



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Efecto del tiempo sobre la dinámica poblacional de  
*Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* (Arecaceae) en Los Tuxtlas,  
Veracruz, México**

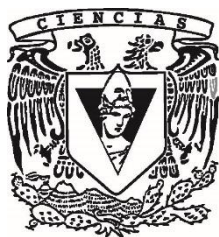
**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

**P R E S E N T A:**

**ABRIL MONSERRAT CASTILLO SERRANO**



**DIRECTOR DE TESIS:**

**DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA**

**Ciudad universitaria, CD. MX 2018**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

**Dedicada a mis padres Mónica y Domingo.**

**Por destinar su vida a nosotras.**

## **Agradecimientos**

**Le doy gracias a la vida o el destino, lo que haya sido, para que mis padres se encontraran, porque gracias a ellos estoy aquí, compartiendo con todas las personas importantes para mí este gran momento en mi vida; además les agradezco por darme a la hermana más odiosa del mundo, pero que sin ella mi infancia y adolescencia hubieran sido aburridas, gracias Same por las peleas y las risas; gracias a mi abuela Socorro que me cuidó como una madre, a mi abuelo Quique por sus bromas y mis domingos, a mi abuela Agus por su cariño y sus historias, a mi abuelo Javier por su horrible forma de ser.**

**Gracias a mi familia: Silvia, Mariana, los Ignacios, Roció, Ceci, Naty, Oscar, Vilchis, Prisca, Regina, los Quiques, Javier, Vero, Martha, Heybar, Erick, Nancy, a Don Luis, Doña Lourdes, Glenda; que ya sea teniéndoles cerca o la distancia siempre me apoyaron y me alentaron para superarme cada día más.**

**A mi Pechi, mi amigo, mi compañero, mi amor, por todo su cariño y amor compartido, por ser incondicional y por animarme a que no me diera por vencida.**

**Gracias Dra. Ana por los consejos y pláticas tan amenas, donde me contaba sus experiencias y yo quedaba fascinada, por los arándanos, nueces y almendras, pero sobre todo por las enseñanzas y los regaños, es una gran persona.**

**A la Dra. Mariana, el Dr. Leonel, el Biól. Erick y al Dr. Lalo por sus comentarios y observaciones para que mi trabajo fuera mejor. A cada uno de los maestros que me instruyeron a lo largo de mi vida académica y me impulsaron a la ciencia y me acercaron al maravilloso mundo del estudio de la vida.**

**Al señor Domingo Velazco Gómez y al señor Santiago Sinaca Colin que me enseñaron lo hermosa y peligrosa que puede ser la selva, gracias por ayudarme en mis muestreos. Gracias a todos los trabajadores que conforman la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, por su amabilidad y hospitalidad, que hacen que los estudiantes no extrañemos nuestras casas. A las compañeras de laboratorio Sofía y Frida por los platicas entretenidas y graciosas para despejar la mente.**

**Gracias a la Mtra. Rosamond Coates, Jefa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas por las facilidades otorgadas para el desarrollo del proyecto. También a la Biól. Irma Acosta Calixto y a la Dra. Graciela García Guzmán por el apoyo técnico brindado para la realización del trabajo de campo.**

**Este proyecto fue financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT IN 206515 otorgado a la Dra. Ana Mendoza. La parte inicial del trabajo de campo fue financiado por el proyecto PAPIIT IN205012 otorgado a la Dra. Graciela García Guzmán.**

**También agradezco la beca que me fue otorgada por PAPIIT IN206515 para la finalización de la tesis.**

## INDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
Introducción .....	3
Objetivo general .....	11
Objetivos particulares.....	11
Hipótesis.....	11
Metodología.....	12
Sitio de estudio .....	12
Descripción de la especie .....	13
Trabajo de campo .....	15
Análisis demográfico de genets.....	16
Descripción del modelo de Lefkovitch .....	18
Análisis prospectivos.....	21
Límites de confianza .....	21
Análisis demográfico de ramets .....	22
Resultados .....	25
Población de genets.....	25
Población de ramets .....	29
Discusión.....	33
Conclusiones .....	45
Literatura citada.....	46

