detallada sobre la densidad y parámetros vitales observados en los individuos juveniles y adultos de *Astrocaryum mexicanum* en los 8 SOP. En el caso de los individuos infantiles, se marcaron todas las hojas en 1975 y se registraron las hojas nuevas cada año hasta 1981; el mismo procedimiento se realizó para el 30% de los individuos juveniles (Datos tomados por J. Sarukhán, D. Piñero y M. Martínez-Ramos; para más detalles véase Piñero *et al.*, 1984).

Como parte de este trabajo se integraron 2 nuevos censos llevados a cabo en noviembre de 2011 y mayo de 2013; en ellos, cada individuo fue identificado con un número, se marcó en un mapa su ubicación y

se registró su altura (de la base del tronco a la inserción en él de la hoja viva más vieja), así como su condición (vivo o muerto), y número de infrutescencias y frutos por infrutescencia. Cuando el tronco de la palma se mostró doblado por la caída de un árbol sobre él, se midió la longitud del suelo al dobléz (L_1) y del dobléz a la hoja viva más vieja (L_2).

4.3.2 Experimento sobre la remoción de diásporas de *Astrocaryum mexicanum*

Durante noviembre de 2010, se estableció un experimento de remoción de frutos de *Astrocaryum mexicanum* en la EBLT, siguiendo la metodología utilizada por Rodríguez-Velázquez (1994).

Se colectaron 2520 frutos de la palma, y por prueba de flotación se separaron las semillas viables (que no flotan) de las semillas inviables (que flotan) y se marcaron de distinta manera con un punto de pintura para su fácil identificación. Se hizo una mezcla de las semillas viables e inviables que fue proporcional a su estado *in situ*.

Se eligieron seis sitios en la EBLT con tamaños mayores a 200m², y dentro de cada uno se instaló el sistema experimental, dispersando la misma cantidad de semillas.

Se realizó un monitoreo a los 2, 7, 15, 30, 60 y 90 días contabilizando las semillas remanentes en cada sitio, y se ajustó un modelo GLM-distribución Poisson a los datos de remoción a través del tiempo.

4.3.3 Obtención de datos sinecológicos en la EBLT

En 1975 se realizó un censo en los 8 SOP de la vegetación de especies arbóreas distintas de *A. mexicanum* con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 3.3 cm, se identificó la especie de cada individuo, se estimó su altura y se midió su DAP (Datos obtenidos de Piñero *et al.*, 1977). En 2013 se regresó a los SOP, se registró la posición de cada individuo con DAP ≥ 1 cm en un mapa y se etiquetó en el campo, se identificó, se estimó su altura y se midió su DAP (véase Apéndice 4).

4.4 Análisis de datos

4.4.1 Estimación de la tasa de formación de claros en los SOP

Para explorar la tasa de apertura de claros en el dosel de la selva a través del tiempo, se utilizaron los métodos propuestos por Sarukhán (1985) y aplicados por Martínez-Ramos *et al.* (1988a), en la que los tallos doblados de los individuos adultos de *A. mexicanum* son utilizados como una herramienta para estimar eventos de apertura de claros por caída de árboles acaecidos hace 1-60 años. Las palmas se doblan por la caída de árboles que abren claros en el dosel de la selva, y las palmas que sobreviven vuelven a crecer sobre la vertical del bosque, formando un codo en su tallo (Fig. 6). La estimación de la edad del claro se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$TAC = [G(Bx/Sx)/A] \quad [Ecu. 1]$$

donde G representa el área promedio de formación de claro por tallo (25 m^2), Bx es el número de palmas en un sitio que fueron dobladas hace x años, Sx es la probabilidad promedio de supervivencia de palmas dobladas (0.978 ind/año), y A es el área de los sitios (4800 m^2).

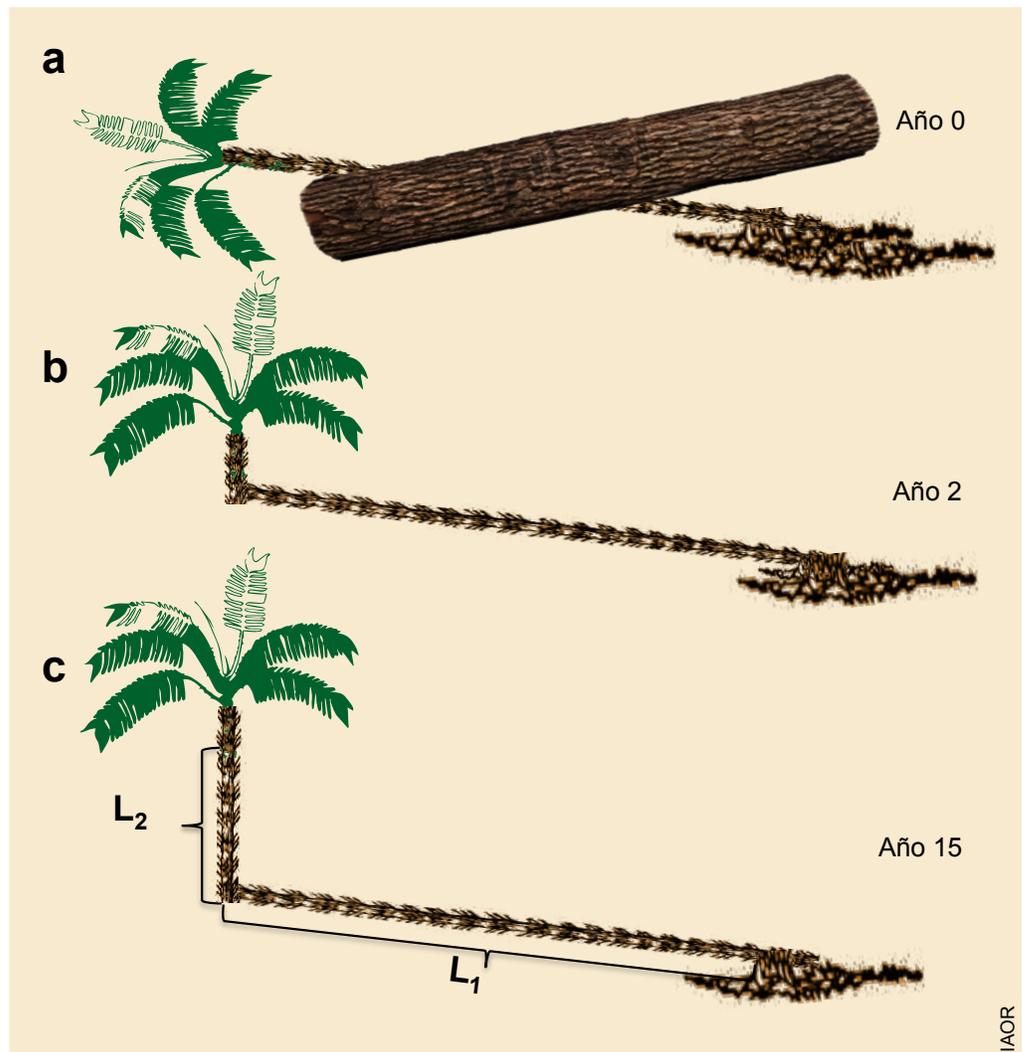


Figura 6. *Astrocaryum mexicanum* como indicador proxy de la tasa de formación de claros en el dosel de la selva. a) individuo derribado por la caída de un árbol sobre su tallo, b) crecimiento sobre vertical del bosque de su tallo 1-2 años después de la perturbación, c) crecimiento del tronco sobre la vertical del bosque hasta el final de su ciclo vital. Elaboración propia a partir de Sarukhán, 1985.

4.4.2 Comportamiento demográfico de *Astrocaryum mexicanum* 1975-2013

4.4.2.1 Densidad poblacional de *Astrocaryum mexicanum* y trayectorias de comportamiento en el largo plazo

Se comparó la densidad de individuos con tallo aparente sobre el suelo observada en cada uno de los sitios durante los censos de 1975, 1981, 2005, 2011 y 2013. Se proyectaron las trayectorias del comportamiento poblacional para cada sitio a lo largo del tiempo y se obtuvo una trayectoria promedio ajustando un Modelo Lineal Generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) con error de tipo

Poisson. Se obtuvo la estructura de edades para cada censo haciendo una clasificación de los individuos con tallo en categorías con intervalos de 100 cm.

4.4.2.2 Evaluación de la regulación denso-dependiente en el largo plazo

Se construyeron regresiones lineales entre la densidad inicial de la población (individuos/600m²) y la tasa de crecimiento poblacional (λ) observada para cada SOP en 3 periodos de tiempo (1975-1981, 1981-2005, y 2005-2013) con el objetivo de analizar la posible existencia (y mantenimiento) de una regulación denso-dependiente en la población. La tasa de crecimiento poblacional fue calculada como:

$$\lambda = (N_t/N_0)^{(1/t)} \quad [Ecu.2]$$

donde N_0 y N_t representan la densidad de individuos (considerando palmas juveniles y adultas) en el año 0 y t años después.

Se analizó también la relación entre el tamaño de la población (N_0) vs las tasas de mortalidad (individuos muertos \cdot ind⁻¹ año⁻¹) reclutamiento (individuos reclutados \cdot ind⁻¹ año⁻¹) observadas en la población para cada uno de los periodos, ajustando los mejores modelos de regresión en cada caso.

4.4.2.3 Cambios en los parámetros vitales en el largo plazo

Con el objetivo de analizar los cambios observados a lo largo del tiempo en los parámetros vitales subyacentes de la población, se desarrolló una comparación entre las tasas de mortalidad, crecimiento individual y fecundidad observadas para los periodos 1975-1981 y 2005-2013 empleando datos de los 6 SOP ubicados originalmente en sitios sin signos de perturbación. Para esto, se utilizaron modelos lineales en el caso del crecimiento, modelos lineales generalizados

(GLM) en el caso de la supervivencia y modelos de regresión polinomial en el caso de la fecundidad; su calidad relativa fue evaluada con base en el coeficiente de devianza (D^2) y el criterio de información de Akaike (AIC) (véase Apéndice 3); sin embargo, para la elección del modelo más adecuado no solo se utilizaron estos criterios estadísticos, sino la verosimilitud de éstos a partir de la biología del organismo, como ha sido sugerido en otros estudios (véase Merow, *et al.*, 2014).

4.4.2.4 Construcción de modelos estructurados de proyección poblacional

Para evaluar los efectos de posibles cambios en las tasas vitales de *A. mexicanum* debido a los efectos de borde y a la defaunación contemporánea sobre la dinámica de la población, se construyeron Modelos Integrales de Proyección (IPM, por sus siglas en inglés) utilizando el paquete IPMpack del entorno de programación R (Metcalf *et al.*, 2013; véase Apéndice 2).

Matemáticamente, el IPM parte de la iteración de una función correspondiente a la distribución de tamaños de los individuos al tiempo t [$n(x,t)$] por el *kernel* [$k(x, y)$], una función que representa todas las transiciones posibles del tamaño x al tamaño y , integrando las funciones de supervivencia y crecimiento individual [$p(x,y)$], y las de fecundidad [$f(x,y)$] (Ecu. 3 y 4; Easterling *et al.*, 2000). La resolución de esta ecuación, se realizó fraccionando todos los tamaños posibles del tallo de *A. mexicanum* (0-6.5 m; Ω) en categorías discretas de tamaño muy pequeño (obteniendo una “gran matriz” de 300×300 celdas, determinadas a partir de los resultados de un análisis de diagnóstico, véase Apéndice 2), y aplicando la regla del punto medio en cada celda (Easterling, *et al.*, 2000).

$$n(y, t + 1) = \int_{\Omega} k(x, y) n(x, t) dx \quad [Ecu.3]$$

$$\text{donde } k(x, y) = [p(x,y) + f(x,y)] \quad [\text{Ecu.4}]$$

Considerado que las fases iniciales del ciclo de vida de *A. mexicanum* (semillas, plántulas y juveniles) no presentan tallo aparente sobre el suelo (véase Fig. 5), se añadieron categorías discretas al inicio del modelo para estos estadios, así como sus correspondientes probabilidades de supervivencia, permanencia (*stasis*) y progresión.

Las funciones de los parámetros vitales que alimentan el núcleo de la ecuación [$k(x,y)$], se calcularon como se describe en el apartado 4.4.2.3 para cada caso. La elección del modelo se realizó tomando en cuenta el criterio de información de Akaike (*AIC*), pero también la opinión de expertos en el comportamiento biológico de la palma.

Se construyeron dos IPMs, uno para el periodo 1975-1981 (IPM_O), y otro para el periodo 2005-2013 (IPM_N). Dado que para éste último periodo no se dispone de las probabilidades de supervivencia y progresión para los individuos infantiles, se mantuvieron las registradas para el periodo inicial.

4.4.2.5 Análisis de sensibilidad

Con el objetivo de cuantificar el efecto de cambios en las probabilidades de transición del IPM sobre la tasa de crecimiento poblacional (λ), se calculó la elasticidad de la gran matriz (véase Easterling *et al.*, 2000; Childs *et al.*, 2001; Ellner & Rees, 2006). La elasticidad es un índice relativo que representa la proporción del valor de λ , que puede explicarse por cada tasa de transición en el IPM.

Para evaluar el impacto en λ de probables incrementos en la probabilidad de supervivencia y progresión para las palmas infantiles en el IPM_N, se desarrolló un análisis de sensibilidad con un enfoque de perturbaciones manuales (véase Mills & Lindberg, 2002). En este análisis, las probabilidades de progresión y/o supervivencia se incrementaron sistemáticamente (manteniendo todas las demás probabilidades constantes) hasta alcanzar la trayectoria poblacional proyectada para las últimas 4 décadas (véase apartado 4.4.2.1).

Se desarrolló también un experimento retrospectivo de respuestas de tablas de vida (LTRE, por sus siglas en inglés) de una vía, para evaluar las contribuciones de cambios en los parámetros vitales a lo largo del ciclo de vida de *A. mexicanum* a la tasa de crecimiento poblacional (λ) observados en el largo plazo (Ecu.5; véase Apéndice 2). Para ello, se computaron las diferencias entre ambos modelos y se ponderaron por la sensibilidad de una matriz promedio, como se muestra en la siguiente ecuación:

$$\Delta\lambda = \lambda_{IPM_N} - \lambda_{IPM_O} \cong \sum_{i,j} (a_{ij}^{(IPM_N)} - a_{ij}^{(IPM_O)}) \left. \frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}} \right|_{A^\dagger} \quad [Ecu. 5]$$

$$\text{donde} \quad A^\dagger = \frac{1}{2}(A^{(IPM_N)} + A^{(IPM_O)}) \quad [Ecu. 6]$$

Aquí, λ_{IPM_N} representa la tasa de crecimiento poblacional observada en el periodo 2005-2013, λ_{IPM_O} es la tasa de crecimiento poblacional observada en el periodo 1975-1981, a_{ij} representa la probabilidad de transición en el modelo construido para cada periodo de evaluación (según se indica), y $\left. \frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}} \right|_{A^\dagger}$ corresponde a los valores de sensibilidad calculados para un modelo promedio entre los dos periodos (A^\dagger ; Ecu. 6).

4.4.3 Composición y estructura de la comunidad arbórea: Comparación 1975 vs 2013

4.4.3.1 Análisis de regresión

Para cada censo, los individuos del sotobosque (con altura <10 m) fueron separados de los individuos del dosel (>10m). Considerando los dos estratos juntos y separados, se calculó el número total de árboles (excluyendo individuos de *A. mexicanum*), la riqueza de especies y la diversidad (Índice de Simpson, incluyendo *A. mexicanum*) para cada SOP.

Para explorar la influencia de la densidad de *A. mexicanum* en la estructura del bosque, se ajustaron modelos de regresión lineal para cada atributo de la comunidad de especies arbóreas contra la cobertura de las copas de las palmas, la cual fue obtenida multiplicando el número de palmas con altura ≥ 1.3 m por un promedio de la cobertura de copas para cada sitio (6.3 ± 0.8 m²). Para cada análisis de regresión, se obtuvo su coeficiente de determinación (R^2) y su significancia estadística (valor de P). Dichas regresiones se construyeron excluyendo los sitios originalmente perturbados (D y DD) ya que dadas sus condiciones (ver apartado 4.1.2), otras variables pudieran jugar un papel importante en los resultados.

4.4.3.2 Análisis espacial

Para cada SOP, se computó el índice de dispersión de Clark y Evans (R ; modificado por Donnelly (1978), para reducir los efectos de borde a nivel de parcela), considerando por un lado las distancias entre los individuos maduros de *A. mexicanum* y sus árboles vecinos (DAP 1-5 cm), y por otro las distancia entre los árboles de especies distintas de *A. mexicanum* (DAP 1-5 cm), utilizando la siguiente ecuación:

$$R = \frac{(\sum r)/n}{0.5 \sqrt{A/n} + (0.051 + 0.041/\sqrt{n}) L/n} \quad [\text{Ecu. 7}]$$

Su error estándar fue calculado como:

$$SE(y) = \sqrt{0.07 A + 0.037L\sqrt{A/n}/n} \quad [\text{Ecu. 8}]$$

Donde r representa la distancia euclideana entre un individuo y su vecino más cercano, A es el área total del sitio, n es el número de distancias calculadas para cada SOP y L es longitud del perímetro del sitio. En este índice, valores cercanos a la unidad indican que el arreglo espacial es aleatorio, mientras que valores inferiores o superiores a ella indican un patrón de arreglo agregado o sobre-disperso, respectivamente.

Para analizar si los índices mostraban valores significativamente distintos de aquellos esperados bajo un patrón aleatorio, se realizó una prueba *t-Student* de una sola cola para muestras independientes.

4.4.3.3 Análisis multivariante de ordenación

Con el objetivo de comparar de forma integrada la estructura y composición de la comunidad arbórea en los SOP entre los censos desarrollados en 1975 y en 2013, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés; Kruskal & Wish, 1978) utilizando matrices de disimilitud de Bray-Curtis para el tratamiento de los datos (Hammmer & Harper, 2006) en el que se consideró la suma del área basal de cada especie en cada SOP, año y estrato. Se empleó una prueba múltiple de análisis de varianza (MANOVA) para identificar los años y estratos en los que se observó una segregación significativa; cuando éste fue el caso, se aplicaron pruebas *a posteriori* tipo Bonferroni para identificar los estratos y años que difirieron entre sí sobre las dimensiones de la ordenación.

5. RESULTADOS

5.1 La dinámica poblacional de *A. mexicanum* en la EBLT en el largo plazo

La densidad poblacional de *A. mexicanum* en la EBLT, mostró un aumento del 326% durante los 39 años que comprendió este estudio. En el censo de 1975, la densidad registrada fue de 1229 ± 147 EE individuos adultos \cdot ha⁻¹, mientras que en 2013 este valor aumentó a 4059 ± 454 EE ($n=8$ SOP).

El ajuste de un Modelo Lineal Generalizado a los datos de las densidades observadas en todos los sitios y censos, mostró que en promedio, la población ha presentado un incremento anual de 2.9% ($\lambda_{\text{obs}}=1.029$; $R^2=0.64$; $P<0.001$; Fig. 7a), proyectando un crecimiento poblacional acumulado del 305% en 39 años, un valor muy cercano al observado. El sitio AA registró la tasa más baja de crecimiento

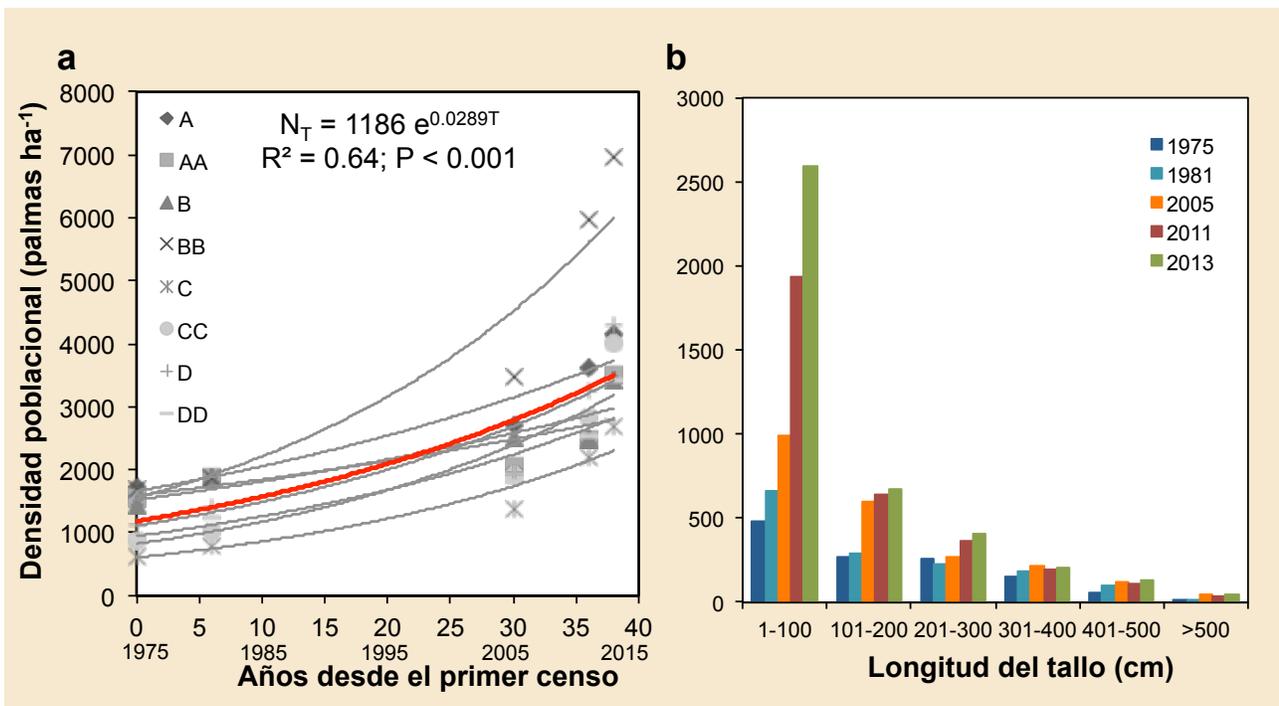


Figura 7. Cambios demográficos en la población de *Astrocaryum mexicanum* en la EBLT. (a) Trayectorias de crecimiento poblacional para palmas con tallo a lo largo de los 39 años de estudio para los 8 sitios de observación permanente; (b) Cambios en la estructura poblacional para el mismo periodo considerando individuos con tallo. En (a) la línea roja indica el mejor ajuste utilizando un modelo lineal generalizado incluyendo los datos de todos los sitios y censos; las líneas grises indican la trayectoria de crecimiento para cada SOP.

poblacional ($\lambda=1.018$), mientras que los sitios BB y CC registraron la más alta ($\lambda=1.036$) (Tabla 1).

SOP	Abundancia de adultos					Crec. acum.	$\lambda_{\text{observada}}$	R^2
	N ₁₉₇₅	N ₁₉₈₁	N ₂₀₀₅	N ₂₀₁₁	N ₂₀₁₃			
A	104	112	162	218	250	240.38	1.0213	0.94***
AA	93	114	123	149	210	225.81	1.0148	0.73***
B	86	111	151	150	205	238.37	1.0176	0.89***
BB	101	111	209	359	418	413.86	1.0357	0.94***
C	37	47	83	132	161	435.14	1.035	0.95***
CC	53	60	115	169	241	454.72	1.0356	0.94***
D	73	92	127	212	279	382.19	1.0295	0.87***
DD	53	71	104	147	197	371.70	1.0287	0.92***

Tabla 1. Cambios numéricos absolutos en la población de *A. mexicanum* en la EBLT. Abundancias absolutas de individuos adultos (con tallo) en los censos de 8 sitios de observación permanente (SOP) en la EBLT en los censos desarrollados en 1975, 1981, 2005, 2011 y 2013, crecimiento acumulado en 39 años, tasa de crecimiento observada ($\lambda_{\text{observada}}$) con base en un modelo exponencial, coeficiente de determinación del modelo y valor de P (***= <0.001).

La comparación de la estructura de tamaños a lo largo del tiempo, muestra que a pesar de que los individuos adultos de todos los estadios de desarrollo mostraron incrementos importantes entre 1975 y 2013 (136-543%), el crecimiento de la población se ha manifestado esencialmente en los individuos de los estadios más jóvenes (Fig. 7b).

Al evaluar la existencia de una regulación del tamaño poblacional dependiente de la densidad a lo largo de 3 periodos para los sitios ubicados inicialmente en bosque maduro (1975-1981, 1981-2005 y 2005-2013), se observó que para el primer periodo existió una relación negativa entre la densidad de palmas de cada sitio y su tasa de crecimiento poblacional observada ($n=6$ SOP) ($R^2=0.64$; $P<0.01$; Fig. 8a). A partir de esta relación se obtuvo una capacidad de carga *ca.* 135 palmas $\cdot 600$ m⁻² (2,250 palmas \cdot ha⁻¹; Fig. 8a). Al dividir la tasa de crecimiento poblacional entre sus componentes, es notable que la denso-dependencia operó en la tasa de mortalidad pero no en el reclutamiento

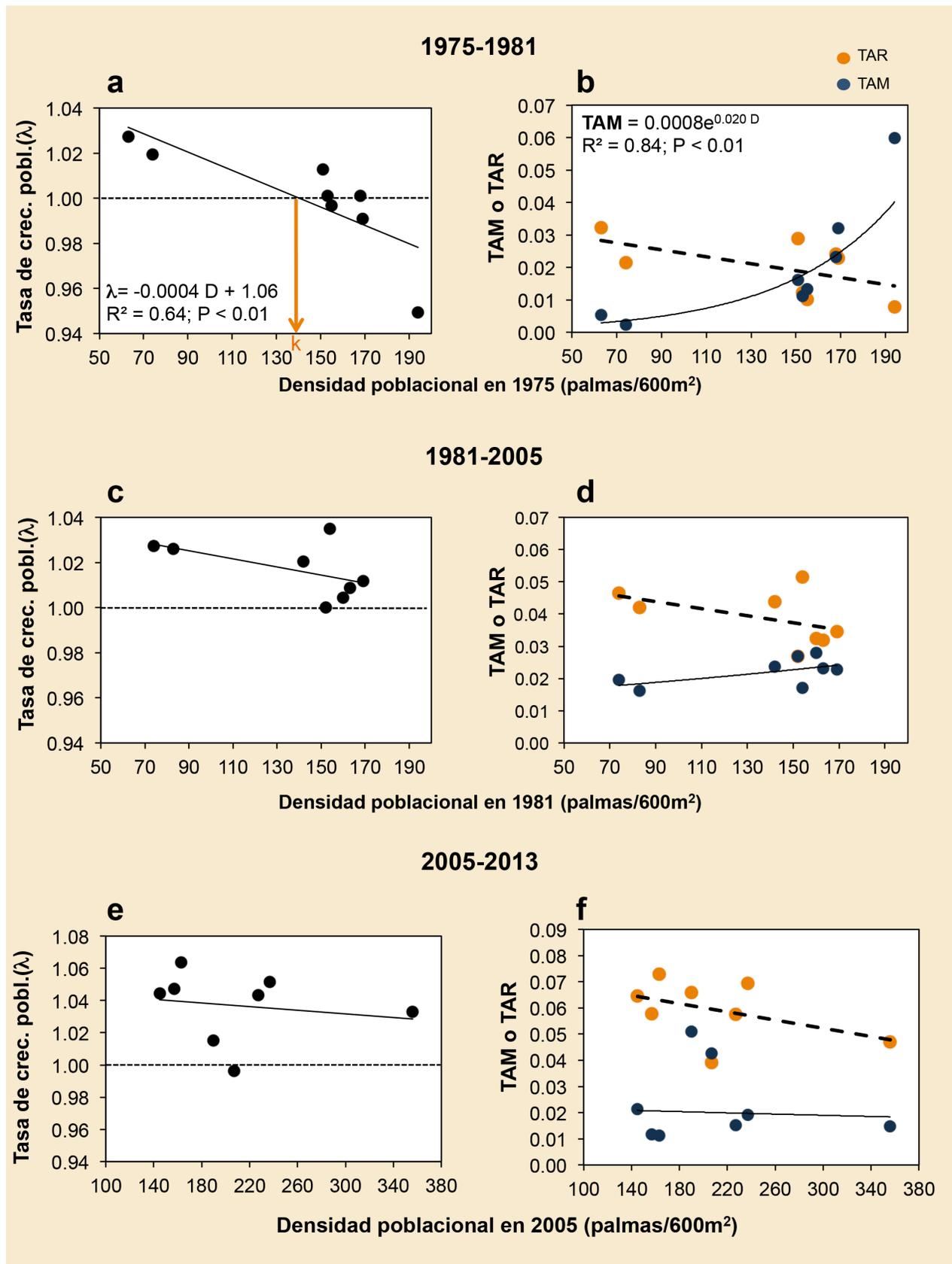


Figura 8. Efectos denso-dependientes sobre la tasa de crecimiento poblacional de *A. mexicanum* y las tasas vitales de reclutamiento y mortalidad en la EBLT. (a,c,e) Relación entre la tasa de crecimiento poblacional (λ) y la densidad poblacional inicial para el periodo que se indica. (b,d,f) relación entre la tasa anual promedio de mortalidad (TAM) y de reclutamiento (TAR) con la densidad poblacional inicial para el periodo que se indica.

de los individuos inmaduros (Fig. 8b). La regulación denso-dependiente de la población desapareció con el tiempo, pues en los periodos 1981-2005 y 2005-2013, la tasa de crecimiento poblacional no se relacionó con la densidad de la población, y el efecto positivo de la densidad sobre la tasa de mortalidad observado para el primer periodo, no se registró en los periodos subsecuentes (Fig 8c-f).

5.2 La dinámica de claros en la EBLT en el largo plazo

Utilizando los tallos doblados de los individuos adultos de *A. mexicanum* como un indicador *proxy* de la tasa de formación de claros por la caída de árboles y ramas en los SOP (véase apartado 4.4.1). El ajuste mediante un modelo de regresión polinomial de segundo grado a las estimaciones, muestra que durante los últimos 60 años, la tasa de formación de claros en

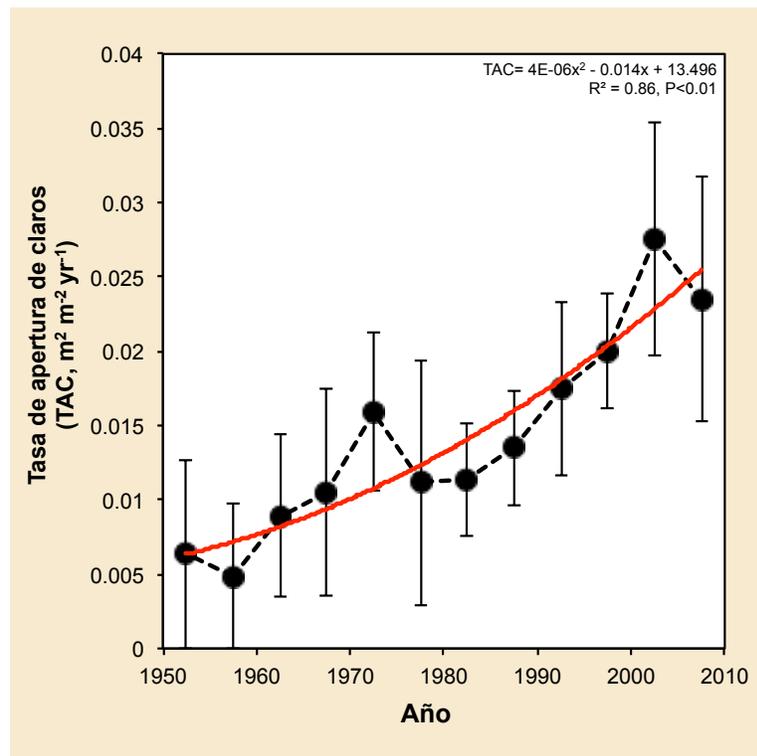


Figura 9. Estimación de la tasa anual de apertura de claros para los últimos 60 años en los SOP, empleando como indicador *proxy* los tallos doblados de individuos adultos de *Astrocaryum mexicanum* por la caída de árboles. Los puntos indican la tasa promedio en intervalos de 5 años, y las líneas verticales indican un error estándar, la línea roja indica el modelo con el mejor ajuste a los datos (regresión polinomial de segundo orden).

los SOP ha aumentado *ca.* 4 veces ($R^2=0.86$; $P<0.01$). Los picos mostrados en los años 1970 y 2005 coinciden con un periodo anual extraordinario de precipitación (>6000 mm anuales), y con el huracán Stan, respectivamente (Fig. 9).

5.3 Alteración de las tasas vitales de *Astrocaryum mexicanum* en el largo plazo

La supervivencia, el crecimiento individual y la fecundidad están asociados con altura de las palmas, la cual, a su vez se relaciona directamente con su edad (véase Apéndice 3). Al comparar estas tasas entre los periodos 1975-1981 y 2005-2013, se encontraron diferencias en todas ellas.

5.3.1 Supervivencia

El patrón de supervivencia a lo largo del ciclo vital de la palma registró un ligero aumento de esta tasa para los individuos más pequeños (<0.8 m), y una disminución considerable para las etapas más avanzadas a través del tiempo (Fig. 10a). El análisis estadístico arrojó diferencias significativas entre ambos periodos (ANOVA; interacción tamaño \times periodo: $P\leq 0.001$).

5.3.2 Crecimiento individual

La tasa de crecimiento de los individuos también registró diferencias importantes en el largo plazo. En el periodo reciente, los individuos de estadios tempranos (<3.7 m de longitud) mostraron tasas de crecimiento ligeramente más altas que en el pasado (aprox. 1 cm). Sin embargo para los estadios más avanzados, este componente se vio afectado en sentido negativo, registrando en el presente una reducción de hasta 3 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ (Fig. 10b). El análisis estadístico registró diferencias significativas entre

los periodos evaluados (ANOVA; interacción tamaño × periodo: $P \leq 0.001$).

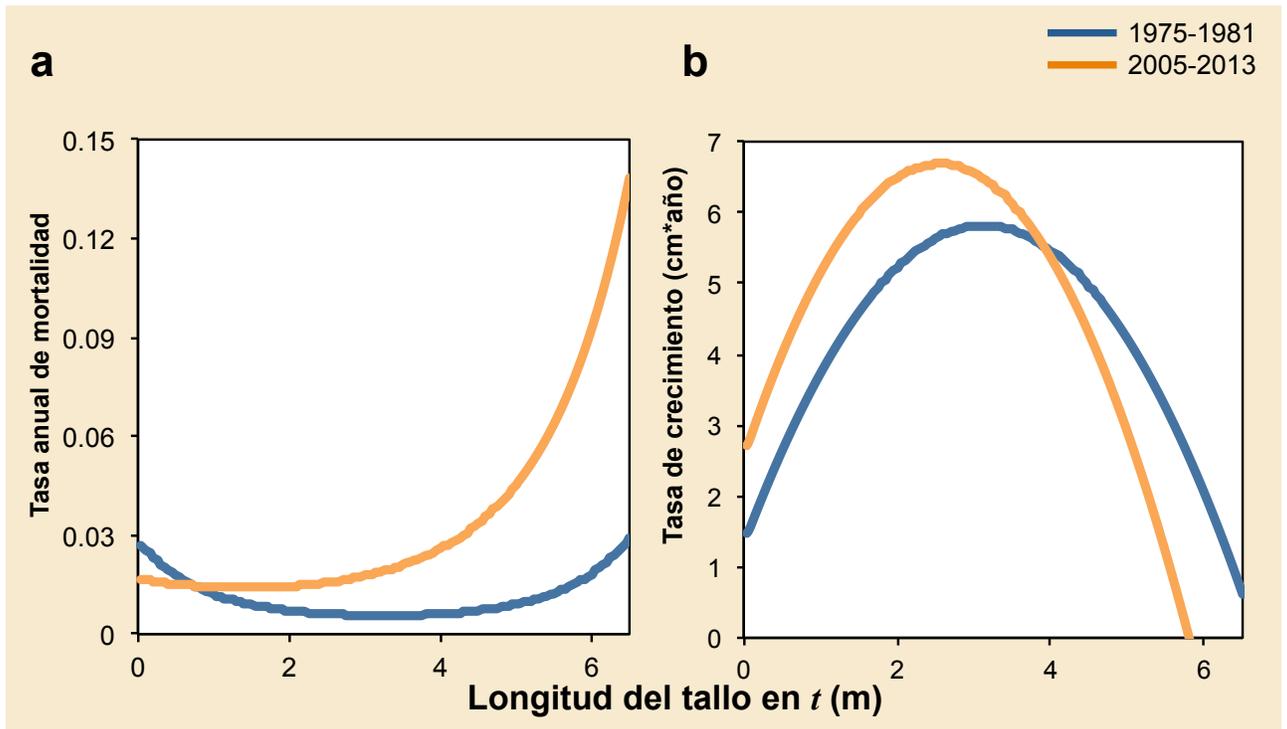


Figura 10. Cambios temporales en las tasa demográficas de *Astrocaryum mexicanum* (supervivencia y crecimiento). (a) Tasa de mortalidad registradas en los periodos 1971-1981 y 2005-2013 usando los GLM con los mejores ajustes (Familia binomial), (b) Tasas de crecimiento registradas en ambos periodos usando los GLM con los mejores ajustes (distribución normal).

5.3.3 Fecundidad

La fecundidad fue el componente demográfico que tuvo los cambios más notables en el largo plazo; la cantidad de frutos por unidad de área ha aumentado *ca.* 3 veces como consecuencia de la existencia de un mayor número de individuos reproductivos (Fig. 11a). Sin embargo, también se registraron cambios en el nivel individual, tanto en la probabilidad de reproducción (Fig. 11c), como en la producción de frutos por individuo reproductivo (Fig. 11d); uniendo estos dos componentes, en promedio, la producción anual de frutos por palma observó un aumento consistente a lo largo de todo el ciclo de vida para el periodo contemporáneo (Fig. 11b), el análisis estadístico detectó diferencias significativas entre los periodos

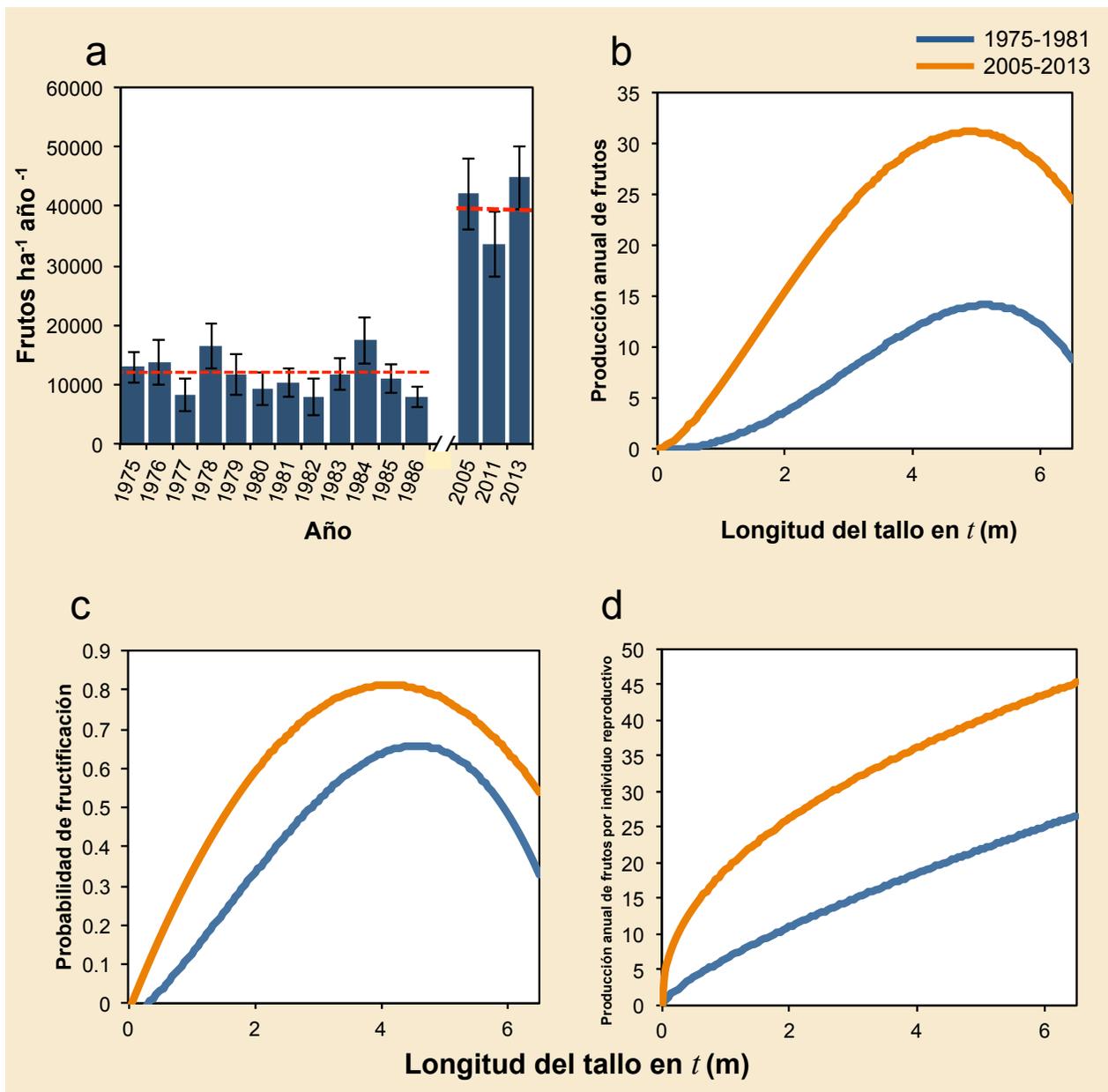


Figura 11. Cambios temporales en las tasa demográficas de *Astrocaryum mexicanum* (fecundidad). (a) Producción anual de frutos por unidad de área en el pasado (1975-1986) y reciente (2005-2013); promedio anual (\pm intervalo de confianza); las líneas discontinuas representan el promedio para cada periodo de tiempo. (b) Producción promedio de frutos al año, las líneas representan la multiplicación de (c) y (d) para cada periodo evaluado. (c) Probabilidad de fructificación a lo largo de ciclo de vida de *A. mexicanum* para cada periodo evaluado (1975-1981 y 2005-2013) empleando un modelo de regresión polinomial de 3 ($R^2=0.46$) y 2 términos ($R^2=0.45$) respectivamente. (d) Producción de frutos por individuo reproductivo a lo largo del ciclo de vida de *A. mexicanum* para cada periodo evaluado (1975-1981 y 2005-2013) empleando un modelo potencial $R^2=0.187$ y 0.188 respectivamente. En (b), (c) y (d), ANOVA detectó efectos significativos de la interacción tamaño \times periodo ($P \leq 0.0001$).

(ANOVA; interacción tamaño \times periodo: $P \leq 0.0001$). De manera general, mientras que en el pasado se registró un máximo de *ca.* 14 frutos·individuo⁻¹; actualmente este valor ha aumentado hasta *ca.* 31 frutos·individuo⁻¹.

5.4 Remoción de semillas de *Astrocaryum mexicanum* en la EBLT

Durante los 90 días de duración del experimento, se registró una remoción de 2329 semillas (92.4%). Las tasas más altas de remoción se registraron al inicio del experimento; sin embargo, después de los 60 días, la tasa de remoción fue cercana a cero (Fig. 12); el ajuste mediante un GLM-distribución Poisson de tercer grado fue el que mejor describió el patrón de remoción ($AIC=75.94$; $D^2=0.995$). Cuando la curva de remoción correspondiente al año 2010 fue comparada con la obtenida para 1989 (Rodríguez-Velázquez, 1994), no se detectaron diferencias significativas entre ellas ($P>0.05$)

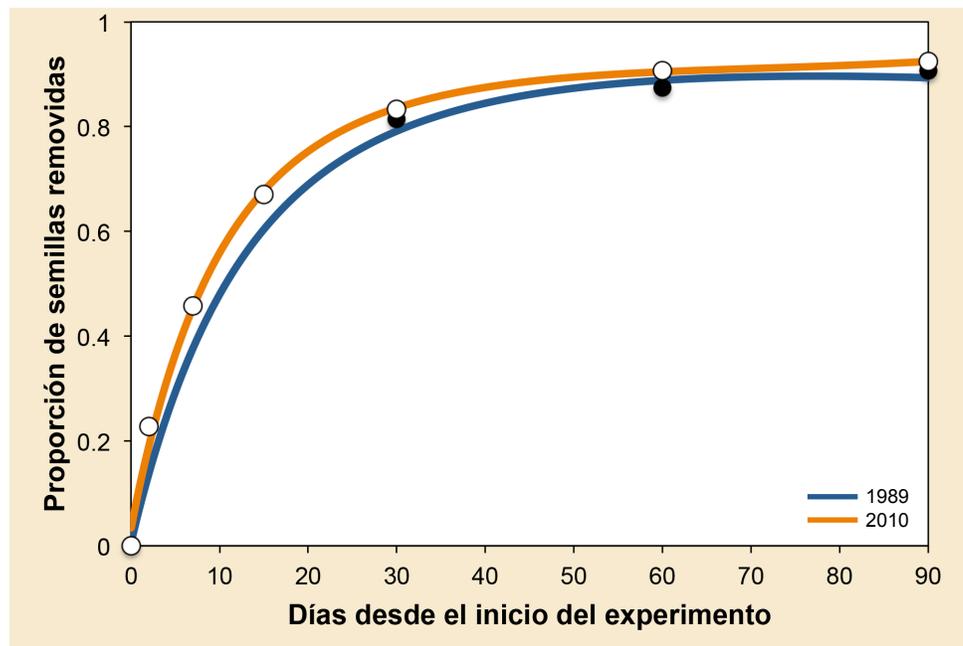


Figura 12. Dinámica de remoción post-dispersión de las semillas de *Astrocaryum mexicanum* en la EBLT, en 1989 y 2010. Los puntos indican la proporción de semillas removidas a lo largo de 90 días de observación en relación con la densidad inicial, las líneas indican el ajuste a los puntos de cada año usando un modelo lineal generalizado con error Poisson ($D^2=0.999$ y 0.995 para el año 1989 y 2010, respectivamente). **Elaboración a partir de Rodríguez-Velázquez (1994; Datos de 1989) y datos propios (2010).**

5.5 Modelos integrales de proyección para *Astrocaryum mexicanum*:

Comparación 1975-1981 vs 2005-2013

Como una consecuencia directa de los cambios registrados en las tasas vitales de *A. mexicanum*, los modelos integrales de proyección construidos para el periodo 1975-1981 (IPM_O) y 2005-2013 (IPM_N)

mostraron diferencias importantes, siendo el aumento en la fecundidad es el cambio más evidente en el *kernel* proyectado (Fig. 13).

Los individuos juveniles, introducidos en el IPM como un estadio discreto, registraron cambios importantes en el largo plazo, la supervivencia pasó de 0.96 en el IPM_O a 0.98 en el IPM_N, mientras que su tasa de progresión a la etapa adulto pasó de 0.052 a 0.104 respectivamente.

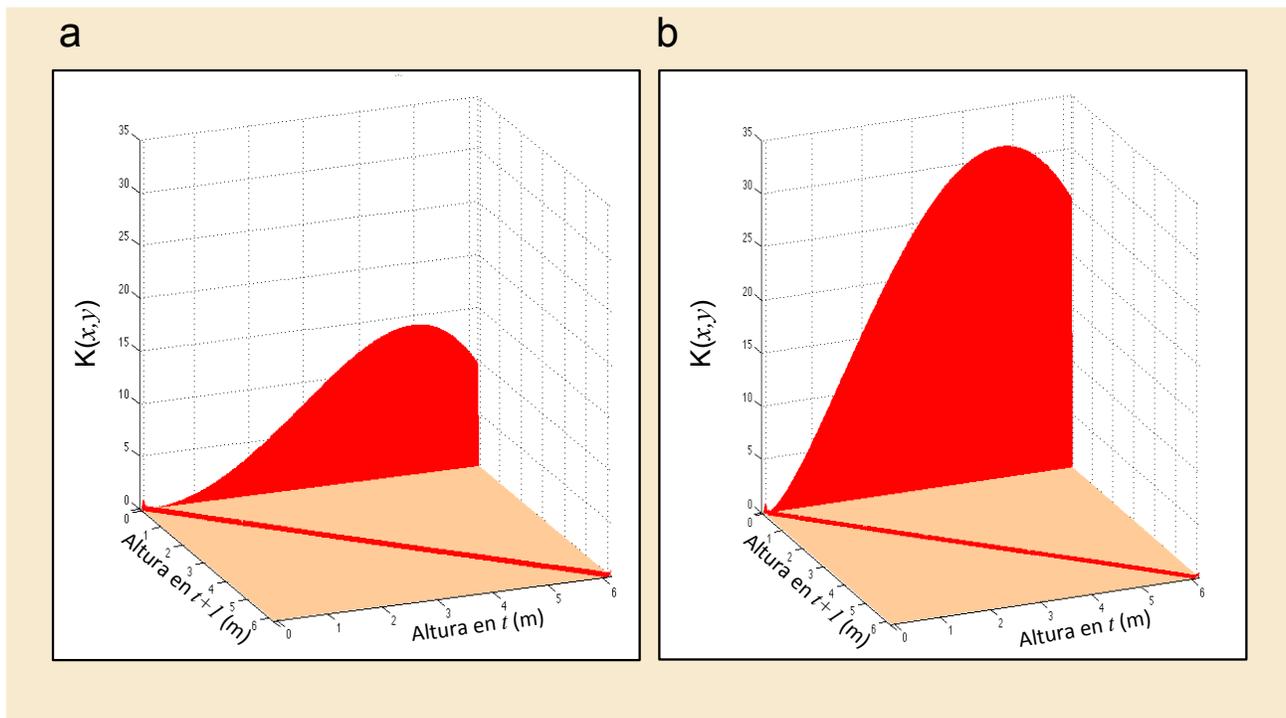


Figura 13. Modelos Integrales de Proyección (IPM) para *Astrocaryum mexicanum*. (a) IPM para el periodo 1975-1981. (b) IPM para el periodo 2005-2013. Cada matriz contiene las probabilidades anuales de transición integrando la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad como un promedio de los SOP ($n=6$).