## RESUMEN

*Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*, coquito o coyolito, como se conoce comúnmente, es una palma que presenta reproducción sexual y crecimiento vegetativo. Esta especie se encuentra en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz; la cual es una de las áreas naturales de México más amenazadas por diferentes actividades antropogénicas. Hace 23 años se estudió la dinámica de esta población, la cual se encontraba en equilibrio demográfico, la estasis fue el parámetro que más contribuyó al crecimiento de la población y la estructura poblacional reflejó un buen estado de regeneración natural. En el presente estudio, se evaluó la dinámica de las poblaciones de genets y ramets durante un año (2013-2014) por medio de un modelo matricial estructurado por categorías de tamaño. Después de 23 años la tasa finita de crecimiento poblacional de *Reinhardtia gracilis*, para la población de genets ( $\lambda=0.9791$ ,  $IC_{95\%}=0.9625-1.0000$ ), no resultó ser diferente de lo encontrado por Mendoza (1994). A pesar de ello, el valor de lambda para la población de ramets ( $\lambda= 0.9590$ ,  $IC_{95\%}=0.9412-0.9713$ ) difiere de la unidad y de lo reportado por Mendoza (1994), por lo que se concluye que la dinámica a nivel de ramets cambió. Las estructuras de las poblaciones de genets y de ramets muestran que han experimentados cambios en su estructura de tamaños, los cuales pueden estar influenciados por la intensificación de la temporada de secas, o bien debido a la explosión demográfica de *Astrocaryum mexicanum*, causada por la fragmentación y la defaunación, o algún otro factor ambiental que no se midió durante el estudio. El proceso demográfico que más contribuye al valor de lambda desde hace 23 años, es la estasis, en particular, la estasis de los individuos en las categorías de mayor tamaño.

La conservación del hábitat y la protección de los individuos con mayor estasis y fecundidad, es fundamental para la permanencia de esta población.

## ABSTRACT

*Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*, coquito o coyolito, like is commonly known, it's an understory palm with sexual reproduction and vegetative growth. This species can be found in the tropical rain forest of "Los Tuxtlas", Veracruz; which is one of the most threatened natural areas in Mexico by different anthropogenic activities. Twenty three years ago as studied the dynamic of the population and for that time was obtained that the populations were in demographic equilibrium, the stasis was the parameter more important for lambda and the population structure showed a good state of natural regeneration. In the present investigation, it was evaluated the dynamic of the genets and ramet populations over a year (2013-2014) with the matrix model structure by size categories. After of 23 years the finite population growth of *Reinhardtia gracilis*, for the genets population ( $\lambda=0.9791$ ,  $IC_{95\%}=0.9625-1.0000$ ), it wasn't different from Mendoza (1994). In spite of, the value of lambda for the ramets populations ( $\lambda= 0.9590$ ,  $IC_{95\%}=0.9412-0.9713$ ) was different from 1 and Mendoza (1994), in conclusion we can say that the genets dynamic was changed. The population's structures show changes in the size categories, these maybe are different because of the intensification in the dry season, or due to the demographic explosion of *Astrocaryum mexicanum*, caused by fragmentation and defaunation, or some other environmental factor that was not measured during the study. The demographic process that contributes most to the value of lambda through this 23 years, is stasis, in particular, the stasis of individuals in the larger categories.

The conservation of the habitat and the protection of individuals with greater stasis and fecundity, is fundamental for the permanence of this population.



## Introducción

Los bosques tropicales perennifolios son los hábitats más diversos (Whitmore 1998) y complejos de la tierra que se caracterizan por tener un ambiente cálido con alta precipitación anual, árboles de más de 25 metros de altura y una vegetación estratificada que causa que solo alrededor del 15% de la radiación solar llegue a la superficie del suelo (Morley 2000). Tienen una baja proporción de árboles deciduos (Sánchez & Camacho 1981) y existe un gran número de lianas, trepadoras y epifitas (Thomas & Baltzer 2002); esta vegetación cubre alrededor del 30% de los trópicos (Sánchez & Camacho 1981).