Por su parte, la tasa de crecimiento poblacional estimada para el IPM_O fue de $\lambda=0.999$, valor ligeramente menor al proyectado por el modelo matricial desarrollado previamente ($\lambda=1.004$, Piñero *et al.* 1984; véase apartado 3.3.1); la proyección de este parámetro en 39 años, indica un decrecimiento acumulado de 3.8% en la población (Fig 16a).

Manteniendo constantes las tasas de transición registradas durante el primer periodo para las etapas más tempranas el ciclo de vida de la palma (*i.e.* semillas y plántulas), el modelo construido para el periodo reciente

proyectó una tasa de crecimiento poblacional anual de 1.1% ($\lambda=1.011$), así como un crecimiento poblacional acumulado de 54% en 39 años (Fig 16b), valor inferior a las estimaciones que se hicieron mediante el ajuste a la trayectoria observada en el largo plazo (2.9% anual).

El análisis de elasticidad proyectó para ambos periodos que alteraciones en las tasas demográficas de los individuos de fases tempranas alterarían en mayor medida a la λ (Fig. 14a,b), sin embargo, este resultado parece ser un efecto de la forma en que las categorías tempranas se integraron al IPM (como estadios discretos), pues al sumar la elasticidad para diferentes etapas del ciclo de vida de la palma, ésta resultó ser mayor

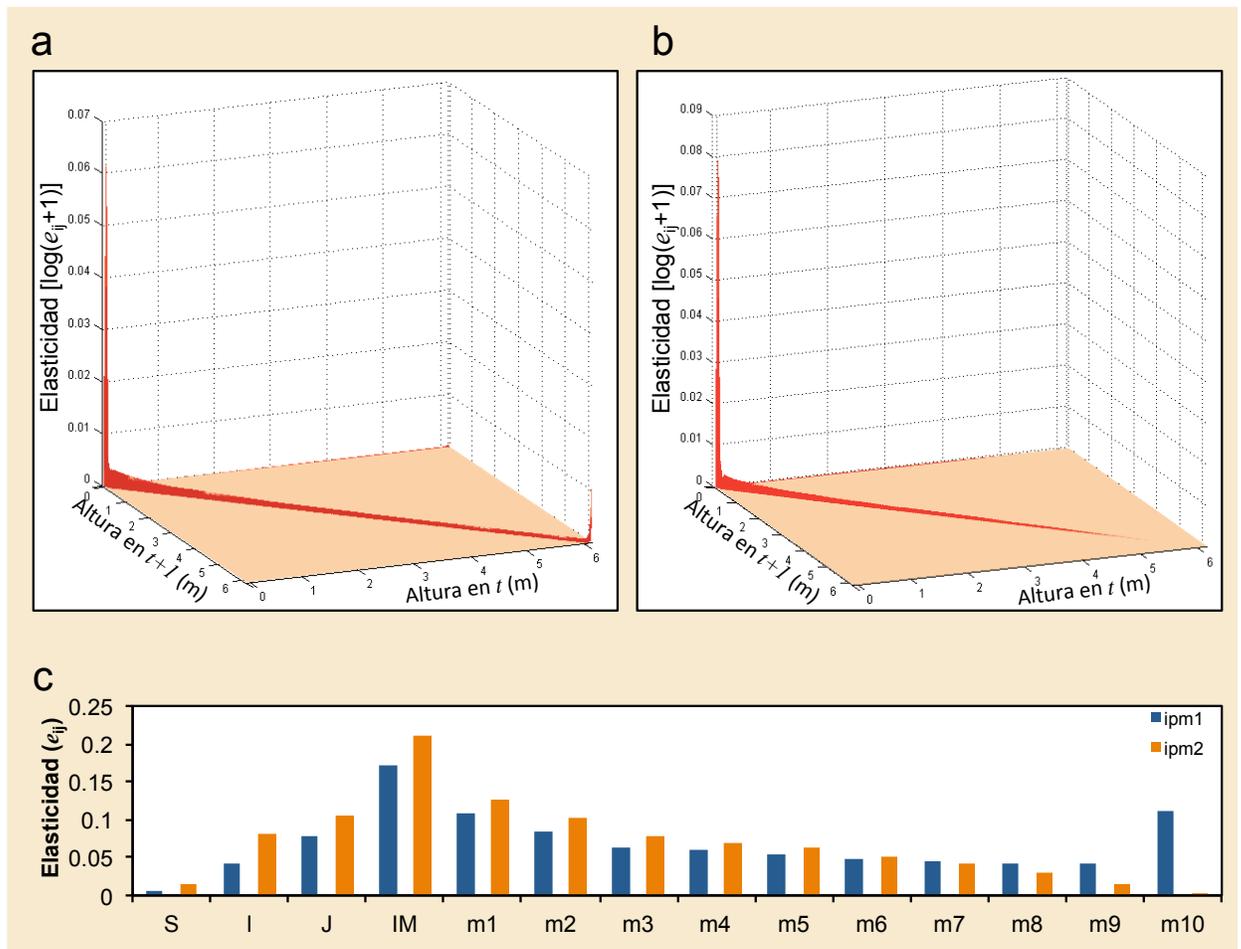


Figura 14. Elasticidad de la tasa de crecimiento poblacional ante perturbaciones proporcionales en las tasas de transición. (a) Elasticidad del modelo integral de proyección construido para el periodo 1975-1981. (b) Elasticidad del modelo integral de proyección construido para el periodo 2005-2013. (c) Suma de elasticidades para cada etapa del ciclo de vida de la palma: S=semillas, I=infantiles, J=juveniles, IM=adultos inmaduros (0-50 cm), m1-m10= adultos reproductivos categorizados en intervalos de 50 cm.

para los individuos inmaduros, disminuyendo hacia estadios más avanzados o más tempranos (Fig. 14c).

Las simulaciones numéricas sobre el IPM_N , indicaron que un incremento del 4.3% en la probabilidad de progresión de las palmas infantiles (al afectar la supervivencia), sería suficiente para alcanzar el valor de λ_{obs} (Fig. 15a) así como la trayectoria poblacional que se observó en el largo plazo (Fig. 16c); cuando la supervivencia no fue afectada, se requirió de un valor más alto en la tasa de progresión para alcanzar la λ_{obs} (6.3%) (Fig. 14a). Un análisis equivalente desarrollado elevando la tasa de supervivencia tanto en la permanencia como en la progresión, reveló que la λ_{obs} se alcanzaría con un incremento del 13.6%; sin embargo, esto supondría una mortalidad muy baja (*ca.* 1%) para este estadio de desarrollo (Fig. 15b).

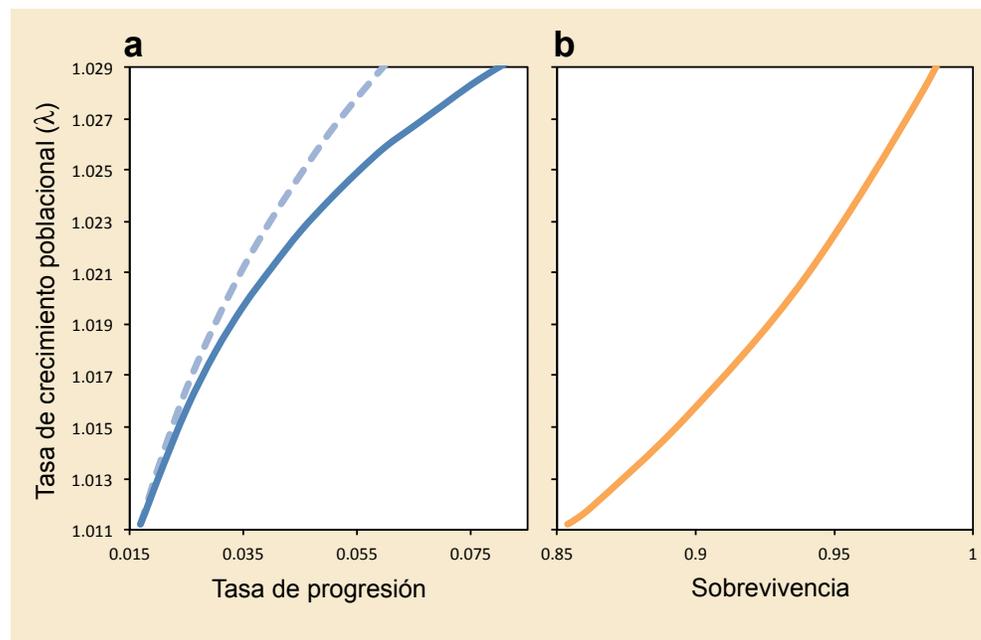


Figura 15. Sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional (λ) ante elevaciones en tasas vitales de los individuos infantiles. (a) Sensibilidad de λ ante aumentos en la tasa de progresión afectado a la supervivencia (línea discontinua) y sin afectarla (línea continua). (b) Sensibilidad de λ ante aumentos en la probabilidad de supervivencia. Las simulaciones fueron hechas en el modelo integral de proyección construido para el periodo 2005-2013 (Fig. 12b).

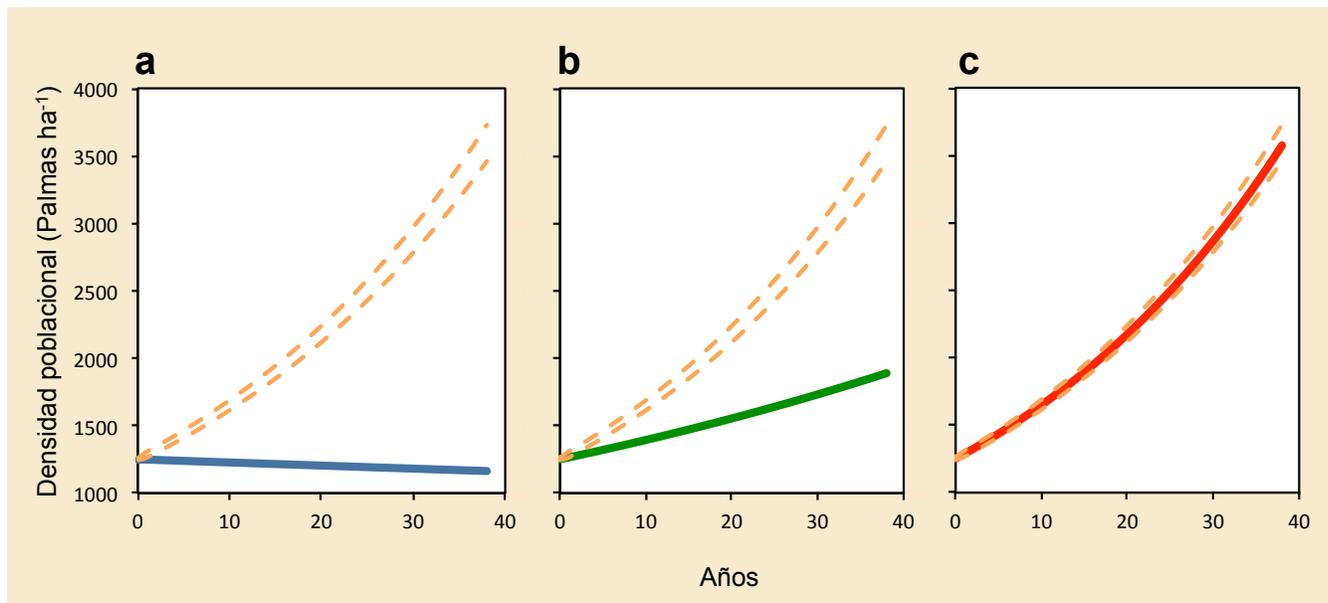


Figura 16. Trayectorias observadas y simuladas para la población de *Astrocaryum mexicanum* para un periodo de 39 años. Las líneas naranjas discontinuas representan el límite superior e inferior de la trayectoria observada generados al ajustar un modelo GLM exponencial a los datos de las abundancias en todos los censos y sitios evaluados (ver Fig. 7a). (a) Trayectoria poblacional esperada proyectando el IPM obtenido para el periodo 1975-1981. (b) Trayectoria poblacional esperada proyectando el IPM obtenido para el periodo 2005-2013 (manteniendo constante la probabilidad de progresión de los individuos infantiles). (c) Trayectoria poblacional proyectada al incrementar la probabilidad de progresión de individuos infantiles en b).

El experimento de respuestas de tablas de vida (LTRE) calculado a partir de las diferencias entre el IPM_N y el IPM_O (Fig. 17), mostró que los cambios en las tasas vitales que han afectado en mayor medida a la tasa de crecimiento poblacional en el largo plazo se han derivado de los cambios experimentados por las categorías tempranas (juveniles e inmaduros). En menor medida, los individuos reproductivos también han contribuido positivamente al cambio experimentado en la λ , con excepción de los adultos mayores que contribuyeron en sentido negativo a esta medida poblacional (Fig. 17b) como una consecuencia directa de la disminución observada en su supervivencia y crecimiento. La diferencia entre $\lambda_{2005-2011}$ y la λ_{obs} puede atribuirse a cambios en las probabilidades de transición de los individuos infantiles.

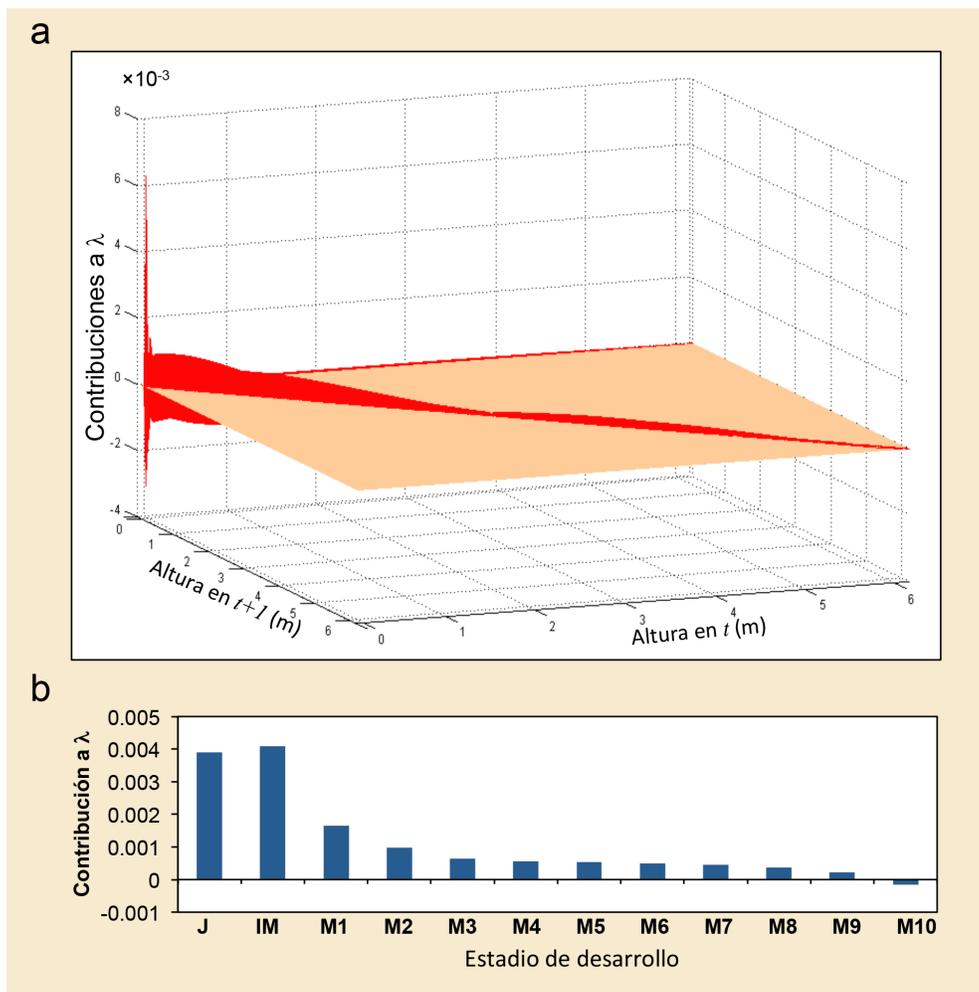


Figura 17. Contribución de los cambios en las probabilidades de transición observadas en el largo plazo a la tasa de crecimiento poblacional (λ). (a) Superficie del experimento de respuestas de tablas de vida (LTRE) construido a partir de las diferencias observadas entre los periodos evaluados ponderadas por su sensibilidad promedio. (b) Suma de contribuciones para cada etapa del ciclo de vida de la palma; J=juveniles, IM=adultos inmaduros (0-50 cm), m1-m10= adultos reproductivos categorizados en intervalos de 50 cm.

5.6 Efectos del crecimiento poblacional de *Astrocaryum mexicanum* sobre la comunidad arbórea

La comunidad de especies arbóreas distintas a *A. mexicanum* ha presentado cambios importantes en el largo plazo. En los SOP ubicados en el bosque maduro (área total: 3600 m²), la densidad de individuos ha pasado de 326 en el año 1976 a 256 en 2013 (-22%), mientras que la riqueza y diversidad rarificada de especies ha pasado de 92 a 61 (-34%) y de 2.61 a 1.61 (-36%; Índice de diversidad de Shannon) respectivamente.

Estos 3 parámetros observaron una relación negativa con la cobertura de las copas de *A. mexicanum*. Sin embargo, cuando los árboles del sotobosque (<10 m de altura) se analizaron por separado con respecto a los árboles del dosel (>10 m), la tendencia negativa se mantuvo con la densidad de individuos de ambos estratos, pero en el caso de la riqueza y diversidad de especies, no se registró esa tendencia para los árboles del dosel (Fig 18).

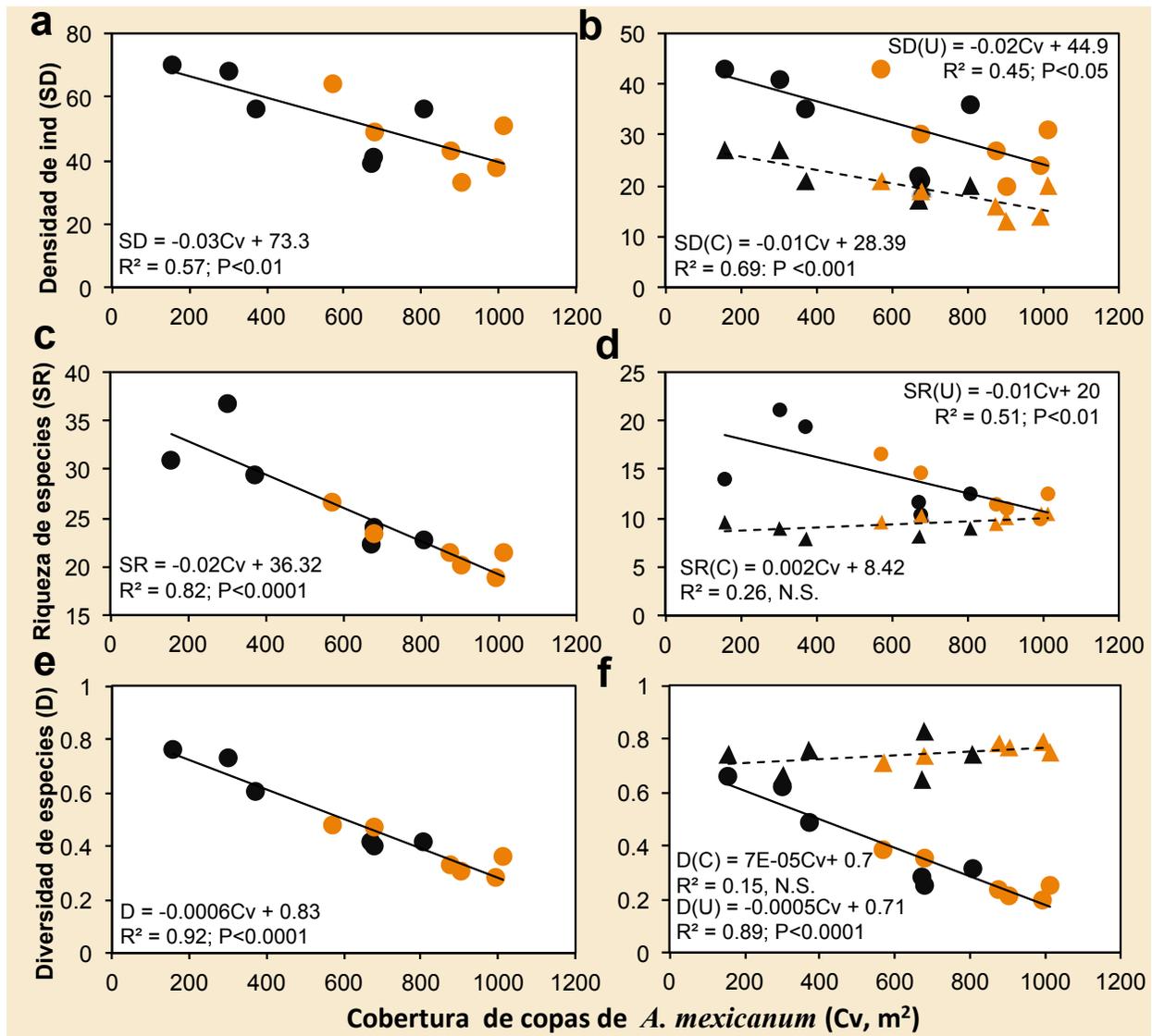


Figura 18 . Efectos del crecimiento poblacional de *Astrocaryum mexicanum* sobre la comunidad arbórea. (a) Relación entre la abundancia de árboles de cada SOP y la cobertura de las copas de *A. mexicanum*, los símbolos negros indican los datos obtenidos en el censo de 1976 y los símbolos naranjas indican los correspondientes al 2013. (b) Relación entre la abundancia de árboles del sotobosque (U; indicado por círculos, individuos con DAP >3.3 cm y altura menor a 10 m) y del dosel (C; indicado por triángulos, individuos con alturas superiores a 10m) y la cobertura total de copas de *A. mexicanum* (C_v) incluyendo sitios cerrados en 1976 y 2013, se indica el modelo con mejor ajuste y el nivel de significancia. (c) Relación entre la densidad de especies distintas de *A. mexicanum* y la cobertura de copas de la palma. (d) Relación entre la densidad de especies por estrato y la cobertura de copas. (e) Relación entre la diversidad de cada SOP y la cobertura de copas de *A. mexicanum*. (f) Relación entre la diversidad de cada SOP y la cobertura de *A. mexicanum* haciendo una distinción de estrato.

Considerando todos los SOP, en 1976 los individuos de *A. mexicanum* (con altura ≥ 1.3 m) representaban en 1976 el 51% de los árboles del sotobosque, mientras que en 2013 representaron el 71% (Fig. 19a). El cambio fue más dramático al comparar el área basal de las especies, pues la contribución de *A. mexicanum* ha pasado de un 32% en 1976 a un 72% en 2013 (Fig 19b).

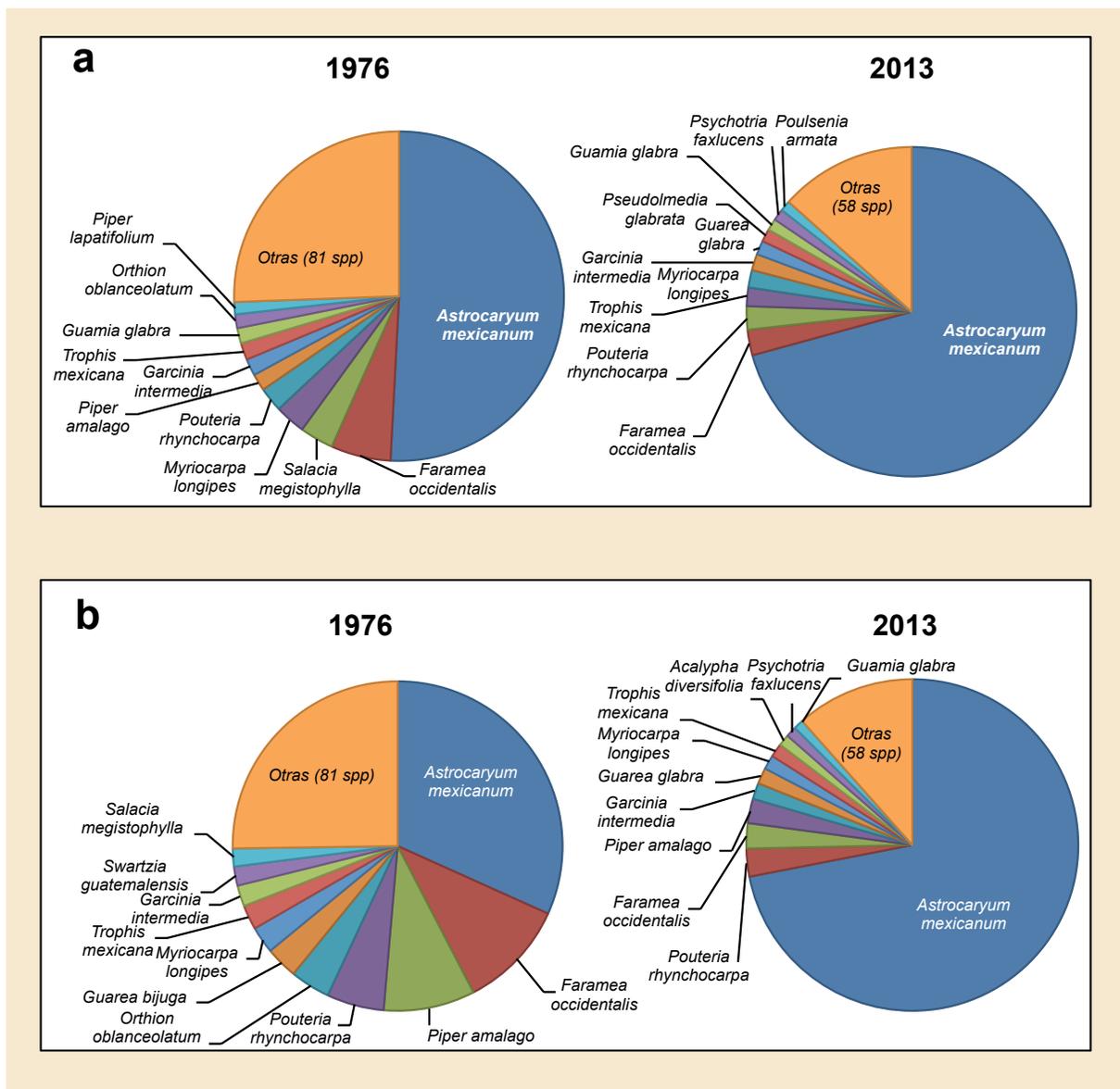


Figura 19 . Cambios en la composición de la comunidad vegetal en el largo plazo. (a) Abundancia relativa de las especies registradas en los SOP ($n=8$) en 1976 y 2013. **(b)** Área basal relativa de las especies registradas en los SOP en 1976 y 2013.

En general, las especies con menor densidad inicial tendieron a aumentarla, mientras que las especies con abundancia inicial más alta la disminuyeron (Fig. 20). El caso de *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), la segunda especie más dominante en el sotobosque de la selva, fue particularmente notorio, pues pasó de una densidad de 37 individuos 1976 a una de 19 en 2013 (Área total: 3600 m²). Cuando el cambio de densidad observado en esta especie (Δ_{Fo}) fue correlacionado con el cambio en la densidad de *A. mexicanum* (Δ_{Am}), una fuerte relación negativa fue encontrada (Fig. 21).

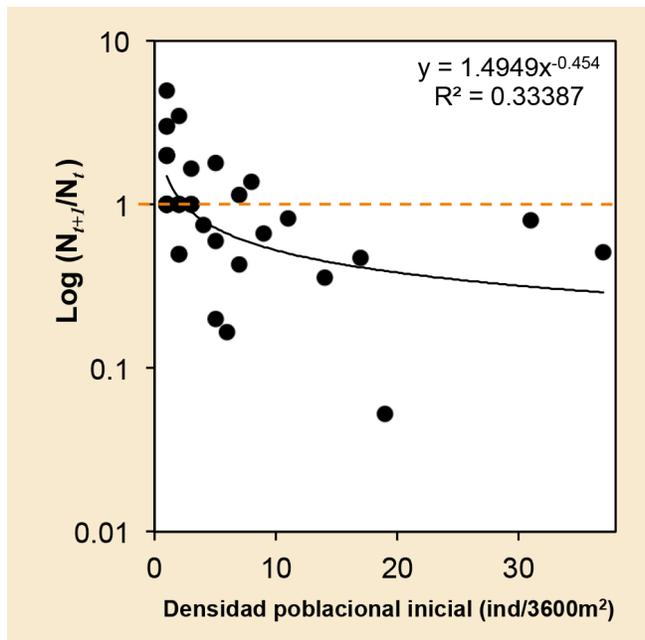


Figura 20. Regulación poblacional de otras especies de la comunidad arbórea.

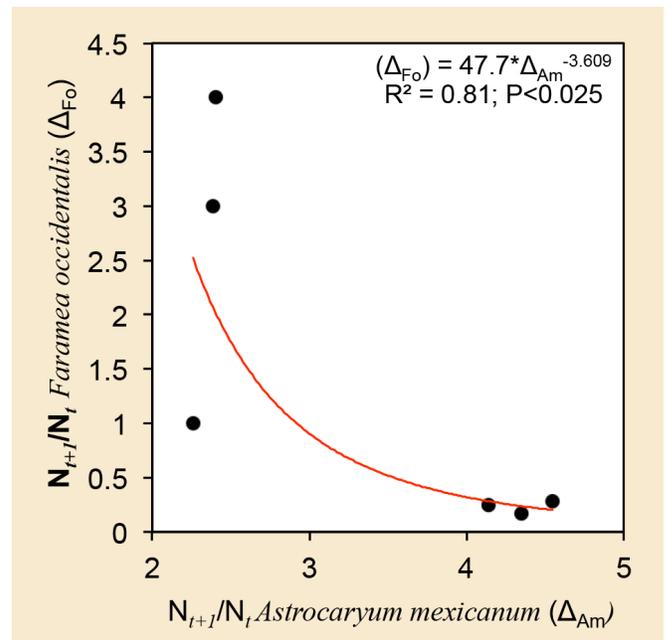


Figura 21. Relación entre los cambios numéricos observados en el largo plazo para la población de *A. mexicanum* y la población de *Faramea occidentalis*, la segunda especie más abundante del sotobosque ($n=6$ SOP).

Los análisis de dispersión espacial mostraron que en la actualidad, los árboles se encuentran sobre-dispersos con relación a los individuos de *A. mexicanum* (Índice de dispersión= 1.11 ± 0.05) y están agrupados entre sí (Índice de dispersión= 0.85 ± 0.06) (Tabla2; véase Fig. 22). La prueba de t muestra que estos valores son distintos de los esperados por azar ($P < 0.05$ en ambos casos).

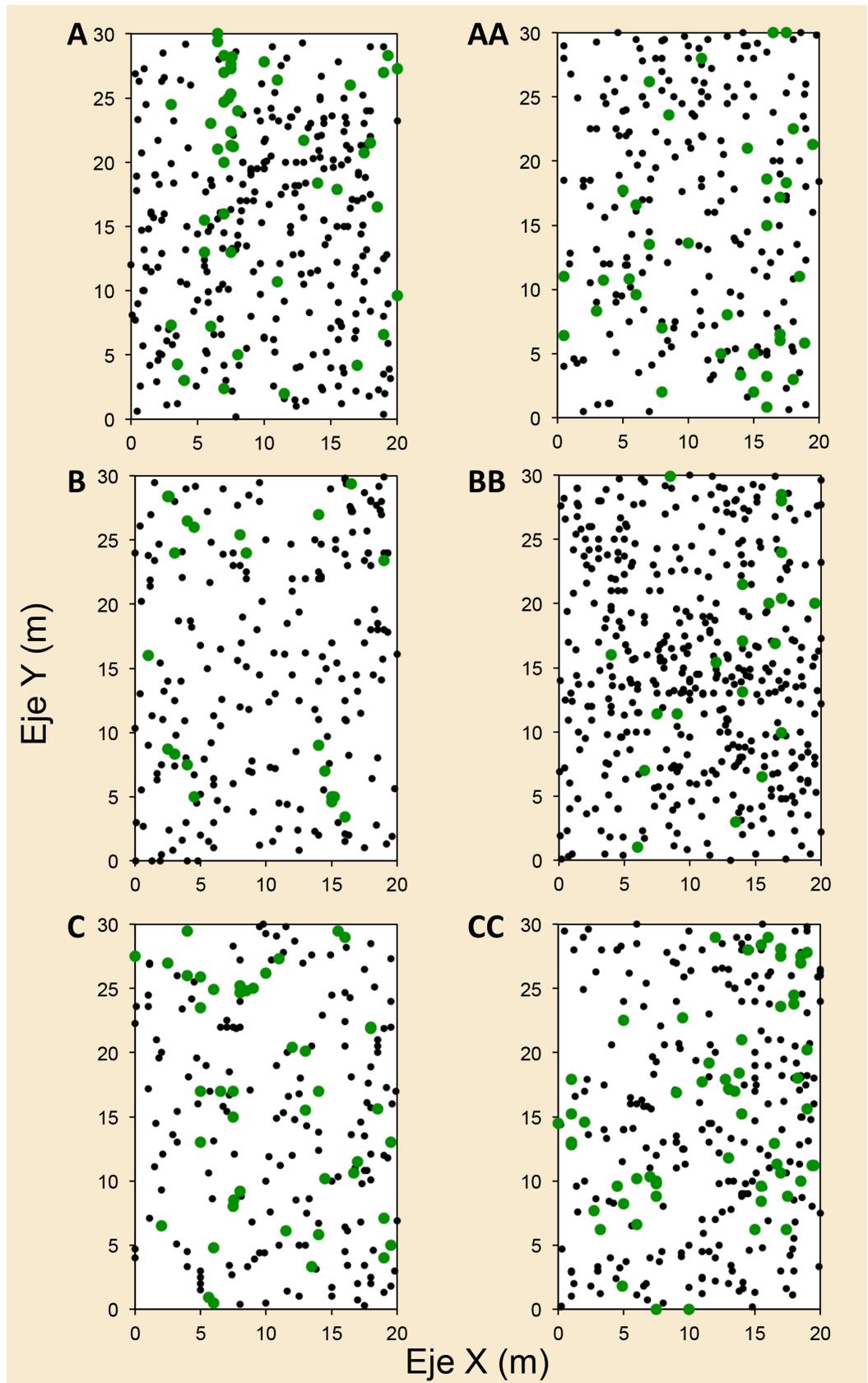


Figura 22 . Mapas esquemáticos de la posición actual de los individuos adultos de *Astrocaryum mexicanum* e individuos de otras especies (1-5 cm DAP) en los SOP. Los puntos negros indican individuos con tallo de *A. mexicanum*, mientras que los puntos verdes representan individuos de otras especies.

Sitio		<i>A. mexicanum</i> - Árbol (a)	Árbol-Árbol (b)
A <i>A.m.</i> = 278 A = 45	Az	1.95 ± 0.17 m	
	O	2.15 ± 0.06 m	1.68 ± 0.17 m
	ID	1.10	0.86
AA <i>A.m.</i> = 210 A = 36	Az	2.20 ± 0.21 m	
	O	2.17 ± 0.09 m	2.20 ± 0.18 m
	ID	0.99	1.00
B <i>A.m.</i> = 205 A = 22	Az	2.88 ± 0.36 m	
	O	3.37 ± 0.13 m	1.78 ± 0.42 m
	ID	1.17	0.62
BB <i>A.m.</i> = 417 A = 20	Az	3.04 ± 0.39 m	
	O	3.17 ± 0.09 m	3.10 ± 0.45 m
	ID	1.04	1.02
C <i>A.m.</i> = 159 A = 44	Az	1.98 ± 0.17 m	
	O	2.04 ± 0.08 m	1.50 ± 0.15 m
	ID	1.03	0.76
CC <i>A.m.</i> = 240 A = 57	Az	1.72 ± 0.13 m	
	O	2.30 ± 0.10 m	1.43 ± 0.13 m
	ID	1.33	0.83
Promedio	Az	2.30 ± 0.22 m	
	O	2.53 ± 0.24 m	1.95 ± 0.25 m
	ID	1.11 ± 0.05	0.85 ± 0.06
	Estadístico de prueba (t)	2.148	-2.353
	Valor de P	<0.05	<0.05

Tabla 2. Índices de dispersión (ID) entre los individuos de *Astrocaryum mexicanum* o un árbol (según se indique) y sus árboles vecinos. Se presentan los resultados de las distancias medias esperadas por azar (Az) y las observadas (O) para cada sitio [Distancias (± un error estándar)] entre un individuo de *A. mexicanum* y un árbol (a) y entre árboles (b), considerando los individuos adultos de *A. mexicanum* (A.m.) y los individuos de 1-5 cm DAP de otras especies (A), en la columna "sitio" se indican los tamaños de muestra correspondientes. ID>1 indican una distribución sobredispersa, ID=1 distribución al azar, y ID<1 distribución agregada. La última fila indica los valores promedios en cada caso; el t-statistic evaluó la desviación del ID observado del valor esperado por azar (1).

Finalmente, el análisis multivariado de ordenación sobre la composición de la comunidad desarrollado a partir de los censos de 1975 y 2013 en los SOP, mostró diferencias importantes entre los estratos de la selva y los periodos estudiados, sin embargo, la composición del sotobosque mostró diferencias más importantes que el dosel de la selva (Fig. 23).

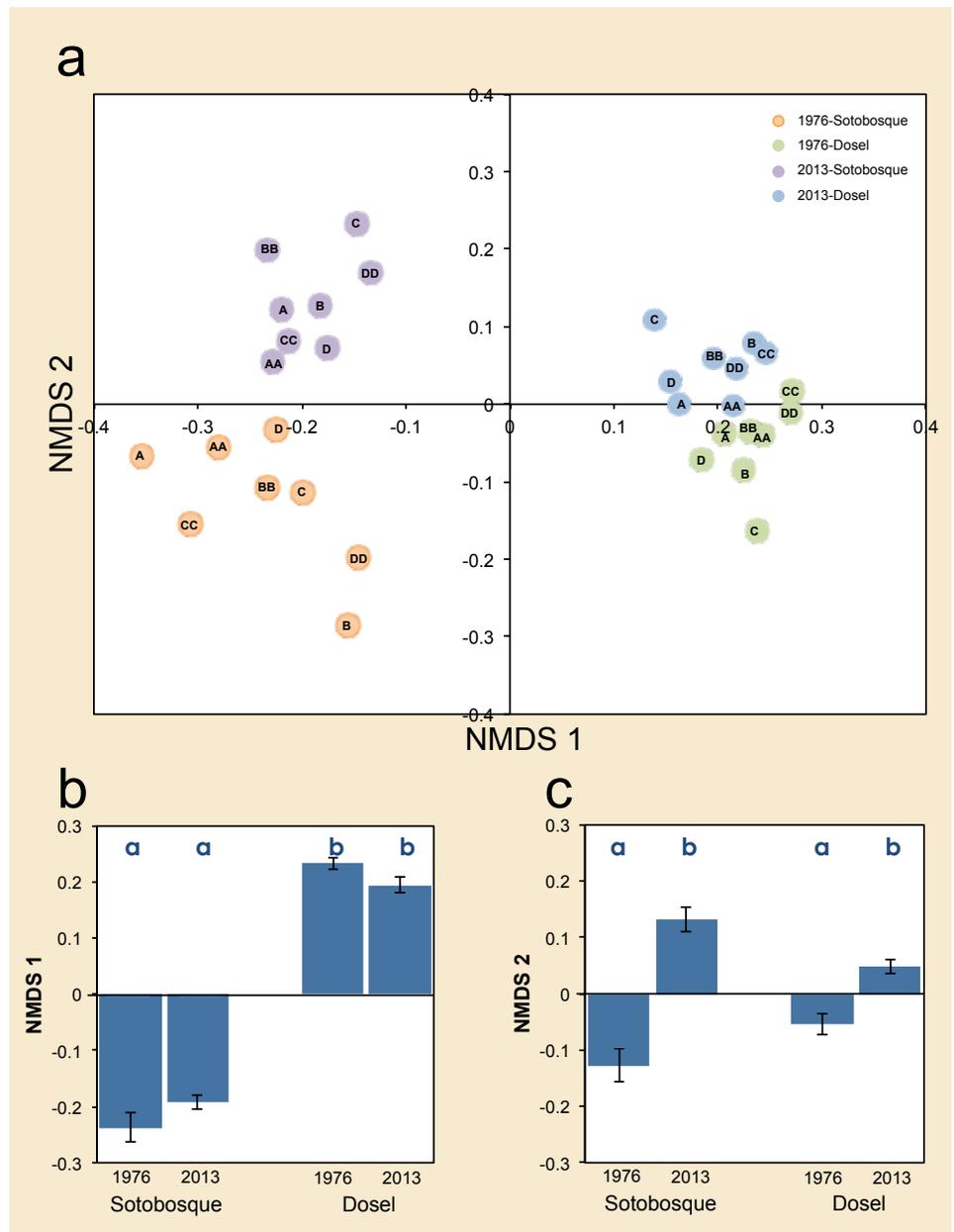


Figura 23. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico sobre la composición de la comunidad arbórea de la EBLT en 1975 y 2013. (a) NMDS separando los SOP, años de censo y estrato. (b) y (c) Promedio para cada estrato y año para cada dimensión del NMDS \pm EE, las letras indican la presencia/ausencia de diferencias significativas con una prueba *post-hoc* de Bonferroni. Para ambas dimensiones $P \leq 0.001$, estrés: 0.1354.

6. DISCUSIÓN

En los bosques tropicales las palmas suelen alcanzar mayores densidades que la mayoría de las especies arbóreas, llegando a ser un componente estructural importante para el funcionamiento de todo el ecosistema (Henderson, 1995; Johnson, 1996; Borchsenius, 1997; Beck, 2006). Por ello, y considerando que en la actualidad una gran parte de las selvas, aún las protegidas, se encuentran sujetas a presiones antrópicas (Laurance *et al.*, 2012), los resultados de este estudio son de gran relevancia.

Los resultados documentan la explosión demográfica de la palma *Astrocaryum mexicanum* en una reserva biológica (EBLT). La población ha crecido exponencialmente durante las últimas cuatro décadas a una tasa anual *ca.* 3%, la cual es notablemente mayor a las registradas para otras especies arbóreas tropicales con poblaciones de alta densidad (Condit *et al.*, 1998). Al parecer, este fenómeno ha resultado de los efectos sinérgicos de la fragmentación del bosque y la defaunación de mamíferos medianos y grandes en la localidad de estudio. Los resultados de otros estudios sugieren que estos efectos podrían ser generales en las especies de palmas. Prueba de ello es que las poblaciones de *Astrocaryum aculeatissimum*, *Euterpe edulis*, *Geonoma schottiana* y *Attalea humulis* han sido capaces de mantenerse estables o crecer en hábitats fragmentados en bosques atlánticos de Brasil (Souza & Martins, 2004; Portela *et al.*, 2010). Asimismo, las poblaciones de las palmas *Astrocaryum standleyanum* y *Astrocaryum murumuru*, han aumentado notablemente su reclutamiento en los bosques tropicales defaunados de Panamá y Perú, respectivamente (Wright *et al.*, 2000; Silman *et al.*, 2003).

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que los efectos de fragmentación y defaunación han relajado o eliminado factores que en el pasado regulaban a la población manteniéndola en un equilibrio demográfico. Como se discutirá a continuación, el efecto del aumento en la disponibilidad de los recursos lumínicos debido a una mayor tasa de apertura de claros (Fig.9) y de la reducción en las presiones de herbivoría y pisoteo ejercidas en el pasado por los mamíferos de mediano y gran tamaño, son factores involucrados en el aumento poblacional observado.

6.1 Efectos sobre las tasas vitales de la palma

Las tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad de las palmas variaron a través del tiempo de manera diferencial, en función de la fase de su ciclo de vida. Así, las tasas de supervivencia y crecimiento de los individuos jóvenes aumentaron con el tiempo mientras que aquellas de los adultos mayores disminuyeron. Por su parte, la fecundidad aumentó de manera general. Los factores causales relacionados con los efectos de fragmentación y defaunación, que han producido estas variaciones, son explicados a continuación.

6.1.1 Efectos en la supervivencia

6.1.1.1 Semillas

Estudios previos sobre la demografía de palmas en hábitats defaunados han registrado un aumento en la supervivencia de sus semillas, especialmente cuando éstas son de tamaño grande (Silman *et al.*, 2003; Wyatt & Silman, 2004). En este estudio no se encontró tal aumento ya que la tasa de remoción de semillas de *A. mexicanum* ejercida por mamíferos se mantuvo aproximadamente constante a través del tiempo (Fig. 12). Kurten (2013) discute que la fauna remanente en hábitats defaunados (generalmente animales de tamaño pequeño) puede compensar la depredación de semillas que era efectuada en el pasado por los mamíferos medianos y grandes. Así, a pesar de que tales mamíferos han disminuido o desaparecido en la EBLT (Estrada *et al.*, 1993; Martínez-Gallardo & Sánchez-Cordero, 1997), es probable que las poblaciones de mamíferos pequeños que consumen las semillas de *A. mexicanum* (ratones y ardillas) estén aumentando debido a una menor presión por parte de sus depredadores y/o a una menor competencia con animales desaparecidos que consumían los mismos recursos alimenticios (véase Chinchilla, 2009; Dirzo *et al.*, 2014). Se sabe que los ratones *Heteromys desmarestian* y

Peronyscus mexicanus remueven activamente los frutos de *A. mexicanum* (Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo, 1998). Sin embargo, no es claro si estos animales son primordialmente depredadores o pueden fungir como dispersores secundarios. Brewer y Webb (2001) observaron que en Belice, alrededor del 30% de las semillas de *A. mexicanum* removidas por ratones son enterradas y olvidadas, hecho que permite su posterior germinación (Sarukhán, 1978; Eguiarte *et al.*, 1993). Este mismo comportamiento se ha observado para agutíes que consumen semillas de otras especies del género *Astrocaryum* en selvas de Centroamérica (Gálvez *et al.*, 2009). Por lo tanto, a pesar de que la tasa de remoción de semillas haya permanecido constante a través del tiempo, tal comportamiento puede determinar que en términos efectivos más semillas sobrevivan, germinen y transiten al estadio de plántulas, sobretodo considerando que con el tiempo ha habido un aumento en la cantidad de semillas producidas por la población de la palma (véase apartado 6.1.3).

6.1.1.2 Etapas post-semilla

La curva de supervivencia de *A. mexicanum* (*i.e.* el cambio en la probabilidad de supervivencia a lo largo del ciclo de vida de las palmas) observada durante el periodo 1975-1981, es similar a la encontrada para otras especies de palmas, en la que se observa un pico de mortalidad grande durante las fases iniciales del ciclo de vida (semillas, plántulas y juveniles) y otro pequeño hacia los estadios más avanzados (Van Valen 1975, Enright & Watson, 1992). En los años recientes (2005-2013) la tasa de mortalidad de las palmas jóvenes disminuyó mientras que aquella de las palmas adultas aumentó notablemente (Fig. 10a). A pesar de no contar con estimaciones directas sobre la supervivencia de las plántulas para los años recientes, la disminución en la tasa de mortalidad observada en los juveniles hace suponer un efecto similar sobre éstas. Una explicación a estos cambios demográficos puede encontrarse en los efectos de defaunación y fragmentación. Es posible que la defaunación de mamíferos

herbívoros medianos y grandes haya llevado a una reducción en la mortalidad de las palmas jóvenes. Los estudios de Dirzo y Miranda (1990, 1991) apoyan esta idea, pues mostraron que en la EBLT el ramoneo y pisoteo de plántulas de varias especies ha desaparecido por completo, con efectos positivos sobre su densidad. Un estudio experimental de defoliación mostró que eventos puntuales de pérdida total del área foliar reduce notablemente la supervivencia de las palmas jóvenes de *A. mexicanum* (Mendoza *et al.*, 1987). En la actualidad, sin embargo, tal nivel de defoliación es prácticamente inexistente. Otro elemento que apoya la idea de la defaunación como factor causal del aumento de la supervivencia de las palmas jóvenes, es un estudio experimental de exclusión de vertebrados realizado durante el periodo comprendido entre 1985 y 1991 en la EBLT. Este estudio encontró que la densidad de palmas jóvenes de *A. mexicanum* en sitios bajo exclusión de vertebrados fue similar al encontrado en sitios expuestos a la fauna durante este periodo, implicando una baja o nula actividad de mamíferos herbívoros (M. Martínez-Ramos, datos no publicados).

Por su parte, el aumento de la mortalidad en los individuos adultos de edades mayores parece estar asociado con una mayor dinámica de formación de claros en años recientes (Fig. 9). La mortalidad de las palmas adultas de *A. mexicanum* en la EBLT es causada primordialmente por los daños físicos durante la caída de ramas y/o árboles que abren claros en el dosel (Martínez-Ramos *et al.*, 1988a,b). Un factor de mortalidad adicional parece estar relacionado con un problema fisiológico ocasionado cuando las palmas quedan expuestas directamente a la radiación solar por periodos prolongados (Martínez-Ramos *et al.*, 1988b); se ha observado que las palmas adultas en sitios abiertos producen hojas reducidas en tamaño y número y adquieren un color amarillento (indicación de clorosis; M. Martínez-Ramos, obs. pers.); este factor queda por ser explorado en estudios futuros.