Los bosques tropicales perennifolios son de gran importancia desde el punto de vista económico y ecológico, ya que de estos bosques proviene más de la mitad de la madera y, en un futuro, podrían proporcionar cerca del 75% de los productos maderables, además de alimentos y productos farmacéuticos (Thomas & Baltzer 2002). Además de proveer servicios de suministro, también proporcionan servicios culturales (ecoturismo, identidad, bienestar estético, etc.) y de regulación como: regulación climática (almacenaje de carbono, uso de carbono en la fotosíntesis, reducción de la temperatura, etc.), regulación hidrológica (aumento de infiltración y evapotranspiración), regulación de calidad de agua, erosión, deslaves, inundaciones, etc. (Balvanera 2012).

Desde el siglo pasado estos ecosistemas han sido intervenidos por grandes actividades humanas, por lo que han sido degradados o destruidos. Aproximadamente la mitad de los bosques tropicales que estaban presentes a principios del siglo XX han desaparecido (Wright 2005). La fuente principal del deterioro del hábitat y la pérdida de biodiversidad de estos bosques se debe, en parte, a los efectos directos de las actividades humanas como: i) la destrucción del hábitat y la fragmentación, proceso en el que el hábitat natural continuo es reducido a pequeños remanentes (Herrerías-Diego & Benítez-Malvido 2007), debido al cambio del uso de suelo, que causa una reducción en la abundancia y diversidad de las especies (Bierregaard & Gascon 2001; Herrerías-Diego & Benítez-Malvido 2007; Morris 2010); ii) al uso de especies invasoras, que al ser introducidas pueden

causar extinciones, alterar el ambiente abiótico, volverse una plaga o introducir alguna enfermedad (Bradshaw *et al.* 2009) y iii) a la sobreexplotación, que puede resultar en la extinción local o global de una especie o grupo de especies (Morris 2010). Así mismo, el deterioro del hábitat y la pérdida de biodiversidad también se debe a los efectos indirectos de las actividades humanas como el cambio climático (Millennium Ecosystem Assessment 2005) que está provocando el desplazamiento de especies (Wilson *et al.* 2007), afectando la fenología, o bien, alterando el microclima de los fragmentos (Lienert 2004; Herrerías-Diego & Benítez-Malvido 2007).

Como consecuencia de estos factores, en los fragmentos de los bosques tropicales, el número de individuos de una población puede reducirse, lo que puede originar que la dinámica y/o estructura puedan ser modificadas, incrementando el riesgo de extinción. El riesgo puede aumentar por catástrofes naturales (Lienert & Fischer 2003), por estocasticidad demográfica que puede provocar cambios en el tamaño de la población, en la supervivencia y en la fecundidad de los individuos (Lande 1998) y por la deriva génica que puede ocasionar la fijación de mutaciones deletéreas reduciendo la capacidad de las poblaciones a adaptarse a cambios ambientales (Ellstrand & Elam 1993). Más allá de las variaciones en la dinámica de poblaciones y comunidades, estos cambios afectan la función de los ecosistemas, en términos de flujo de energía, de nutrientes y de agua, entre otros (Fregoso-Domínguez & Esquivel-Esquivel 2015).

En México, la pérdida de bosques y selvas se ha incrementado drásticamente en las últimas décadas (Aguilar *et al.* 2000), el dato más reciente de la pérdida de cobertura forestal de bosques y selvas fue de 155,000 ha anuales, en promedio (Rosete-Vergés *et al.* 2014). Según lo reportado por Aguilar *et al.* (2000), las entidades federativas de nuestro país donde se registran las mayores tasas de deforestación son el Distrito Federal y los estados de Veracruz y Tabasco, donde se ha perdido entre el 1% y 2% anual de la vegetación natural en los últimos 20 años. En el estado de Veracruz, donde encontramos una porción de los bosques tropicales o selvas altas perennifolias (Miranda & Hernández X. 1963), se ha registrado una gran transformación del uso de suelo (Williams-Linera *et al.* 2002)

para actividades económicas como plantaciones de café, ganadería extensiva y agricultura, además de extracción de recursos naturales silvestres y apertura de caminos (Manson & Williams-Linera 2001). La selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, la cual se encuentra en la parte sur del estado de Veracruz, es una de las áreas naturales de México más amenazadas por las actividades humanas, principalmente debido al cambio de uso de suelo por actividades agrícolas y ganaderas (Dirzo y García 1992). Estas acciones han provocado la pérdida de la biodiversidad y la fragmentación de estos bosques (Bierregaard 2001; Herrerías y Benítez-Malvido 2005), por lo que, actualmente, existen algunos manchones de selva rodeados por áreas que han sido convertidas a potreros (Cedillo y Durán 2004). La zona conservada de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (UNAM), también se ha visto afectada por los cambios de uso de suelo en los alrededores y por pobladores de la región que entran a saquear frutos, plantas, nidos de aves, entre otros.