6.1.2 Efectos en el crecimiento

El crecimiento en la longitud del tallo de *A. mexicanum* a lo largo de su ciclo de vida observó cambios importantes en el largo plazo. Mientras que los individuos pre-reproductivos y los adultos con alturas inferiores a los 3 m exhibieron mayores tasas de crecimiento en el presente que en el pasado, las palmas de mayor tamaño mostraron una disminución en años recientes (Fig. 10b). Estos resultados parecen estar asociados con las nuevas condiciones lumínicas en la selva, debido a la elevación en la tasa de formación de claros, y con la disminución de la herbivoría y pisoteo ejercidas en el pasado por los mamíferos medianos y grandes sobre las palmas más jóvenes. Estudios anteriores han mostrado que el aumento de la disponibilidad lumínica sobre las copas de *A. mexicanum*, producido por la apertura de claros, permite un mayor crecimiento de las palmas, sobretodo durante su fase adulta (Martínez-Ramos *et al.*, 1988b; Martínez Ramos & Álvarez-Buylla, 1995; Crompton, 2007). Respuestas similares han sido documentadas para otras especies de palmas tolerantes a la sombra como *Geonoma cuneata*, *G. congesta*, *G. machostachys* y *Asterogyne martiana* (Chazdon, 1986; Svenning, 2002). Sin embargo, como se ha discutido para el patrón de supervivencia, la incidencia directa de la radiación solar por periodos prolongados sobre las copas de *A. mexicanum*, tiene consecuencias negativas. Considerando esto, es probable que los individuos más altos, que quedan expuestos por mayor tiempo a la radiación solar directa (véase Weiner & Thomas, 1986; Weiner, 1990), sufran una disminución en crecimiento debido a una condición de estrés fisiológico (Martínez-Ramos *et al.*, 1988b).

El aumento en el crecimiento de las palmas juveniles documentado recientemente podría estar asociado además del aumento de luz a otros factores. Esto se sugiere por el hecho de que un aumento en la densidad de palmas adultas conlleva a una reducción en el ambiente lumínico

experimentado por las palmas jóvenes, cuyas copas están cercanas al nivel del suelo. En comparación con las palmas de mayor tamaño, en los claros grandes las palmas jóvenes experimentan un aumento de su crecimiento de corta duración, ya que la luz se reduce rápidamente al nivel del suelo con el desarrollo vigoroso de la vegetación regenerativa (Martínez-Ramos, *et al.*, 1988b). El factor que puede estar involucrado en el aumento en el crecimiento de las palmas juveniles es la reducción de los daños físicos producidos por el ramoneo y pisoteo de los mamíferos herbívoros medianos y grandes (Dirzo & Miranda, 1990, 1991). En otras palmas pequeñas tolerantes a la sombra, se ha encontrado que aumentos en el área foliar producen la elevación del crecimiento en condiciones de sombra y sobretodo al aumentar la luz (Martínez-Ramos, *et al.*, 2009).

6.1.3 Efectos en la fecundidad

La fecundidad fue la tasa demográfica con cambios positivos más notables en el largo plazo. Tanto la probabilidad de reproducción como la producción de frutos aumentaron de manera consistente a lo largo de todo el periodo reproductivo del ciclo de vida de la palma (Fig. 11c,d). El estudio de Crompton (2007), mostró que la elevación en la disponibilidad lumínica produce un aumento en la producción de frutos de *A. mexicanum*. Este resultado es consistente con lo mostrado para la misma especie en un estudio comparativo entre sitios cerrados de selva madura y grandes claros (Martínez-Ramos *et al.*, 1988b; Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla, 1995). En conjunto, estos resultados confirman que restricciones de recursos lumínicos determinan la actividad reproductiva de *A. mexicanum*. La respuesta positiva de la reproducción ante elevaciones en la disponibilidad lumínica, podría ser general para las palmas tolerantes a la sombra, pues estudios previos han mostrado respuestas similares para otras especies (Chazdon, 1984; Cunningham, 1997; Svenning, 2002).

Un punto interesante en este patrón, es la observación de una moderada disminución en la probabilidad de reproducción al final del ciclo de vida de *A. mexicanum* (Fig 11c), este fenómeno es probablemente una evidencia de senescencia, como ha sido sugerido para otras especies de palmas (Chazdon, 1992; Enright, 1992; Enright & Watson, 1992; Barot & Gignoux 1999; Souza *et al.* 2003). Sin embargo, pareciera que solo algunos individuos experimentan esta disminución en su fertilidad, pues cuando un individuo continúa siendo reproductivo, aún en los estadios finales del ciclo de vida, su producción de frutos no muestra disminución alguna (Fig 11d); futuros estudios deben encaminarse a la evaluación de las razones fisiológicas o genéticas de esta variación (Eguiarte *et al.*, 1992; Jansen *et al.*, 2012).

6.2 Efectos en el nivel poblacional

Las variaciones observadas en las tasas vitales de *A. mexicanum* a través del tiempo, se tradujeron en términos netos en un aumento poblacional importante como se discute a continuación. Al considerar los cambios en las tasas vitales de los individuos juveniles y adultos, el modelo construido para el periodo 2005-2013, proyectó un ligero aumento en la tasa de crecimiento poblacional anual, pasando de $\lambda_{1975-1981}=0.999$ a $\lambda_{2005-2013}=1.011$. Como ha sido discutido para cada componente demográfico, las nuevas condiciones bióticas y abióticas acaecidas el interior de la EBLT durante las últimas décadas, parecen ser los factores causales que han permitido tal aumento. Sin embargo, el valor de $\lambda_{2005-2013}$, es menor al observado en el largo plazo ($\lambda=1.029$), cambios positivos en las tasas de supervivencia y crecimiento de los individuos infantiles, son suficientes para alcanzar el valor de la tasa de crecimiento poblacional observada en el largo plazo como es mostrado por el análisis de simulación numérica (Fig 15); tales aumentos en las tasas vitales de las plántulas estarían impulsados por la disminución en la presión ejercida

por los mamíferos herbívoros medianos y grandes, como es evidente en el caso de los individuos juveniles; sin embargo, es necesario que futuros estudios se enfoquen en la evaluación puntual de las tasas demográficas actuales de los individuos pertenecientes al estadio de plántula.

Los resultados muestran que para los dos periodos evaluados, la supervivencia y el crecimiento de los individuos pertenecientes a los estadios más tempranos presentaron los valores más altos de elasticidad (Fig 17a,b); sin embargo, este resultado parece ser un artefacto de la discretización del estadio continuo empleada para la construcción del *kernel*, pues la elasticidad es un índice relativo que es dividida entre todas las celdas de la “gran matriz” generando valores extremadamente pequeños para cada tasa de transición. Cuando las elasticidades fueron sumadas haciendo uso de la categorización propuesta por Piñero *et al.* (1984), los resultados de ambos modelos observaron que los valores más elevados de elasticidad están contenidos en los individuos adultos inmaduros (*i.e.* <0.5 m de altura) decreciendo a medida que los individuos alcanzan mayores y menores estadios de desarrollo (Fig 17c). Resultados similares han sido mostrados para otras especies con ciclos de vida largo (Silvertown *et al.*, 1993; Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla, 1995), indicando por un lado, que los individuos de estadios tempranos son clave en el comportamiento de la tasa de crecimiento poblacional (λ), pero por otro, que se encuentran sujetos a una fuerte presión de selección (De Kroon *et al.*, 1986; Ebert, 1999).

A pesar de los efectos negativos observados en la supervivencia y crecimiento de los individuos de los estadios más avanzados (Fig. 10), la población creció impulsada por tasas de reclutamiento más altas, así como una menor presión sobre los individuos de edades tempranas. Esto es apoyado por el balance del análisis retrospectivo de sensibilidad, donde las variaciones sufridas en el largo plazo en las tasas vitales los individuos

a lo largo del ciclo, mostraron los valores más elevados de contribución a λ en los estadios pre-reproductivos (<0.5 m de altura), mientras que los cambios sufridos en las tasas vitales de los individuos de estadios más avanzados mostraron una contribución prácticamente nula a esta medida demográfica (Fig. 17).

6.3 Efectos sobre la comunidad arbórea

Los resultados de este trabajo muestran que el aumento de la densidad poblacional de *A. mexicanum* ha reducido la abundancia y la diversidad de especies en la comunidad arbórea, sobre todo de aquella del sotobosque (Fig. 18). Este fenómeno podría reflejar un efecto de competencia o interferencia de *A. mexicanum* sobre las otras especies. Esta idea es apoyada por la relación negativa encontrada entre la tasa de cambio en la densidad de *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), la segunda especie más común en el sotobosque, y el aumento de la población de *Astrocaryum mexicanum* en los sitios de observación permanente (Fig 21).

El efecto de competencia y/o interferencia puede deberse a varias razones. La más evidente es la intercepción lumínica que producen las copas de esta palma (conformadas por más de 12 hojas dispuestas en espiral). Se ha documentado que una copa reduce la disponibilidad lumínica hasta en un 10% (Ishiwara, 1990; Dyer, 1990). Con el aumento de la población de palmas, el índice de área foliar de *A. mexicanum* ha aumentado con el tiempo hasta alcanzar un valor de 2.5, lo que implica tener dos capas y media de follaje por unidad de área (Apéndice 1), reduciendo, en consecuencia, la incidencia de luz a nivel del suelo. Un ambiente limitado en recursos lumínicos restringe la capacidad de regeneración (germinación, supervivencia y crecimiento de plántulas y brinzales) de otras especies, sobre todo de aquellas que demandan luz para crecer en el dosel. Esta idea es apoyada por el análisis espacial realizado

en este estudio, el cual muestra que en la actualidad existe un patrón agregado de los árboles y sobre-disperso entre éstos y las palmas (Fig. 22, Tabla 2). Dyer (1990) encontró una relación negativa entre un índice de interferencia lumínica de *A. mexicanum* y la abundancia y diversidad de especies de la comunidad regenerativa de árboles. Otros estudios realizados en ecosistemas forestales han mostrado que algunas especies abundantes, tolerantes a la sombra, forman capas densas de follaje que disminuyen la radiación lumínica con consecuencias negativas para la capacidad de regeneración de otras especies (Moore, 1973; Vandermeer, 1977; Frangi & Ponce, 1985; Denslow *et al.*, 1991).

Otra posible causa es la intercepción de la lluvia de semillas en las copas de *A. mexicanum*. Álvarez-Sánchez y Guevara (1990) mostraron que las copas de esta palma retienen cantidades importantes de hojarasca y semillas de los árboles del estrato medio-superior de la selva. Considerando la cantidad de hojarasca interceptada por la copa de una palma adulta promedio de *A. mexicanum* reportado por este trabajo, se puede estimar que durante el periodo 1975-2013 la población de esta palma a aumentado su retención de 18 a 59 Mg·ha⁻¹·año⁻¹ (Apéndice 1). Es esperable que esta función de intercepción de *A. mexicanum*, haya llevado a la formación de áreas con baja densidad de semillas y plántulas de otras especies arbóreas, especialmente en los sitios con mayor abundancia de palmas. Tal proceso podría ayudar al mantenimiento de la dominancia de *A. mexicanum* en la comunidad del bosque, restringiendo el establecimiento de especies típicas del dosel. Estudios futuros deben encaminarse a la evaluación explícita de la interferencia lumínica y de la lluvia de semillas ejercida por *A. mexicanum* sobre la regeneración de otras especies arbóreas y sus impactos en la estructura y composición futura del dosel de la selva.

La relación negativa encontrada entre la cobertura de las copas de *A. mexicanum* y la abundancia de individuos del dosel de la selva, está probablemente relacionada con factores distintos a los discutidos hasta ahora, pues probablemente estos árboles han estado en el estrato superior de la selva desde antes de que ocurriera la expansión de *A. mexicanum* en la EBLT. El factor más plausible está relacionado con los efectos de borde relacionados con elevación en la penetración del viento, y la elevación en la temperatura en el interior del bosque, provocando su caída y la mayor apertura de claros en el dosel (Laurance *et al.*, 1998, 2001). Por otro lado, a pesar de que no se encontraron reducciones en la diversidad y riqueza en el dosel de la selva, es probable que en el futuro la disminución de estos parámetros observada en el sotobosque tenga implicaciones importantes para el dosel de la selva.

6.4 Consideraciones finales

Una reciente evaluación de expertos ha mostrado que las áreas naturales protegidas en los trópicos son especialmente vulnerables a las perturbaciones antrópicas, con profundas implicaciones para el mantenimiento de su biodiversidad (Laurance *et al.*, 2012). Por otro lado, una revisión reciente sobre la escala de la defaunación muestra que tal fenómeno es parte de una de las grandes manifestaciones de la época del Antropoceno, llamada así por la magnitud de los efectos contemporáneos de los humanos sobre el planeta (Dirzo *et al.*, 2014). En este contexto, el fenómeno documentado en este estudio puede no ser un hecho aislado, sino una muestra de los efectos en cascada ocasionados a partir de las perturbaciones humanas sobre los bosques tropicales alrededor del mundo.

Finalmente, este trabajo pone de relieve la importancia de los estudios desarrollados en el largo plazo para revelar la trayectoria

temporal de los cambios experimentados por los bosques tropicales bajo la influencia de actividades humanas y analizar la capacidad de áreas naturales protegidas para conservar la diversidad biológica y funcional en áreas intensamente perturbadas por el hombre. Esta necesidad de datos colectados en el largo plazo, está regida por la escala de tiempo en la que ocurren procesos ecológicos como la exclusión competitiva y la regulación de las poblaciones.

7. CONCLUSIONES

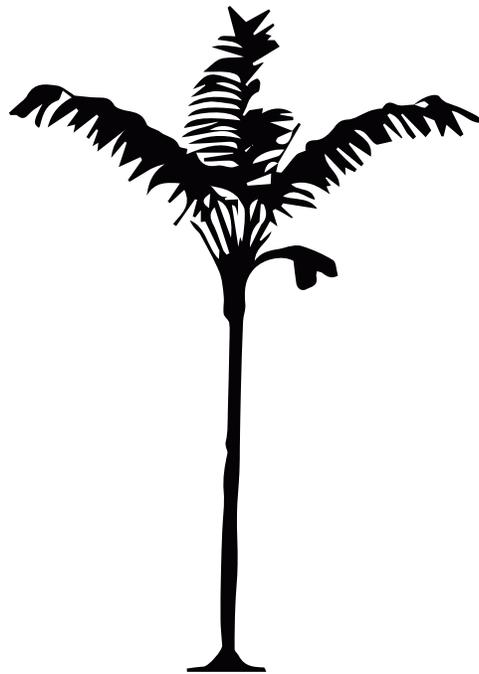
Las perturbaciones humanas que han ocurrido durante los últimos años en la región de Los Tuxtlas, han tenido consecuencias importantes en el interior de la selva protegida por la EBLT. Como una respuesta a los cambios en su microhábitat, la población de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* ha registrado un aumento exponencial durante las últimas décadas, pasando de un promedio de 1243 individuos adultos·ha⁻¹ en el año 1975 a 4058 individuos adultos·ha⁻¹ en 2013, con una tasa de crecimiento anual *ca.* 3%.

Cambios registrados en las tasas vitales de *A. mexicanum* a través del tiempo han conducido al aumento observado de su población. De manera general, se observó un incremento de la probabilidad de reproducción y de la producción de semillas por palma reproductiva, un aumento en la tasa de crecimiento de los individuos durante las primeras fases de su ciclo de vida, y un aumento de la supervivencia de las palmas juveniles. A pesar de que se observaron también cambios que afectaron en sentido negativo a la población, como una mayor mortalidad y una disminución en el crecimiento de los individuos adultos mayores, el balance demográfico global determinó el efecto positivo sobre la tasa de crecimiento poblacional.

Bajo un enfoque de efectos en cascada, el aumento de la disponibilidad de recursos lumínicos en el sotobosque y una reducción en la presión de mamíferos herbívoros medianos y grandes, ocasionada por la defaunación directa e indirecta, pueden identificarse como los principales factores que explican los cambios en las tasas vitales de la palma y el aumento numérico de su población.

Siendo *A. mexicanum* una especie dominante en la selva de estudio, su aumento poblacional ha tenido consecuencias negativas al nivel de la comunidad arbórea, produciendo una disminución en la abundancia, riqueza y diversidad de otras especies vegetales en el sotobosque, así como cambios en la composición de especies arbóreas. Estos cambios posiblemente se han producido por un efecto de competencia y/o interferencia de *A. mexicanum* hacia otras especies.

Finalmente, dada la importancia de *A. mexicanum* como un elemento estructurador del bosque estudiado, el notorio aumento de su población durante las últimas décadas pueden tener implicaciones importantes en las propiedades de todo el ecosistema, lo que requiere de estudios futuros.



8. LITERATURA CITADA

- Adler, P. B., Ellner, S. P., & Levine, J. M. (2010). Coexistence of perennial plants: An embarrassment of niches. *Ecology Letters*, 13, 1019–1029.
- Álvarez-Buylla, E. R., & García-Barrios, R. (1991). Seed and Forest Dynamics: A theoretical framework and an example from the Neotropics. *The American Naturalist*, 137(2), 133–154.
- Álvarez-Sánchez, J., & Guevara, S. (1999). Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. *Biotropica*, 31(1), 89–92.
- Arroyo-Rodríguez, V., Aguirre, A., Benítez-Malvido, J., & Mandujano, S. (2007). Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, 138(1-2), 198–206.
- Asquith, N. M., Terborgh, J., Arnold, A. E., & Riveros, M. C. (1999). The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology*, 15(02), 229–235.
- Asquith, N., Wright, S., & Clauss, M. (1997). Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology*, 78(3), 941–946.
- Barlow, J., Gardner, T. a, Araujo, I. S., Avila-Pires, T. C., Bonaldo, a B., Costa, J. E., ... Peres, C. A. (2007). Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(47), 18555–18560.
- Barot, S., Gignoux, J., & Menaut, J. C. (1999). Demography of a savanna palm tree: Predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 80, 1987–2005.
- Beck, H. (2006). A review of peccary–palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy*, 87(3), 519–530.
- Beck, H., Snodgrass, J. W., & Thebpanya, P. (2013). Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: Implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. *Biological Conservation*, 163, 115–121.
- Beckman, N. G., & Muller-landau, H. C. (2007). Differential effects of hunting on pre-dispersal seed predation and primary and secondary seed removal of two Neotropical tree species. *Biotropica*, 39(3), 328–339.
- Benítez-Malvido, J. (1998). Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*, 12(2), 380–389.
- Benítez-Malvido, J., & Martínez-Ramos, M. (2003). Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology*, 17(2), 389–400.
- Bierregaard, R. O., Gascon, C., Lovejoy, T. E., & Mesquita, R. (2001). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest* (p. 478). New Haven: Yale University.

- Bleher, B., Oberrath, R., & Böhning-Gaese, K. (2002). Seed dispersal, breeding system, tree density and the spatial pattern of trees – a simulation approach. *Basic and Applied Ecology*, 3, 115–123.
- Bodmer, R. E. (1995). Managing Amazonian wildlife : Biological correlates of game choice by detribalized hunters. *Ecological Applications*, 5(4), 872–877.
- Bond, W. J. (1995). Assessing the risk of plant extinction due to pollinator and disperser failure. En J. H. Lawton & R. M. May (Eds.), *Extinction rates* (pp. 131–146). Nueva York, EUA: Oxford University Press.
- Borchsenius, F. (1997). Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroi* (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 208, 187–196.
- Brewer, S., & Rejmánek, M. (1999). Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 10, 165–174.
- Brewer, S., & Webb, M. (2001). Ignorant seed predators and factors affecting the seed survival of a tropical palm. *Oikos*, 93, 32–41.
- Broadbent, E., Asner, G. P., Keller, M., Knapp, D., Oliveira, P., & Silva, J. (2008). Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, 141(7), 1745–1757.
- Brocardo, C. R., Zipparro, V. B., de Lima, R. a. F., Guevara, R., & Galetti, M. (2013). No changes in seedling recruitment when terrestrial mammals are excluded in a partially defaunated Atlantic rainforest. *Biological Conservation*, 163, 107–114.
- Brokaw, N. V. L. (1987). Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75, 9–19.
- Bruna, E. (2002). Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*, 132(2), 235–243.
- Bruna, E. M. (1999). Seed germination in rainforest fragments. *Nature*, 402, 139.
- Bruna, E. M., & de Andrade, A. S. (2011). Edge effects on growth and biomass partitioning of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*; Heliconiaceae). *American Journal of Botany*, 98(10), 1727–34.
- Bruna, E. M., & Ribeiro, M. B. N. (2005). The compensatory responses of an understory herb to experimental damage are habitat-dependent. *American Journal of Botany*, 92(12), 2101–6.
- Búrquez, A., Sarukhán, J., & Pedroza, A. L. (1987). Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 94, 407–419.
- Burton, P. J., & Mueller-Dombois, D. (1984). Response of *Metrosideros polymorpha* seedlings to experimental canopy opening. *Ecology*.
- Cagnolo, L., Cabido, M., & Valladares, G. (2006). Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation*, 132(4), 510–519.
- Callaway, R., Pennings, S., & Richards, C. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84(5), 1115–1128.
- Camargo, J., & Kapos, V. (1995). Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 11(2), 205–221.
- Cardoso da Silva, J., & Tabarelli, M. (2000). Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature*, 404, 72–74.

- Castillo-Campos, G., & Laborde, J. (2004). La Vegetación. En S. Guevara, J. Laborde, & G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra* (pp. 231–269). Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología y Unión Europea.
- Cayuela, L., Murcia, C., Hawk, A., Fernández-Vega, J., & Oviedo-Brenes, F. (2009). Tree responses to edge effects and canopy openness in a tropical montane forest fragment in southern Costa Rica. *Tropical Conservation Science*, 2(4), 425–436.
- Ceballos, G., & Ehrlich, P. R. (2002). Mammal population losses and the extinction crisis. *Science*, 296(5569), 904–907.
- Chazdon, R. (1984). *Ecophysiology and architecture of three rain forest understory palm species* (p. 502). Nueva York, EUA: Cornell University Press.
- Chazdon, R. (1988). Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research*, 18, 1–63.
- Chazdon, R. L. (1986). Light Variation and Carbon Gain in Rain Forest Understorey Palms. *Journal of Ecology*, 74(4), 995–1012.
- Chazdon, R. L. (1992). Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia*, 92, 586–595.
- Chesson, P. L. & Case, T. J. (1986). Overview: Non-equilibrium community theories: Chance, variability, history, and coexistence. En J. Diamond & T. J. Case (Eds). *Community ecology* (pp. 229-239). Nueva York, EUA: Harper & Row.
- Chinchilla, F. a. (2009). Seed predation by mammals in forest fragments in Monteverde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 865–877.
- Cincotta, R. P., Wisniewski, J., & Engelman, R. (2000). Human population in the biodiversity hotspots. *Nature*, 404, 990–992.
- Coates-Estrada, R., & Estrada, A. (1986). *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología “Los Tuxtlas”* (p. 151). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cochrane, M. A., & Laurance, W. F. (2002). Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18(03), 311–325.
- Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1998). Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist*, 152(4), 495–509.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En *Dynamics of populations* (Vol. 298, pp. 298–312).
- Cordeiro, N. J., & Howe, H. F. (2003). Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(24), 14052–14056.
- Cosson, J., Ringuet, S., Claessens, O., de Massary, J., Delecky, A., Villiers, J., ... Pons, J. (1999). Ecological changes in recent land-bridge islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. *Biological Conservation*, 91, 213–222.
- Coulson, T., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., vonHoldt, B., Wayne, R. K., & Smith, D. W. (2011). Modeling effects of environmental change on wolf population dynamics, trait evolution, and life history. *Science* (New York, N.Y.), 334, 1275–8.
- Crompton, D. (2007). *The effects of harvesting on the population structure of *Astrocaryum mexicanum* and its potential for undestory cultivation*. University of Hawaii.
- Crone, E. E., Menges, E. S., Ellis, M. M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., ... Williams, J. L. (2011). How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters*, 14, 1–8.

- Cuartas, S. (2002). *Efectos ecológicos y genéticos de la fragmentación en las poblaciones de D. Seguine (Araceae) en Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cunningham, S. (1997). The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia*, *111*, 36–44.
- Cunningham, S. (2000a). Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in mallee woodland. *Conservation Biology*, *14*(3), 758–768.
- Cunningham, S. A. (2000b). Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of The Royal Society of London*, *267*, 1149–1152.
- Curran, L. M., Caniago, I., Paoli, G. D., Astianti, D., Kusneti, M., Leighton, M., Nirarita, C. E., & Haeruman, H. (1999). Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science*, *286*, 2184–2188.
- D'Angelo, S. A., Andrade, A. C. S., Laurance, S. G., Laurance, W. F., & Mesquita, R. C. G. (2004). Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology*, *20*, 243–246.
- Davies, K. L., Winters, C., & Turner, M. P. (2000). Pseudopollen: its structure and development in Maxillaria (Orchidaceae). *Annals of Botany*, *85*, 887–895.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of the Species*. Londres, UK: John Murray, Albemarle Street (6th ed. 1872)
- Robinson, J. G., & Bennett, E. L. (2000). *Hunting for sustainability in tropical forests* (p. 582). Nueva York, EUA: Columbia University Press.
- De Kroon, H., Plaisier, A., Groenendaal, J. van, & Caswell, H. (1986). Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, *67*, 1427–1431.
- Denslow, J. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*, 431–451.
- Denslow, J., Newell, E., & Ellison, A. (1991). The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of Inga seedlings. *Biotropica*, *23*, 225–234.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: A functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, *11*(6), 255–260.
- Didham, R. K., & Lawton, J. H. (1999). Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments. *Biotropica*, *31*, 17–30.
- Dirzo, R. (2001). Plant-mammal interactions: Lessons for our understanding of nature and implications for biodiversity conservation. *Ecology*, *10*, 319–336.
- Dirzo, R., & Garcia, M. (1992). Rates of Deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, *6*(1), 84–90.
- Dirzo, R., & Mendoza, E. (2007). Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica*, *39*(3), 355–362.
- Dirzo, R., & Miranda, A. (1990). Contemporary Neotropical Defaunation and Forest Structure, Function, and Diversity-A Sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*, *4*(4), 444–447.
- Dirzo, R., & Miranda, A. (1991). Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En P. Price, T. Lewinson, G. Fernandes, & W. Benson (Eds.), *Plant-*

- animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (pp. 273–287). Nueva York, EUA: John Wiley & sons, Inc.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406.
- Donatti, C. (2004). *Consequências da defaunação na dispersão e predação de sementes e no recrutamento de plântulas da palmeira brejaúva (Astrocaryum aculeatissimum) na Mata Atlântica*. Universidade de São Paulo.
- Dransfield John; Uhl Natalie W.; Asmussen Conny B.; Baker William J.; Harley Madeline M. and Lewis Carl E. (2008). Genera Palmarum. The Evolution and Classification of Palms. *Kew Publishing*, 2, 744.
- Durán, R. & Franco M. (1992). Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bull. Inst. fr. études andines* 21(2): 609-621.
- Durand, L., & Lazos, E. (2004). Colonization and tropical deforestation in the Sierra Santa Marta, Southern Mexico. *Environmental Conservation*, 31(1), 11–21.
- Durand, M. L., & Ruiz, J. (2009). Estaciones biológicas y participación social . La experiencia de la Universidad Nacional Autónoma de México en Los. *Ambiente & Sociedad*, 12(2), 325–340.
- Dyer, G. A. (1990). *Interferencia luminica de Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae) en el sotobosque e implicaciones sobre la comunidad de plántulas y árboles jóvenes en Los Tuxtlas, Ver.* Universidad Nacional Autónoma de México.
- Easterling, M., Ellner, S., & Dixon, P. (2000). Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, 81(3), 694–708.
- Eguiarte, L., Búrquez, A., Rodríguez, J., Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J., & Piñero, D. (1993). Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution*, 47(1), 75–87.
- Eguiarte, L. E., Pérez-Nasser, N., & Piñero, D. (1992). Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): Implications for evolution and conservation. *Heredity*, 69(1992), 217–228.
- Ellner, S. P., & Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. *The American Naturalist*, 167, 410–428.
- Endress, B., Gorchov, D., & Noble, R. (2004). Non-timber forest product extraction: effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications*, 14(4), 1139–1153.
- Enright, N. J., Franco, M., & Silvertown, J. (1995). Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia*, 104, 79–84.
- Enright, N. J., & Watson, A. D. (1992). Population dynamics of the Nikau palm, *Rhopalostylis sapida* (Wendl-et-Drude), in a temperate forest remnant near Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*.
- Enríquez, A. (1991). *Variación espacial en los patrones demográficos de una palma tropical*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., & Martínez-Ramos, M. (1985). La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. In A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* (pp. 379–393). México D.F.: Alhambra-INIREB.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt, D., Montiel, S., & Curiel, D. (1993). Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 107/108, 245–257.

- Fagan, W., Unmack, P., Burgess, C., & Minckley, W. (2002). Rarity, fragmentation, and extinction risk in desert fishes. *Ecology*, 83(12), 3250–3256.
- Ferreira, L. V., & Laurance, W. F. (1997). Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia. *Conservation Biology*, 11, 797–801.
- Flores, J. J., Coates, R., Sánchez-Cordero, V., & Mendieta, V. J. (2014). Mamíferos terrestres de la estación de biología tropical de Los Tuxtlas. *Revista Digital Universitaria-UNAM*, 15(4), 1–10.
- Forman, R., & Gordon, M. (1986). *Landscape Ecology* (p. 618). Nueva York, EUA: Wiley & Sons.
- Fragoso, J. (1997). Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*, 85(4), 519–529.
- Frangi, J. L., & Ponce, M. M. (1985). The root system of *Prestoea montana* and its ecological significance. *Principes*, 1, 13–19.
- Stearns S.C. (1992). *Evolution of Life-Histories*. Oxford: Oxford Univ. Press. Villard
- Gagnon, P. R., Bruna, E. M., Rubim, P., Darrigo, M. R., Littell, R. C., Uriarte, M., & Kress, W. J. (2011). Growth of an understory herb is chronically reduced in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 144(2), 830–835.
- Galetti, M., & Dirzo, R. (2013). Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation*, 163, 1–6.
- Galetti, M., Donatti, C., Pires, A., Guimaraes, P., & Jordano, P. (2006). Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: The combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 141–149.
- Gálvez, D., Kranstauber, B., Kays, R. W., & Jansen, P. a. (2009). Scatter hoarding by the Central American agouti: A test of optimal cache spacing theory. *Animal Behaviour*, 78(6), 1327–1333.
- Gascon, C., Williamson, B. G., & da Fonseca, G. A. B. (2000). Receding Forest Edges and Vanishing Reserves. *Science*, 288(5470), 1356–1358.
- Groom, M. J. (2001). Consequences of subpopulation isolation for pollination, herbivory, and population growth in *Clarkia concinna concinna* (Onagraceae). *Biological Conservation*, 100, 55–63.
- Guevara, S., Laborde, J., & Sánchez-Ríos, G. (2004). *Los Tuxtlas, el paisaje de la Sierra* (p. 288). Veracruz, México: Instituto de Ecología y Unión Europea.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9–18.
- Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants* (p. 892). London: Academic Press.
- Henderson, A. (1986). A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review*, 52(3), 221–259.
- Henderson, A., Galeano, G., & Bernal, R. (1995). *Field guide to the palms of the Americas* (p. 352). Nueva Jersey, EUA: Princeton University Press.
- Heywood, V. H. (1995). *Global Biodiversity Assessment*. (V. H. Heywood, Ed.) (p. 1149). Nueva York, EUA: Cambridge University Press.
- Hobbs, R., & Yates, C. J. (2003). Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: Generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, 51, 471–488.

- Hoch, G. a., & Adler, G. H. (1997). Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology*, 13(01), 51–58.
- Horvitz, C., & Schemske, D. (1995). Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb : Projection matrix analysis. *Ecological Monographs*, 65(2), 155–192.
- Hubell, S. P., & Foster, R. B. (1986). Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In J. Diamond & T. J. Case (Eds.), *Community Ecology* (pp. 314–329). Nueva York, EUA: Haper and Row Publishers.
- Ibarra-Manríquez, G. (1985). *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Veracruz, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jansen, M., Zuidema, P. a., Anten, N. P. R., & Martínez-Ramos, M. (2012). Strong persistent growth differences govern individual performance and population dynamics in a tropical forest understorey palm. *Journal of Ecology*, 100(5), 1224–1232.
- Jongejans, E., Shea, K., Skarpaas, O., Kelly, D., & Ellner, S. P. (2011). Importance of individual and environmental variation for invasive species spread: A spatial integral projection model. *Ecology*, 92, 86–97.
- Jules, E. (1998). Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: Trillium in old-growth forest. *Ecology*, 79(5), 1645–1656.
- Jules, E., & Rathcke, B. (1999). Mechanisms of reduced Trillium recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology*, 13(4), 784–793.
- Kaimowitz, D., & Angelsen, A. (1998). *Economic Models of deforestation: A review* (p. 139). Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Kapos, V. (1989). Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 173–185.
- Kapos, V., Wandelli, E., Camargo, J., & Ganade, G. (1997). Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. En W. F. Laurance & R. O. Bierregaard (Eds.), *Tropical forest remnants* (pp. 33–44). Chicago, EUA: The university of Chicago press.
- Kruskal, J. B., & Wish, M. (1978). *Multidimensional Scaling (Quantitative Applications in the Social Sciences)*. *Quantitative Applications in Social Sciences* (pp. 1–96).
- Kurten, E. L. (2013). Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation*, 163, 22–32.
- Laurance, W., & Bierregaard, R. O. (1997). *Tropical forest: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (p. 632). Chicago, EUA: The University of Chicago Press.
- Laurance, W. F. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836.
- Laurance, W. F., & Curran, T. J. (2008). Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecology*, 33(4), 399–408.
- Laurance, W. F., Delamônica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H. L., & Lovejoy, T. E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404(6780), 836.
- Laurance, W. F., Ferreira, L. V, Rankin-de Merona, J., & Laurance, S. G. (1998). Rain forest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities. *Ecology*, 79(6), 2032–2040.

- Laurance, W. F., Laurance, S. G., Ferreira, L. V., Rankin-de Merona, J., Gascon, C., & Lovejoy, T. E. (1997). Biomass Collapse in Amazonian Forest Fragments. *Science*, 278(5340), 1117–1118.
- Laurance, W. F., Laurance, S. G., & Hilbert, D. W. (2008). Long-term dynamics of a fragmented rainforest mammal assemblage. *Conservation Biology*, 22(5), 1154–64.
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., ... Sampaio, E. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16(3), 605–618.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E. L. S., Giraldo, J. P., ... D'Angelo, S. (2006). Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(50), 19010–19014.
- Laurance, W. F., Pérez-Salicrup, D., Delamônica, P., Fearnside, P. M., Angelo, S. D., Jerozolinski, A., ... Lovejoy, T. E. (2001). Rain Forest Fragmentation and the Structure of Amazonian Liana Communities. *Ecology*, 82(1), 105–116.
- Laurance, W. F., Useche, D. C., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C. J. a, Sloan, S. P., ... Zamzani, F. (2012). Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 489(7415), 290–4.
- Lazos, E., & Paré, L. (2000). *Miradas indígenas sobre una naturaleza entristecida: percepciones del deterioro ambiental entre nahuas del sur de Veracruz*. (p. 220). México D.F.: Plaza y Valdés.
- Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33, 183–212.
- Lefkovich, A. L. P. (1965). The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics*, 21, 1–18.
- Lovejoy, T. E. (1999). Preface. *Biological Conservation*, 91, 99.
- Lovejoy, T. E., Bierregaard, R. O., Ryland, A. B., Malcolm, J. R., Quintela, C. E., Haper, L. H., ... Hays, M. B. (1986). Edge and other effects of isolation on Amazonian forest fragments. In *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity* (pp. 257–285). Sinauer Associates Inc.
- Martínez-Gallardo, R. (1988). *Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (Heteromus desmarestianus y Peromyscus mexicanus) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas."* Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Ramos, M. (1997). *Astrocaryum mexicanum*. En E. González-Soriano, R. Dirzo, & R. C. Vogth (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 92–97). México D.F.: CONABIO-UNAM.
- Martínez-Ramos, M. (1980). *Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In *Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México* (pp. 191–239). México D.F.: Editorial Alhambra Mexicana, S.A.
- Martínez-Ramos, M. (1991). *Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Ramos, M., & Álvarez-Buylla, E. (1995). 1995, Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México.pdf. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, (56), 121–153.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., & Sarukhán, J. (1989). Tree Demography and Gap Dynamics in a Tropical Rain Forest. *Ecology*, 70(3), 555–558.

- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., Sarukhán, J., & Piñero, D. (1988a). Tree fall age determination and gap dynamics in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 16, 700–706.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J., & Piñero, D. (1988b). The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. En D. Davy, M. Hutchings, & A. R. Watkinson (Eds.), *Plant population ecology* (pp. 293–313). Oxford, UK: Blackwell.
- Martínez-Ramos, M., Anten, N. P. R., & Ackerly, D. D. (2009). Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *Journal of Ecology*, 97(5), 1050–1061
- Mendoza, A., Piñero, D., & Sarukhán, J. (1987). Effects of Experimental Defoliation on Growth, Reproduction and Survival of *Astrocaryum Mexicanum*. *Journal of Ecology*, 75(2), 545–554.
- Mendoza, E. (2005). *Efectos de la defaunación contemporánea tropical: Consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mendoza, E., & Dirzo. (2009). Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos. En *Capital Natural de Mexico, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (Vol. II, pp. 54–55).
- Mendoza, E., & Dirzo, R. (2007). Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos*, 116(11), 1841–1852.
- Miller, T. E. X., Williams, J. L., Jongejans, E., Brys, R., & Jacquemyn, H. (2012). Evolutionary demography of iteroparous plants: incorporating non-lethal costs of reproduction into integral projection models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 2831–2840
- Mills, L. S., & Lindberg, M. S. (2002). Sensitivity analysis to evaluate the consequences of conservation actions. En *Population Viability Analysis* (pp. 339–366).
- Miranda, F., & Hernández-X., E. (1963). No Title. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 29, 1–179.
- Mooney, H. A., & Hobbs, R. J. (1986). Resilience at the individual plant level. En B. Dell, A. J. M. Hopkins, & B. B. Lamont (Eds.), *Resilience in mediterranean-type ecosystems* (pp. 65–82). Kluwer Academic Publishers.
- Moore, H. E. (1973). Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. En B. J. Meggars, E. S. Ayensu, & D. D. Duckworth (Eds.), *Tropical forest ecosystems of Africa and South America: A comparative review* (pp. 63–68). Washington D.C.: Smithsonian Inst. Press.
- Morales-Mávil, J. E., & Villa-Cañedo, J. T. (1998). Notas sobre el uso de fauna silvestre en Catemaco, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*, (73), 127–143.
- Muller-Landau, H. (2007). Predicting the long-term effects of hunting on plant species composition and diversity in tropical forests. *Biotropica*, 39(3), 372–384.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragments forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 58–62.
- Myers, N. (1992). *The primary source: Tropical forests and our future* (Second edi., p. 448). W. W. Norton & Company.
- Navarro-López, D. (1982). *Los mamíferos de la Estación de Biología “Los Tuxtlas”, Veracruz*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Neal, J. M., Hardner, C. M., & Gross, C. L. (2010). Population demography and fecundity do not decline with habitat fragmentation in the rainforest tree *Macadamia integrifolia* (Proteaceae). *Biological Conservation*, 143(11), 2591–2600.

- Ozgul, A., Childs, D. Z., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Olson, L. E., ... Coulson, T. (2010). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, 466, 482–485.
- Paine, C. E. T., & Beck, H. (2007). Seed predation by Neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology*, 88(12), 3076–3087.
- Paré, L., Portilla-Ochoa, E., Ramírez-Ramírez, F., Rodríguez-Luna, E., Narave-Flores, H., & Guevara, S. (1992). *Los Tuxtlas: Plan para su conservación y desarrollo integral* (p. 135). Veracruz, México.
- Pearcy, R. W. (1983). The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia*, 58, 19–25.
- Peres, C. A. (2001). Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15(6), 1490–1505.
- Peres, C. A., & Baidier, C. (1997). Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*.
- Peres, C. A., & Palacios, E. (2007). Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica*, 39, 304–315.
- Pérez-Ishiwara, J. R. (1990). *Caracterización del microclima lumínico y sus efectos en el comportamiento reproductivo de una palma tropical*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pfister, C. A., & Stevens, F. R. (2003). Individual variation and environmental stochasticity: Implications for matrix model predictions. *Ecology*, 84, 496–510.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M., Mendoza, A., Álvarez-Buylla, E., & Sarukhán, J. (1986). Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes*, 30(3), 108–116.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M., & Sarukhán, J. (1984). A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology*, 72(3), 977–991.
- Piñero, D., & Sarukhán, J. (1982). Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology*, 70(2), 461–472.
- Piñero, D., Sarukhán, J., & Gonzalez, E. (1977). Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. 1. Estructura de las Poblaciones. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, (37), 69–118.
- Pompa, J., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., & Veneklaas, E. (1988). Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology*.
- Portela, R. D. C., Bruna, E. M., & Maës dos Santos, F. A. (2010). Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation*, 19(8), 2389–2403.
- Racey, P., & Entwistle, A. (2003). Conservation Ecology of Bats. En T. Kunz & M. Fenton (Eds.), *Bat ecology* (pp. 680–722). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Rafferty, C., & Lamont, B. B. (2007). Selective herbivory by mammals on 19 species planted at two densities. *Acta Oecologica*, 32, 1–13.
- Ramula, S., & Lehtilä, K. (2005). Matrix dimensionality in demographic analyses of plants: When to use smaller matrices? *Oikos*, 111, 563–573.

- Rankin-de Merona, J., & Hutchings, R. W. (2001). Deforestation effects at the edge of an Amazonian forest fragment: tree mortality, damage, and recruitment. En R. O. Bierregaard, C. Gascon, T. E. Lovejoy, & R. C. Mesquita (Eds.), *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest* (pp. 107–120). New Haven, EUA: Yale University Press.
- Rathcke, B. J., & Jules, E. S. (1993). Habitat fragmentation and plant pollinator interactions. *Current Science*, 65, 273–277.
- Redford, K. H. (1992). The Empty Forest. *BioScience*, 42, 412–422.
- Rees, M., Childs, D. Z., Rose, K. E., & Grubb, P. J. (2004). Evolution of size-dependent flowering in a variable environment: partitioning the effects of fluctuating selection. *Proceedings Biological Sciences / The Royal Society*, 271, 471–475.
- Robinson, J. G., & Bennett, E. L. (2000). *Hunting for sustainability in tropical forests* (p. 582). Nueva York, EUA: Columbia University Press.
- Rodríguez-Velázquez, J. (1994). *Efecto del mosaico de regeneración y la densidad sobre la remoción post-dispersión de las diásporas de la palma tropical Astrocaryum mexicanum Liebm.* Universidad Nacional Autónoma de México.
- Roldán, A., & Simonetti, J. (2001). Plant–mammal interactions in tropical bolivian forests with different hunting pressures. *Conservation Biology*, 15(3), 617–623.
- Salguero-Gómez, R., & Plotkin, J. B. (2010). Matrix dimensions bias demographic inferences: Implications for comparative plant demography. *The American Naturalist*, 176, 710–722.
- Sánchez-Cordero, V., & Martínez-Gallardo, R. (1998). Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 14(2), 139–151.
- Sarukhán, J. (1978). Demography of tropical trees. En P. B. Tomlinson & M. H. Zimmerman (Eds.), *Tropical trees as living systems* (pp. 163–186). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Sarukhán, J., Piñero, D., & Martínez-Ramos, M. (1985). Plant demography: a community interpretation. En J. White (Ed.), *Studies on plant demography: A Festschrift for John L. Harper* (pp. 17–31). Oxford: Academic Press.
- Saunders, D. a, Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem A Review Fragmentation : *Conservation Biology*, 5, 18–32.
- Scariot, A. (1999). Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology*, 87(1), 66–76.
- Schipper, J., Chanson, J. S., Chiozza, F., Cox, N. A., Hoffmann, M., Katariya, V., ... Young, B. E. (2008). The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science (Nueva York, N.Y.)*, 322, 225–230.
- Schlaepfer, M. A., & Gavin, T. A. (2001). Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology*, 15, 1079–1090.
- Schnitzer, S. A., Dalling, J. W., & Carson, W. P. (2000). The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: Evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*, 88, 655–666.
- Silman, M. R., Terborgh, J. W., & Kiltie, R. A. (2003). Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed-predator. *Ecology*, 84, 431–438.
- Silva, M. G., & Tabarelli, M. (2001). Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica*, 22, 259–268.
- Silvertown, J. (1987). *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman Scientific & Technical, Harlow, Essex.

- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. (1993). Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, *81*, 465–476.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A., Pisanty, I., & Mendoza, A. (1993). Comparative Plant Demography- Relative importance components of Life-Cycle to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, *81*, 465–476.
- Silvius, K. M., & Fragoso, J. M. V. (2002). Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the northern Amazon. *Journal of Ecology*, *90*, 1024–1032.
- Simberloff, D., & Abele, L. G. (1982). Refuge Design and Island Biogeographic Theory: Effects of Fragmentation. *The American Naturalist*.
- Sizer, N., & Tanner, E. V. J. (1999). Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation*, *91*, 135–142.
- Soto, M., & Gama, L. (1997). Climas. En *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 7–24). México D.F.: UNAM.
- Souza, A. F., & Martins, F. R. (2004). Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, *13*, 1611–1632.
- Souza, A. F., Martins, F. R., & Bernacci, L. C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, *81*, 101–112.
- Stoner, K., Vulinec, K., Wright, S., & Peres, C. (2007). Hunting and plant community dynamics in tropical forests: A synthesis and future directions. *Biotropica*, *39*(3), 385–392.
- Svenning, J. (2002). Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understorey palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*, *159*, 185–199.
- Tabarelli, M., Mantovani, V., Peres, C. A., & Mantovani, W. (1999). Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation*, *91*, 119–127.
- Terborgh, J. (1992). Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*, *24*(2), 283–292.
- Terborgh, J., Feeley, K., Silman, M., Nunez, P., & Balukjian, B. (2006). Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology*, *94*(2), 253–263.
- Terborgh, J., & Wright, S. (1994). Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology*, *75*(6), 1829–1833.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*.
- Van Valen, L. (1975). Life, Death, and Energy of a Tree. *Biotropica*, *7*, 259–269. doi:10.2307/2989738
- Vandermeer, J. H. (1977). Notes on density dependence in *Welfia georgii* Wedl. ex Burret (Palmae) a lowland rainforest species in Costa Rica. *Brenesia*, (10/11), 9–15.
- Vaughan, T. (1988). *Mamíferos* (p. 587). México, D.F.: Interamericana, Mc Graw Hill.
- Vite, F. (1985). *La estrategia de asignación de energía de *Astrocaryum mexicanum* Libm. (Palmae)*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution (Personal Edition)*, *5*, 360–364.

- Weiner, J., & Thomas, S. C. (1986). Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, *47*, 211–222.
- Weisberg, P., & Bugmann, H. (2003). Forest dynamics and ungulate herbivory: From leaf to landscape. *Forest Ecology and Management*, *181*, 1–12.
- White, G. M., Boshier, D. H., & Powell, W. (2002). Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *99*(4), 2038–42.
- Whitmore, T. C. (1997). Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. En W. Laurance & R. O. Bierregaard (Eds.), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (pp. 3–12). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H., & Dobson, A. P. (1986). Hábitat fragmentation in the temperate zone. En M. E. Soulé (Ed.), *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity* (p. 584). Massachusetts, EUA: Sinauer Associates Inc.
- Williams-Linera, G. (1990). Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology*, *78*(2), 356–373.
- Wisdom, M. J., Mills, L. S., & Doak, D. F. (2000). Life stage simulation analysis: Estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology*, *81*, 628–641
- Wright, S., Gompper, M., & DeLeon, B. (1994). Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado island. *Oikos*, *71*(2), 279–294.
- Wright, S. J. (2003). The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *6*(1,2), 73–86.
- Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. (2006). The uncertain future of tropical forest species. *Biotropica*, *38*, 443–445.
- Wright, S. J., Zeballos, H., Domínguez, I., Gallardo, M. M., Moreno, M. C., & Ibáñez, R. (2000). Poachers Alter Mammal Abundance, Seed Dispersal, and Seed Predation in a Neotropical Forest, (February), 227–239.
- Wyatt, J. L., & Silman, M. R. (2004). Distance-dependence in two Amazonian palms: Effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia*, *140*, 26–35.
- Zartman, C. E., & Shaw, A. J. (2006). Metapopulation extinction thresholds in rain forest remnants. *The American Naturalist*, *167*, 177–189.
- Zuidema, P. A., & Franco, M. (2001). Integrating vital rate variability into perturbation analysis: An evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology*, *89*, 995–1005.

9. APÉNDICES

Apéndice 1: ¿Alteraciones en el funcionamiento del ecosistema?

Con un incremento tan grande de la población de *A. mexicanum* a lo largo de las últimas 4 décadas, son de esperarse consecuencias importantes en el nivel ecosistémico. El estudio de Álvarez-Sánchez & Guevara (1999) documenta la alta capacidad de los individuos adultos de *A. mexicanum* para interceptar y retener cantidades sustanciales de hojarasca en sus copas (Figura A1.1). Usando estimaciones de la cantidad de hojarasca interceptada por una copa promedio de *A. mexicanum*, se calculó que la cantidad de hojarasca interceptada por las palmas se ha incrementado de 18 a 59 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en los 39 años de duración del estudio (Fig. A1.2a).

Por otro lado, usando el área basal de las palmas como un indicador de biomasa, se calculó que en los SOP, la biomasa del sotobosque ha aumentado 2.4 veces como consecuencia de la explosión demográfica de *A. mexicanum*, en este sentido la contribución de las palmas al área basal de la comunidad aumentó 5.6 veces (de 2.7% en 1976 a 15.4% en 2013) (Fig. A1.2b). Considerando que la longevidad de las palmas adultas de *A. mexicanum* es ca. 100 años, mientras que la de los árboles del dosel, es de 2 a 4 veces mayor (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla, 1995), por lo que el remplazo de la biomasa de árboles (con largos periodos de residencia) por la de las palmas (con periodos de residencia más cortos) puede tener efectos importantes en la dinámica de biomasa y carbono del bosque protegido por la EBLT.

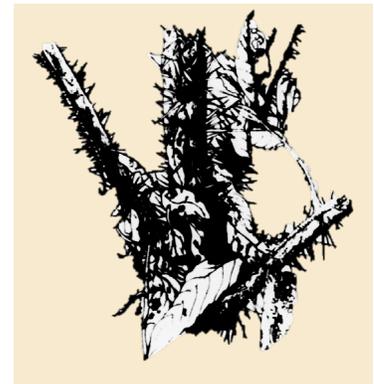


Figura A1.1. Retención de la hojarasca en las copas de *A. mexicanum*. Fuente: Álvarez-Sánchez & Guevara, 1999.

Estudios detallados son necesarios para evaluar las implicaciones de estos cambios de las propiedades ecosistémicas en su funcionamiento general.

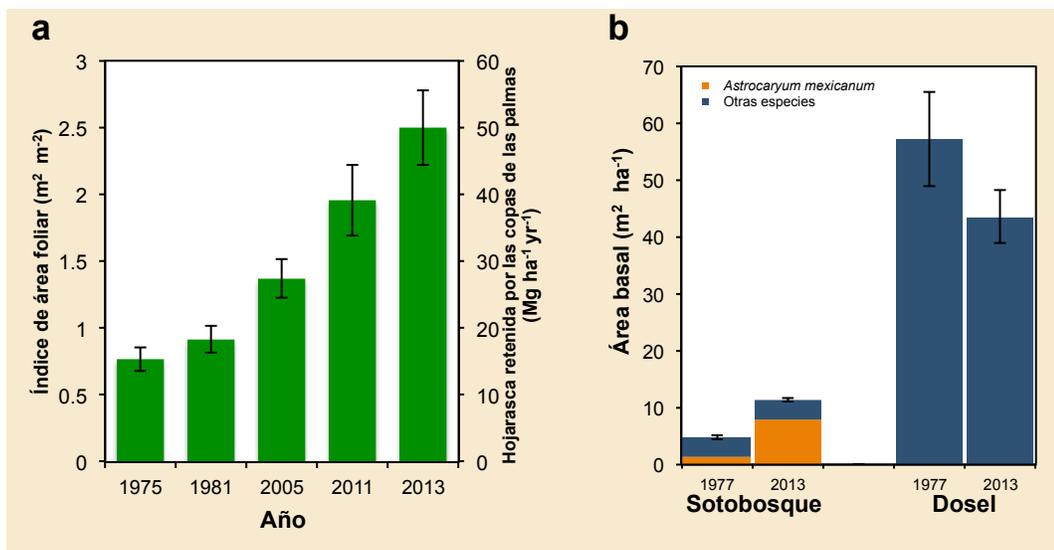


Figura A1.2. Alteración de propiedades ecosistémicas debidas al crecimiento poblacional de *Astrocaryum mexicanum*. a) Cambio en el índice de área foliar y la cantidad de hojarasca retenida por las copas de *A. mexicanum* para los censos desarrollados; b) Cambio en el área basal promedio (\pm intervalos de confianza) entre 1977 y 2013 para el sotobosque y el dosel en la EBLT, y contribución de *A. mexicanum*.

Apéndice 2: Código en R para la construcción de IPMs y LTREs

#Código construido por IAOR utilizando funciones del paquete IPMpack (Metcalf et al., 2013)

#”X” debe ser cambiada por la base de datos o el dato específico.

#####

#####Módulo 1: Cargar IPMpack, Base de datos y gráficos preliminares

#####

1. Cargar paquete

```
library("IPMpack")
```

```
library("fields")
```

2. Leer e imprimir base de datos

```
d<- read.table("X.txt", header= T)
```

3. Gráficos preliminares

```
par(mfrow= c(1, 3), bty = "l", pty = "m")
```

```
plot(d$size, d$sizeNext, xlab = "Size at t", ylab = "Size at t+1")
```

```
plot(d$size, d$surv, xlab = "Size at t", ylab = "surv")
```

```
plot(d$size, d$fec1, xlab = "Size at t", ylab = "fec")
```

#####

#####Módulo 2: Comparaciones para obtener los mejores modelos para cada tasa vital y construcción de objetos

#####

Sobrevivencia

4. Desarrollo de comparaciones para establecer el mejor modelo para la sobrevivencia (Basándose en sus valores de significancia y el menor AIC)

```
par(mfrow= c(1, 1))
```

```
testSurv <- survModelComp(d, expVars = c(surv~1, surv~size, surv~size+size2, surv~size+size2+size3),  
ncuts=500,
```

```
testType = "AIC",
```

```
makePlot = TRUE,
```

```
legendPos = "bottomleft", mainTitle="Survival")
```

5. Construcción de objeto de sobrevivencia empleando el mejor modelo.

```
sv1 <- makeSurvObj(d, Formula = (surv~size+size2))
```

6. Dado que el modelo sv1 corresponde a una sobrevivencia en 6 u 8 años, se estimaron los coeficientes anuales y se obligó al objeto a tomar estos coeficientes.

```
sv2 <- coerceSurvObj(sv1,coeff=c(x,x,x))
par(mfrow=c(1,1))
picSurv(d,sv2, ncuts=500, ylim=c(0,1))
```

```
### Crecimiento ###
```

7. Desarrollo de comparaciones para establecer el mejor modelo para el crecimiento (Basándose en su coeficiente de determinación y el menor AIC)

```
testGrow <- growthModelComp(d, expVars = c(sizeNext~1, sizeNext~size,
      sizeNext~size +size2, sizeNext~size + size2 +size3),
      regressionType = "constantVar",
      testType = "AIC",
      makePlot = TRUE,
      legendPos = "bottomright", mainTitle = "Growth")
```

8. Construcción de objeto de sobrevivencia empleando el mejor modelo.

```
go <- makeGrowthObj(d, Formula = sizeNext ~ size+ size2+ size3)
picGrow(d, go)
abline(a=0, b=1, lty=2, col="blue")
```

```
### Fecundidad ###
```

9. Desarrollo de comparaciones para establecer el mejor modelo para la fecundidad (Basándose en su D2 y AIC)

9.1 Probabilidad de reproducción

```
fecu1 <- makeFecObj(d, Formula = fec0~1, Family = "quasibinomial")
fecu2 <- makeFecObj(d, Formula = fec0~size, Family = "quasibinomial")
fecu3 <- makeFecObj(d, Formula = fec0~size+size2, Family = "quasibinomial")
fecu4 <- makeFecObj(d, Formula = fec0~size+size2+size3, Family = "quasibinomial")
```

```
minSize<-min(d$size,na.rm=T)
maxSize<-max(d$size,na.rm=T)
x<-seq(from=minSize,to=maxSize,length=1001)
x0<-data.frame(size=x,size2=x^2,size3=x^3) # for later use
```

```

pfzTest <- tapply(d$size, as.numeric(cut(d$size, 21)), mean, na.rm = TRUE)
psTest <- tapply(d$fec0, as.numeric(cut(d$fec0, 21)), mean, na.rm = TRUE)
fs <- order(d$size); fs.fec0 <- (d$fec0)[fs]; fs.size <- (d$size)[fs]
pfz <- tapply(fs.size, as.numeric(cut(fs.size, 21)), mean, na.rm = TRUE)
ps <- tapply(fs.fec0, as.numeric(cut(fs.size, 21)), mean, na.rm = TRUE)
plot(as.numeric(pfz), as.numeric(ps), pch = 19, cex = 1, col = "black",
      ylim = c(0, 1), xlab = "size", ylab = "Proportion of reproductive individuals")
y0 <- predict(fecu1@fitFec[[1]], newdata = x0)
y0 <- exp(y0)/(exp(y0)+1); lines(x, y0, col = 2)
y0 <- predict(fecu2@fitFec[[1]], newdata = x0)
y0 <- exp(y0)/(exp(y0)+1); lines(x, y0, col = 3)
y0 <- predict(fecu3@fitFec[[1]], newdata = x0)
y0 <- exp(y0)/(exp(y0)+1); lines(x, y0, col = 4)
y0 <- predict(fecu4@fitFec[[1]], newdata = x0)
y0 <- exp(y0)/(exp(y0)+1); lines(x, y0, col = 5)
legend("bottomright", legend = sprintf("%s: %s = %.1f",
                                       c("1", "size", "size+size2", "size+size2+size3"), c("AIC"),
                                       c(AIC(fecu1@fitFec[[1]]), AIC(fecu2@fitFec[[1]]),
                                       AIC(fecu3@fitFec[[1]]), AIC(fecu4@fitFec[[1]]))),
      col = c(2:5), lty = 1, xjust = 1, bg = "white")

```

9.2 Producción de frutos de individuos reproductivos

```

fect1 <- makeFecObj(d, Formula = fec1~1, Family = "quasipoisson")
fect2 <- makeFecObj(d, Formula = fec1~size, Family = "quasipoisson")
fect3 <- makeFecObj(d, Formula = fec1~size+size2, Family = "quasipoisson")
fect4 <- makeFecObj(d, Formula = fec1~size+size2+size3, Family = "quasipoisson")

fs.fec1 <- (d$fec1)[fs]
fs.size <- (d$size)[fs]
pfz <- tapply(fs.size, as.numeric(cut(fs.size, 21)), mean, na.rm = TRUE)
ps <- tapply(fs.fec1, as.numeric(cut(fs.size, 21)), mean, na.rm = TRUE)
plot(as.numeric(pfz), as.numeric(ps), pch = 19, cex = 1, col = "black",
      xlab = "size", ylab = "Number of fruits/individual")
y0 <- predict(fect1@fitFec[[1]], newdata = x0)
y0 <- exp(y0); lines(x, y0, col = 2)
y0 <- predict(fect2@fitFec[[1]], newdata = x0)
y0 <- exp(y0); lines(x, y0, col = 3)
y0 <- predict(fect3@fitFec[[1]], newdata = x0)
y0 <- exp(y0); lines(x, y0, col = 4)
y0 <- predict(fect4@fitFec[[1]], newdata = x0)
y0 <- exp(y0); lines(x, y0, col = 5)
legend("topleft", legend = sprintf("%s: %s = %.1f",
                                    c("1", "size", "size+size2", "size+size2+size3"), c("AIC"),
                                    c(AIC(fect1@fitFec[[1]]), AIC(fect2@fitFec[[1]]),
                                    AIC(fect3@fitFec[[1]]), AIC(fect4@fitFec[[1]]))),
      col = c(2:5), lty = 1, xjust = 1, bg = "white")

```

10. Construcción de objeto de fecundidad empleando los mejores modelos (revisar cuál es el bueno)

```
fo<- makeFecObj(d,Formula=c(fec0~size+size2, fec1~size+size2),
  Family = c("binomial", "poisson"),
  Transform = c("none", "none"),
  meanOffspringSize = mean(d[is.na(d$size)==TRUE &
    is.na(d$sizeNext)==FALSE, "sizeNext"]),
  sdOffspringSize = sd(d[is.na(d$size)==TRUE &
    is.na(d$sizeNext)==FALSE, "sizeNext"]),
  offspringSplitter = data.frame(ASB=x,I=x,J=x,continuous = (x)),
  vitalRatesPerOffspringType = data.frame(NA),
  fecByDiscrete = data.frame(ASB=x, I=x, J=x),
  offspringSizeExplanatoryVariables = "1",
  fecConstants = data.frame(x))
```

```
#####
####Módulo 3: Inclusión de estadios discretos y construcción de Pmatrix, Fmatrix y kernel
#####
```

11. Inclusión de estadios discretos

```
dto <- makeDiscreteTrans(d, discreteTrans = matrix(c(0, X, 0, 0, X,
  0,X,X,0,X,
  0,0,X,X,X,
  0,0,0,X, X), ncol = 4,
  nrow = 5, dimnames = list(c("ASB","I","J", "conti-
  nuous", "dead"),
  c("ASB","I","J", "conti-
  nuous"))),
  meanToCont = matrix(c(1,1,1), ncol = 3, nrow = 1, dimnames =
  list(c("mean"),c("ASB","I","J"))),
  sdToCont = matrix(c(0,0,X), ncol = 3, nrow = 1, dimnames = list(c(""),c("AS-
  B","I","J"))))
```

12. Revisar el tamaño adecuado de la matriz

```
nBigMatrix <- x
min<- min(d$size, na.rm=TRUE)
max<- max(d$size, na.rm=TRUE)

PmatrixContinuousOnly <- makeIPMPmatrix(growObj = go, survObj = sv2,
  minSize = min(d$size, na.rm = TRUE),
  maxSize = max(d$size, na.rm = TRUE),
  nBigMatrix = nBigMatrix,
  correction = "constant")
```

```

diagnosticsPmatrix(PmatrixContinuousOnly,
                   growObj=go,
                   survObj=sv2,
                   dff=d,
                   correction="constant")

```

13. Construcción de la Pmatrix con categorías discretas y continuas, y gráfico

```

Pmatrix <- makeIPMPmatrix(growObj = go, survObj = sv2,
                          discreteTrans = dto,
                          minSize = min,
                          maxSize = max,
                          nBigMatrix = nBigMatrix,
                          correction = "constant")

par(mfrow= c(1, 1))
persp(Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
       Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix], t(Pmatrix[(1:(nBigMatrix)), (1:(nBigMatrix))]), xlab = "Size
at time t", ylab = "Size at time t+1", zlab = "p(x,y)",
       main = NULL, sub = NULL,
       theta = 0, phi = 10, r = sqrt(3), d = 2,
       scale = TRUE, expand = 1,
       col = "white", border = NULL, ltheta = -135, lphi = 0, box= "true", ticktype= "detailed")

```

14. Construcción de la Fmatrix con categorías discretas y continuas, y gráfico

```

Fmatrix <- makeIPMFmatrix (fecObj = fo,
                           minSize = min,
                           maxSize = max,
                           nBigMatrix = nBigMatrix,
                           correction = "none")

par(mfrow= c(1, 1))
persp(Fmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
       Fmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix], t(Fmatrix[(1:(nBigMatrix)), (1:(nBigMatrix))]), xlab = "Size
at time t", ylab = "Size at time t+1", zlab = "f(x,y)",
       main = NULL, sub = NULL,
       theta = 0, phi = 10, r = sqrt(3), d = 2,
       scale = TRUE, expand = 1,
       col = "white", border = NULL, ltheta = -135, lphi = 0, box= "true", ticktype= "detailed")

```

15. Construcción del kernel con categorías discretas y continuas y gráfico

```

IPM<- Pmatrix + Fmatrix

```

```

par(mfrow= c(1, 1))
persp(Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
      Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix], t(IPM[(1:(nBigMatrix)), (1:(nBigMatrix))]), xlab = "Size at
time t", ylab = "Size at time t+1", zlab = "f(x,y)",
      main = NULL, sub = NULL,
      theta = 0, phi = 10, r = sqrt(3), d = 2,
      scale = TRUE, expand = 1,
      col = "white", border = NULL, ltheta = -135, lphi = 0, box= "true", ticktype= "detailed")

image.plot(Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
           Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
           t(IPM[(1:(nBigMatrix)), (1:(nBigMatrix))]),
           main = "IPM kernel",
           xlab = "Size in t",
           ylab = "Size in t+1")
mtext("", side=3, cex=0.9, adj=0, line=0.1)

#####
#####Módulo 4: Análisis
#####

#15. Tasa de crecimiento poblacional para todo el ciclo de vida de Astrocaryum mexicanum

abs(eigen(IPM)$value[1])

#16. Tasa de crecimiento poblacional excluyendo estadios discretos

abs(eigen(IPM[4:(nBigMatrix+3), 4:(nBigMatrix+3)]$value[1])

#17. Análisis de sensibilidad y gráfico
sens <- (sens(IPM))
image(Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
      Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
      t(sens[(1:(nBigMatrix)), (1:(nBigMatrix))]),
      main = "Sensitivity",
      xlab = "Size at t",
      ylab = "Size at t+1")
mtext("f)", side=3, cex=0.9, adj=0, line=0.1)

#18. Análisis de elasticidad y gráfico
elast <- abs(elas(IPM))
image.plot(Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
           Pmatrix@meshpoints[1:nBigMatrix],
           t(elast[(1:(nBigMatrix)), (1:(nBigMatrix))]),
           main = "Elasticity",

```

```

        xlab = "Size at t",
        ylab = "Size at t+1")
mtext("", side=3, cex=0.9, adj=0, line=0.1)

```

```

#19. Tiempo de paso a un tamaño determinado
chosenSize <- max(d$size, na.rm=TRUE)
plot(Pmatrix@meshpoints,
     passageTime(chosenSize, Pmatrix)[4:ncol(Pmatrix)],
     type="l",
     lty=1,
     col="blue",
     ylab="Years",
     xlab="Size",
     main="Passage time to x height",
     xlim=c(0,max))
abline(v=chosenSize, lty=4, col="dark gray")
mtext("", side=3, cex=0.9, adj=0, line=0.1)

```

```

#####
####Módulo 5: Life Table Response experiment
#####

```

```

kernel1<- read.table("x.txt", header= F)
kernel2<- read.table("x.txt", header= F)
matrizprom<-((kernel1+kernel2)/2)
sens <- (sens(matrizprom))

dif<- (kernel2-kernel1)
pond<- dif*sens
write.table(pond,"X.txt")
image.plot(pond)

```

Apéndice 3: Modelos elegidos para describir las tasas vitales de *Astrocaryum mexicanum*

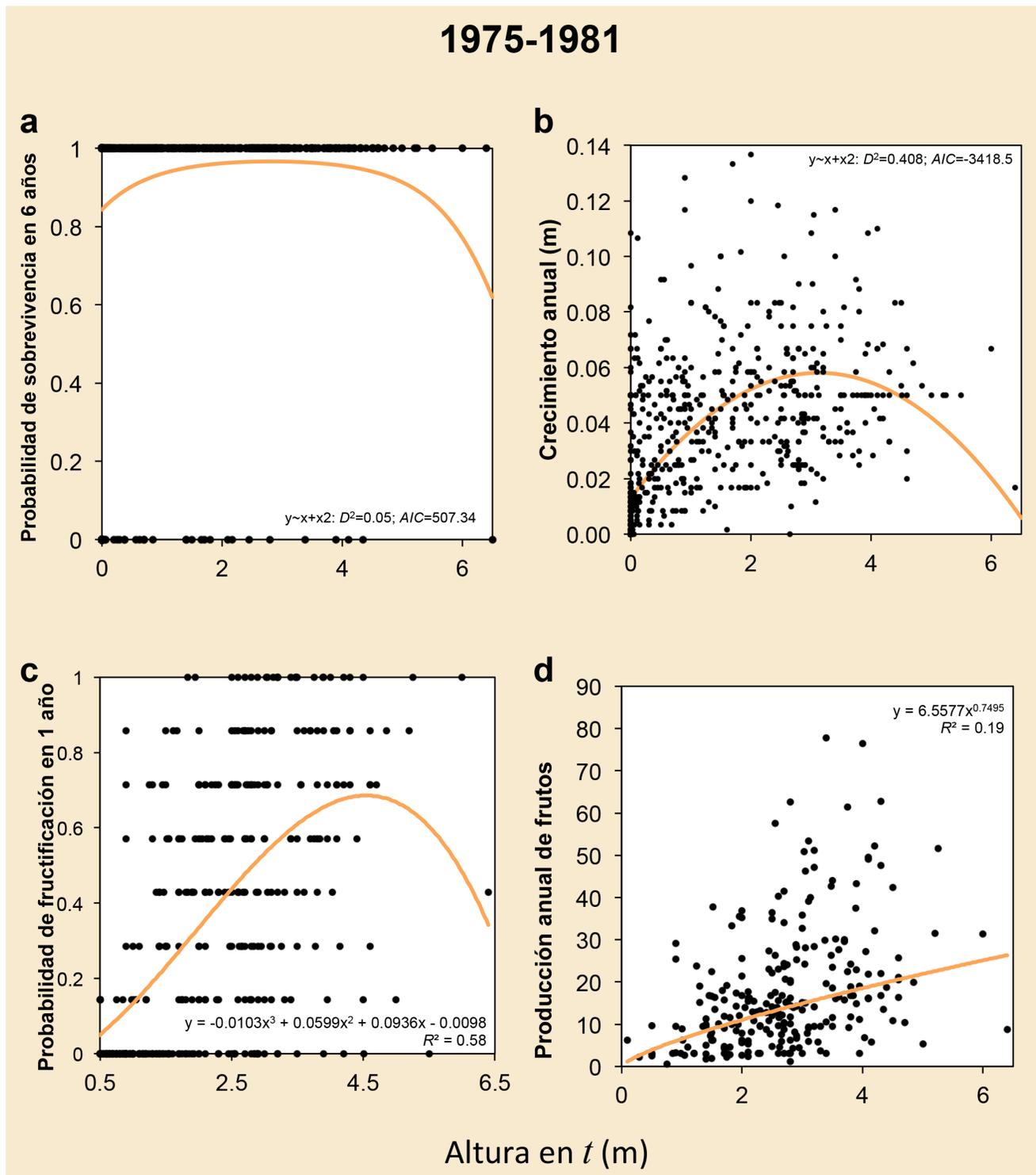


Figura A2.1. Modelos elegidos para describir las tasas vitales de *Astrocaryum mexicanum* para el periodo 1975-1981. a) Modelos lineal generalizado de segundo orden (Familia binomial) para describir el patrón de supervivencia a lo largo del ciclo de vida de *A. mexicanum*, b) Modelo lineal generalizado para describir el crecimiento anual de los individuos (Familia normal), c) Modelo de regresión polinomial de tercer orden para describir la probabilidad de fructificación de los individuos, d) Modelo potencial para describir el número de frutos producidos anualmente por individuo reproductivo.

2005-2013

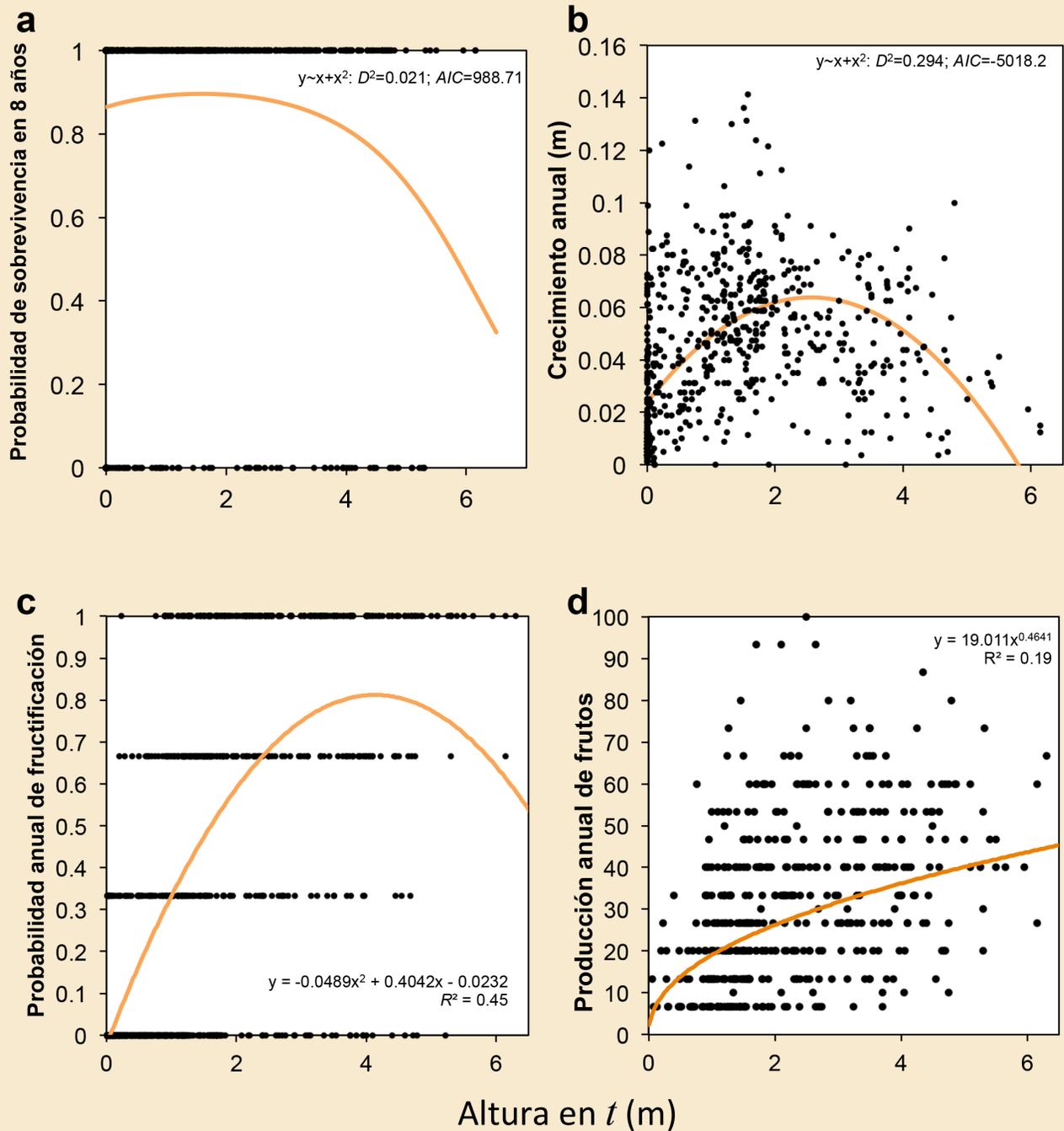


Figura A2.2. Modelos elegidos para describir las tasas vitales de *Astrocaryum mexicanum* para el periodo 2005-2013. a) Modelos lineal generalizado de segundo orden (distribución binomial) para describir el patrón de supervivencia a lo largo del ciclo de vida de *A. mexicanum*, b) Modelo lineal generalizado para describir el crecimiento anual de los individuos (Familia normal), c) Modelo de regresión polinomial de segundo orden para describir la probabilidad de fructificación de los individuos, d) Modelos potencial para describir el número de frutos producidos anualmente por individuo reproductivo.

Apéndice 4: Datos sinecológicos 2013

SITIO A

Especie	Familia	Núm ind.	Densidad	Alt promedio	Área basal m2	Estrato
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	4	0.00667	6.8175	0.01189	<10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	3	0.00500	6.6333	0.02176	<10
<i>Piper amalago</i>	Piperaceae	3	0.00500	9.3667	0.28466	<10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	2	0.00333	5.1100	0.00343	<10
<i>Psychotria chiapensis</i>	Rubiaceae	2	0.00333	2.9200	0.01597	<10
<i>Trichilia breviflora</i>	Meliaceae	2	0.00333	4.1400	0.00339	<10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	2	0.00333	7.0950	0.00985	<10
<i>Urea rzedowskii</i>	Urticaceae	2	0.00333	7.8850	0.01030	<10
<i>Alchornea latifolia</i>	Euphorbiaceae	1	0.00167	9.0000	0.00458	<10
<i>Coccoloba montana</i>	Polygonaceae	1	0.00167	6.4000	0.02469	<10
<i>Crossopetalum parviflorum</i>	Celastraceae	1	0.00167	4.7100	0.00186	<10
<i>Inga paterno</i>	Mimosaceae	1	0.00167	4.4500	0.00186	<10
<i>Nectandra lundellii</i>	Lauraceae	1	0.00167	4.5500	0.00172	<10
<i>Parathesis conzatii</i>	Myrsinaceae	1	0.00167	4.7900	0.00351	<10
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	1	0.00167	6.3200	0.00841	<10
<i>Pouteria rhynhocarpa</i>	Sapotaceae	1	0.00167	9.0000	0.00947	<10
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Tiliaceae	5	0.00833	16.6000	0.28359	>10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	2	0.00333	17.5000	0.16576	>10
<i>Alchornea latifolia</i>	Euphorbiaceae	1	0.00167	13.0000	0.03270	>10
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	1	0.00167	25.0000	0.04125	>10
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecropiaceae	1	0.00167	12.0000	0.03978	>10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	1	0.00167	11.0000	0.01576	>10
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	1	0.00167	16.0000	0.28274	>10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	1	0.00167	28.0000	0.72382	>10
<i>Nectandra lundellii</i>	Lauraceae	1	0.00167	28.0000	0.60821	>10
<i>Orthion oblanceolatum</i>	Violaceae	1	0.00167	19.0000	0.14289	>10
<i>Piper amalago</i>	Piperaceae	1	0.00167	11.0000	0.10931	>10
<i>Pouteria rhynhocarpa</i>	Sapotaceae	1	0.00167	10.0000	0.00953	>10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	1	0.00167	17.0000	0.07031	>10
<i>Psychotria chiapensis</i>	Rubiaceae	1	0.00167	10.0000	0.01066	>10
<i>Pterocarpus rohrii</i>	Fabaceae	1	0.00167	18.0000	0.07395	>10
<i>Quararibea funebris</i>	Bombacaceae	1	0.00167	15.0000	0.02884	>10
<i>Quararibea yunckeri</i>	Bombacaceae	1	0.00167	12.0000	0.02320	>10
<i>Trichilia moschata</i>	Meliaceae	1	0.00167	10.0000	0.03010	>10

SITIO AA

Espece	Familia	Núm ind.	Densidad	Alt promedio	Área basal m2	Estrato
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	3	0.00500	7.1267	0.02412	<10
<i>Guamia glabra</i>	Annonaceae	3	0.00500	4.9067	0.01223	<10
<i>Piper amalago</i>	Piperaceae	2	0.00333	6.5800	0.03229	<10
<i>Acalypha diversifolia</i>	Euphorbiaceae	1	0.00167	3.4300	0.00096	<10
<i>Capparis frondosa</i>	Capparaceae	1	0.00167	5.5600	0.00602	<10
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	1	0.00167	9.0000	0.01149	<10
<i>Myriocarpa longipes</i>	Urticaceae	1	0.00167	5.2800	0.00134	<10
<i>Orthion oblanceolatum</i>	Violaceae	1	0.00167	4.5800	0.00100	<10
<i>Ouratea tuerckheimii</i>	Ochnaceae	1	0.00167	2.2000	0.00130	<10
<i>Perrottetia longistylis</i>	Celastraceae	1	0.00167	6.8800	0.00628	<10
<i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	1	0.00167	2.6900	0.00683	<10
<i>Piper aequale</i>	Piperaceae	1	0.00167	2.5000	0.00403	<10
<i>Pouteria rhynchocarpa</i>	Sapotaceae	1	0.00167	6.4200	0.00451	<10
<i>Psychotria faxlucens</i>	Rubiaceae	1	0.00167	5.9000	0.00815	<10
<i>Quararibea yunckeri</i>	Bombacaceae	1	0.00167	4.4300	0.00115	<10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	1	0.00167	6.9300	0.00593	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	4	0.00667	17.0000	0.34792	>10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	2	0.00333	27.5000	1.54723	>10
<i>Clarisia biflora</i>	Moraceae	1	0.00167	18.0000	0.04429	>10
<i>Coccoloba barbadensis</i>	Polygonaceae	1	0.00167	14.0000	0.01371	>10
<i>Crataeva tapia</i>	Capparaceae	1	0.00167	13.0000	0.05221	>10
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	1	0.00167	10.0000	0.03680	>10
<i>Ficus columbrinae</i>	Moraceae	1	0.00167	12.0000	0.04476	>10
<i>Orthion oblanceolatum</i>	Violaceae	1	0.00167	11.0000	0.03466	>10
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	1	0.00167	16.5000	0.07721	>10
<i>Quararibea funebris</i>	Bombacaceae	1	0.00167	15.0000	0.06446	>10
<i>Trichilia martiana</i>	Meliaceae	1	0.00167	16.0000	0.03789	>10

SITIO B

Espece	Familia	Núm ind.	Densidad	Alt promedio	Área basal m2	Estrato
<i>Guamia glabra</i>	Annonaceae	4	0.00667	7.4950	0.02569	<10
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	3	0.00500	7.2033	0.01326	<10
<i>Pouteria rhynchocarpa</i>	Sapotaceae	3	0.00500	5.8700	0.00518	<10
<i>Orthion oblanceolatum</i>	Violaceae	2	0.00333	7.6400	0.00922	<10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	2	0.00333	3.0900	0.01726	<10
<i>Aegiphila costaricensis</i>	Verbenaceae	1	0.00167	5.8600	0.00683	<10

<i>Amphitecna tuxtliensis</i>	Bignoniaceae	1	0.00167	4.3000	0.00120	<10
<i>Clarisia biflora</i>	Moraceae	1	0.00167	4.3400	0.00143	<10
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	1	0.00167	5.1100	0.00181	<10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	1	0.00167	9.0000	0.00851	<10
<i>Iresine arbuscula</i>	Amaranthaceae	1	0.00167	9.0000	0.01292	<10
<i>Maytenus schippii</i>	Celastraceae	1	0.00167	7.5000	0.00546	<10
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	1	0.00167	7.3400	0.01072	<10
<i>Rinorea hummelii</i>	Violaceae	1	0.00167	8.0000	0.00546	<10
<i>Sideroxylon portoricense</i>	Sapotaceae	1	0.00167	9.0000	0.00244	<10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	1	0.00167	6.9800	0.00646	<10
<i>Mortoniendron guatemalense</i>	Tiliaceae	3	0.00500	21.1667	1.51442	>10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	3	0.00500	17.3333	0.14174	>10
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	2	0.00333	12.5000	0.04418	>10
<i>Crataeva tapia</i>	Capparaceae	1	0.00167	14.0000	0.02567	>10
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annonaceae	1	0.00167	11.0000	0.02903	>10
<i>Cynometra retusa</i>	Leguminosae	1	0.00167	17.0000	0.04608	>10
<i>Dussia mexicana</i>	Leguminosae	1	0.00167	30.0000	1.13097	>10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	1	0.00167	10.0000	0.01161	>10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	1	0.00167	30.0000	0.56745	>10
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	1	0.00167	11.0000	0.00851	>10
<i>Pouteria rhynchoarpa</i>	Sapotaceae	1	0.00167	10.0000	0.02381	>10
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	1	0.00167	23.0000	0.14076	>10
<i>Stemmadenia donell-smithii</i>	Apocynaceae	1	0.00167	18.0000	0.06247	>10

SITIO BB

Especie	Familia	Núm ind.	Densidad	Alt promedio	Área basal m2	Estrato
<i>Myriocarpa longipes</i>	Urticaceae	5	0.00833	4.8240	0.01470	<10
<i>Psychotria faxlucens</i>	Rubiaceae	3	0.00500	6.7833	0.02225	<10
<i>Acalypha diversifolia</i>	Euphorbiaceae	2	0.00333	4.2150	0.05717	<10
<i>Pouteria rhynchoarpa</i>	Sapotaceae	2	0.00333	9.2500	0.01465	<10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	2	0.00333	6.1150	0.00910	<10
<i>Aegiphila costaricensis</i>	Verbenaceae	1	0.00167	5.4800	0.00287	<10
<i>Calyptanthus pallens</i>	Myrtaceae	1	0.00167	8.0000	0.00470	<10
<i>Crossopetalum parviflorum</i>	Celastraceae	1	0.00167	6.5000	0.00478	<10
<i>Eugenia winzerlingii</i>	Myrtaceae	1	0.00167	6.8400	0.00392	<10
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	1	0.00167	5.8000	0.00290	<10
<i>Maytenus schippii</i>	Celastraceae	1	0.00167	6.0000	0.00399	<10

<i>Psychotria chiapensis</i>	Rubiaceae	1	0.00167	7.3000	0.01003	<10
<i>Salacia megistophylla</i>	Hippocrateaceae	1	0.00167	4.4300	0.00139	<10
<i>Tridimeris tuxtlenis</i>	Annonaceae	1	0.00167	8.0000	0.01338	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	3	0.00500	16.6667	0.17520	>10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	2	0.00333	23.0000	0.43398	>10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	2	0.00333	10.0000	0.00693	>10
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae	1	0.00167	30.0000	0.63617	>10
<i>Cordia megalantha</i>	Boraginaceae	1	0.00167	26.0000	0.22998	>10
<i>Coussapoa purpusii</i>	Cecropiaceae	1	0.00167	30.0000	0.03976	>10
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annonaceae	1	0.00167	21.0000	0.06662	>10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	1	0.00167	18.0000	0.14611	>10
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	1	0.00167	11.0000	0.06051	>10
<i>Pouteria rhynchocharpa</i>	Sapotaceae	1	0.00167	15.0000	0.02723	>10
<i>Sideroxylon portoricense</i>	Sapotaceae	1	0.00167	25.0000	0.04657	>10
<i>Turpinia occidentalis</i>	Staphyleaceae	1	0.00167	15.0000	0.07534	>10

SITIO C

Especie	Familia	Núm ind.	Densidad	Alt promedio	Área basal m2	Estrato
<i>Pouteria rhynchocharpa</i>	Sapotaceae	5	0.00833	6.7340	0.02375	<10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	3	0.00500	6.6667	0.01016	<10
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	3	0.00500	6.5000	0.01573	<10
<i>Omphalea oleifera</i>	Euphorbiaceae	3	0.00500	5.0200	0.00620	<10
<i>Piper aequale</i>	Piperaceae	2	0.00333	2.7900	0.00449	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	2	0.00333	7.4000	0.00544	<10
<i>Psychotria flava</i>	Rubiaceae	2	0.00333	4.1850	0.00345	<10
<i>Capparis frondosa</i>	Capparaceae	1	0.00167	7.1500	0.01031	<10
<i>Dussia mexicana</i>	Leguminosae	1	0.00167	5.9000	0.00186	<10
<i>Eugenia acapulcensis</i>	Myrtaceae	1	0.00167	9.0000	0.00563	<10
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	1	0.00167	1.9600	0.00410	<10
<i>Guamia glabra</i>	Annonaceae	1	0.00167	7.9000	0.00513	<10
<i>Maytenus schippii</i>	Celastraceae	1	0.00167	5.7200	0.00403	<10
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	1	0.00167	6.7800	0.00403	<10
<i>Rochefortia lundellii</i>	Boraginaceae	1	0.00167	8.0000	0.01926	<10
<i>Tridimeris tuxtlenis</i>	Annonaceae	1	0.00167	7.2800	0.00882	<10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	1	0.00167	6.0000	0.00244	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	5	0.00833	14.4000	0.08193	>10
<i>Pouteria rhynchocharpa</i>	Sapotaceae	2	0.00333	10.5000	0.03549	>10
<i>Rochefortia lundellii</i>	Boraginaceae	2	0.00333	14.0000	0.25792	>10
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Apocynaceae	1	0.00167	16.0000	0.01286	>10
<i>Cupania macrophylla</i>	Sapindaceae	1	0.00167	22.0000	0.14522	>10

<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	1	0.00167	14.5000	0.03789	>10
<i>Maytenus schippii</i>	Celastraceae	1	0.00167	13.0000	0.01273	>10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	1	0.00167	25.0000	0.24630	>10
<i>Omphalea oleifera</i>	Euphorbiaceae	1	0.00167	23.0000	0.23758	>10
<i>Perrottetia longistylis</i>	Celastraceae	1	0.00167	12.0000	0.01926	>10
<i>Quararibea funebris</i>	Bombacaceae	1	0.00167	18.0000	0.02111	>10
<i>Quararibea yunckeri</i>	Bombacaceae	1	0.00167	15.0000	0.02961	>10
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	1	0.00167	17.0000	0.07182	>10
<i>Swartzia guatemalensis</i>	Leguminosae	1	0.00167	14.0000	0.09542	>10

SITIO CC

Especie	Familia	Núm ind.	Densidad	Alt promedio	Área basal m2	Estrato
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	6	0.01000	6.7700	0.03686	<10
<i>Psychotria faxlucens</i>	Rubiaceae	6	0.01000	6.3500	0.02566	<10
<i>Quararibea yunckeri</i>	Bombacaceae	4	0.00667	5.7325	0.00823	<10
<i>Pouteria rhynchocarpa</i>	Sapotaceae	3	0.00500	7.6667	0.02174	<10
<i>Trichilia breviflora</i>	Meliaceae	3	0.00500	3.5700	0.00554	<10
<i>Eupatorium galeottii</i>	Compositae	2	0.00333	5.9050	0.01097	<10
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	2	0.00333	4.7000	0.00792	<10
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae	2	0.00333	6.4250	0.00693	<10
<i>Amphitecna tuxtliensis</i>	Bignoniaceae	1	0.00167	5.5200	0.00580	<10
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	1	0.00167	9.0000	0.00458	<10
<i>Capparis frondosa</i>	Capparaceae	1	0.00167	4.5400	0.00368	<10
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	1	0.00167	4.3300	0.00088	<10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	1	0.00167	5.4100	0.00385	<10
<i>Myriocarpa longipes</i>	Urticaceae	1	0.00167	5.5000	0.00303	<10
<i>Omphalea oleifera</i>	Euphorbiaceae	1	0.00167	4.4000	0.00096	<10
<i>Piper aequale</i>	Piperaceae	1	0.00167	2.5000	0.00096	<10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	1	0.00167	5.8200	0.00244	<10
<i>Pouteria aff. reticulata</i>	Sapotaceae	1	0.00167	4.6300	0.00124	<10
<i>Pouteria campechiana</i>	Sapotaceae	1	0.00167	8.0000	0.01404	<10
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	1	0.00167	6.7000	0.00191	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	1	0.00167	8.0000	0.00303	<10
<i>Pterocarpus rohrii</i>	Fabaceae	1	0.00167	5.1300	0.00088	<10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	1	0.00167	5.2600	0.00134	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	6	0.01000	14.1667	0.18493	>10
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	3	0.00500	11.6667	0.11218	>10
<i>Ficus apollinaris</i>	Moraceae	2	0.00333	26.5000	0.76184	>10
<i>Bernardia interrupta</i>	Euphorbiaceae	1	0.00167	18.0000	0.05286	>10
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	1	0.00167	22.0000	0.18857	>10

<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annonaceae	1	0.00167	13.0000	0.03311	>10
<i>Cynometra retusa</i>	Leguminosae	1	0.00167	22.0000	0.17196	>10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	1	0.00167	26.0000	0.34212	>10
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Flacourtiaceae	1	0.00167	17.0000	0.03158	>10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	1	0.00167	28.0000	0.45365	>10
<i>Rollinia mucosa</i>	Annonaceae	1	0.00167	14.0000	0.01242	>10
<i>Sideroxylon portoricense</i>	Sapotaceae	1	0.00167	27.0000	0.45365	>10
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	1	0.00167	25.0000	0.28126	>10
<i>Swartzia guatemalensis</i>	Leguminosae	1	0.00167	11.0000	0.03158	>10

SITIO D

Especie	Familia	Núm ind.	Densidad	Alt promedio	Área basal m2	Estrato
<i>Myriocarpa longipes</i>	Urticaceae	6	0.00923	6.6050	0.04540	<10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	4	0.00615	5.9125	0.01414	<10
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	3	0.00462	6.6333	0.00939	<10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	3	0.00462	7.4900	0.01234	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	3	0.00462	6.5633	0.00640	<10
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	2	0.00308	6.0300	0.00378	<10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	2	0.00308	6.2300	0.01077	<10
<i>Hampea nutricia</i>	Malvaceae	2	0.00308	8.7500	0.03628	<10
<i>Piper aequale</i>	Piperaceae	2	0.00308	2.7050	0.00700	<10
<i>Piper amalago</i>	Piperaceae	2	0.00308	6.9950	0.02668	<10
<i>Pouteria rhynchocarpa</i>	Sapotaceae	2	0.00308	6.9000	0.01150	<10
<i>Psychotria flava</i>	Rubiaceae	2	0.00308	4.6500	0.00777	<10
<i>Psychotria simiarum</i>	Rubiaceae	2	0.00308	7.5750	0.02687	<10
<i>Urera rzedowskii</i>	Urticaceae	2	0.00308	6.3000	0.00801	<10
<i>Acalypha diversifolia</i>	Euphorbiaceae	1	0.00154	4.5000	0.00217	<10
<i>Albizia purpusii</i>	Mimosaceae	1	0.00154	7.0000	0.00167	<10
<i>Allophylus campstostachys</i>	Sapindaceae	1	0.00154	6.5500	0.00244	<10
<i>Amphitecna tuxtliensis</i>	Bignoniaceae	1	0.00154	3.9400	0.00134	<10
<i>Cordia megalantha</i>	Boraginaceae	1	0.00154	5.1700	0.00096	<10
<i>Crossopetalum parviflorum</i>	Celastraceae	1	0.00154	4.4400	0.00272	<10
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annonaceae	1	0.00154	2.0000	0.00091	<10
<i>Eugenia acapulcensis</i>	Myrtaceae	1	0.00154	7.3000	0.00252	<10
<i>Lycianthes heteroclita</i>	Solanaceae	1	0.00154	7.2500	0.00165	<10
<i>Malpighia romeroana</i>	Malpighiaceae	1	0.00154	3.6700	0.00100	<10
<i>Quararibea funebris</i>	Bombacaceae	1	0.00154	6.6400	0.00497	<10
<i>Quararibea yunckeri</i>	Bombacaceae	1	0.00154	6.8900	0.00235	<10
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	1	0.00154	7.0000	0.00331	<10
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	Euphorbiaceae	1	0.00154	6.6000	0.00158	<10

<i>Urera elata</i>	Urticaceae	1	0.00154	7.4500	0.04206	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	4	0.00615	19.5325	0.27152	>10
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	2	0.00308	14.5000	0.06503	>10
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	2	0.00308	12.0000	0.06143	>10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	2	0.00308	11.5000	0.03155	>10
<i>Mortoniendron guatemalense</i>	Tiliaceae	2	0.00308	21.5000	1.23612	>10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	2	0.00308	18.5000	0.18959	>10
<i>Quararibea funebris</i>	Bombacaceae	2	0.00308	17.0000	0.09169	>10
<i>Trichospermum galeottii</i>	Tiliaceae	2	0.00308	18.0000	0.21552	>10
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecropiaceae	1	0.00154	12.0000	0.04393	>10
<i>Coussapoa purpusii</i>	Cecropiaceae	1	0.00154	16.0000	0.00318	>10
<i>Dussia mexicana</i>	Leguminosae	1	0.00154	27.0000	0.25518	>10
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	1	0.00154	14.0000	0.05954	>10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	1	0.00154	24.0000	0.51530	>10
<i>Piper amalago</i>	Piperaceae	1	0.00154	14.9600	0.00403	>10
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	1	0.00154	13.9100	0.00403	>10
<i>Pouteria rhynchocarpa</i>	Sapotaceae	1	0.00154	13.0000	0.02865	>10
<i>Psychotria simiarum</i>	Rubiaceae	1	0.00154	11.0000	0.06247	>10
<i>Quararibea yunckeri</i>	Bombacaceae	1	0.00154	13.0000	0.02235	>10
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	1	0.00154	14.0000	0.03789	>10

SITIO DD

Especie	Familia	Núm ind.	Densidad	Alt promedio	Área basal m2	Estrato
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	6	0.01043	7.1417	0.04810	<10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	5	0.00870	4.8240	22.49006	<10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	4	0.00696	6.4650	12.45216	<10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	2	0.00348	4.5600	0.00317	<10
<i>Guamia glabra</i>	Annonaceae	2	0.00348	5.5200	0.00824	<10
<i>Myriocarpa longipes</i>	Urticaceae	2	0.00348	7.0500	0.08992	<10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	2	0.00348	3.1850	3.36320	<10
<i>Allophylus campstostachys</i>	Sapindaceae	1	0.00174	9.0000	0.01471	<10
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	1	0.00174	2.2600	0.91992	<10
<i>Capparis frondosa</i>	Capparaceae	1	0.00174	7.5000	0.00628	<10
<i>Coccoloba montana</i>	Polygonaceae	1	0.00174	6.9000	0.00559	<10
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annonaceae	1	0.00174	4.6800	7.64262	<10
<i>Hamelia longipes</i>	Rubiaceae	1	0.00174	6.8000	0.05170	<10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	1	0.00174	7.3000	0.00194	<10
<i>Neea psychotrioides</i>	Ochnaceae	1	0.00174	3.6100	0.00109	<10
<i>Piper aequale</i>	Piperaceae	1	0.00174	2.0000	0.00201	<10
<i>Psychotria flava</i>	Rubiaceae	1	0.00174	4.8500	46.21939	<10

<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	1	0.00174	9.0000	0.01131	<10
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	2	0.00348	22.5000	0.64209	>10
<i>Poulsenia armata</i>	Moraceae	2	0.00348	19.5000	0.53666	>10
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	Moraceae	2	0.00348	14.5000	0.05656	>10
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	1	0.00174	26.0000	0.25518	>10
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae	1	0.00174	24.0000	0.34212	>10
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Annonaceae	1	0.00174	12.0000	185.64549	>10
<i>Cynometra retusa</i>	Leguminosae	1	0.00174	26.0000	0.04125	>10
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	1	0.00174	20.0000	0.10215	>10
<i>Eugenia acapulcensis</i>	Myrtaceae	1	0.00174	10.0000	74.02694	>10
<i>Ficus pertusa</i>	Moraceae	1	0.00174	20.0000	0.03464	>10
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	1	0.00174	15.0000	0.03311	>10
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	1	0.00174	14.0000	0.04012	>10
<i>Inga sinacae</i>	Mimosaceae	1	0.00174	17.0000	688.26555	>10
<i>Nectandra ambigens</i>	Lauraceae	1	0.00174	30.0000	0.63617	>10
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Flacourtiaceae	1	0.00174	17.0000	0.08279	>10
<i>Psychotria simiarum</i>	Rubiaceae	1	0.00174	11.0000	0.02469	>10
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	1	0.00174	18.0000	0.03290	>10
<i>Trophis mexicana</i>	Moraceae	1	0.00174	11.0000	0.00888	>10