Dentro de este ecosistema, las palmas constituyen un elemento importante en el estrato bajo. Esta familia (Arecaceae) ha sido considerada como uno de los grupos de plantas más abundantes de los sotobosques de las selvas neotropicales (Hodel 1992; Henderson *et al.* 1995). Las arecáceas están constituidas de entre 198 a 212 géneros y entre 2,650 a cerca de 3,000 especies (Mabberley 2008). La región suramericana aparece como uno de los mayores centros de riqueza y diversidad para esta familia de plantas (Pintaud *et al.* 2008). En México, la familia se encuentra representada por 22 géneros (Uhl y Dransfield 1987), sobresaliendo en diversidad específica el género *Chamaedorea*, con alrededor de 45 especies (Hodel 1992).

Al ser muy abundantes en estos ecosistemas, las palmas también constituyen uno de los recursos forestales más explotados por las comunidades humanas que habitan las regiones de los trópicos (Svenning & Macía 2002). La cosecha de hojas, tallos, inflorescencias, frutos, semillas, meristemos, fibras y raíces permite cubrir diferentes carencias humanas de vivienda, medicina y alimento (De Steven 1989; Svenning 2002). Como el aprovechamiento de estas partes no causa la muerte de los individuos ni es una extracción complicada, las palmas pueden caracterizarse como uno de los productos forestales no maderables más importantes de los trópicos en la actualidad (Svenning 2002). Dentro del estado de

Veracruz, México, el uso de palmas es muy común; se emplean, en su mayoría, como alimento, material de construcción, elaboración de artesanías y como ornato (Barney *et al.* 1996; González-Marín *et al.* 2012). En la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas se encuentra una de las 6 especies del género *Reinhardtia*, el cual es el único género de la Subtribu Malortienae que solo se encuentra en América. Este género de palmas está restringido exclusivamente al Neotrópico, particularmente a las selvas húmedas de elevaciones bajas de México y Centroamérica. En México se encuentran tres especies de este género: i) *Reinhardtia elegans* Liebman, restringida en áreas pequeñas de Oaxaca y Chiapas (Ibarra y Mendoza 2003), ii) *R. simplex* (H. Wendland) Burret en Chiapas y iii) *R. gracillis* (Quero 1992). De acuerdo con Moore (1957), en México solo se localizan dos de las cuatro variedades que existen de *R. gracillis*, las cuales son: i) *R. gracilis* (H. Wendland) Drude ex Dammer var. *tenuissima* H.E. Moore, que se encuentra en Oaxaca y ii) *R. gracilis* var. *gracilior* (Burret) H.E. Moore, que se distribuye en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas (Quero 1992).

*Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* es una palma con crecimiento clonal, que presenta una distribución agregada en el sotobosque de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. Esta especie, al igual que otras plantas clonales, produce dos tipos de descendencia: una que resulta de la unión de dos gametos haploides (cigoto) provenientes de cada uno de los padres (Kays y Harper 1974; Harper 1977) y la otra que resulta de la actividad de los meristemas de un solo padre y que conduce a la producción reiterada de unidades modulares, por ejemplo, tallos o brotes (Harper 1978). Las plantas clonales tienen la habilidad de generar individuos que son capaces de desarrollar su propio sistema radicular, lo que les permite a los descendientes clonales ser potencialmente independientes (Mendoza y Burgeff 2009). Los hijos producidos por crecimiento clonal o propagación vegetativa (ramets) son genéticamente iguales entre sí y al padre que los produjo (genet). Otras características que muestran las especies clonales son: i) que su vida puede llegar a prolongarse debido al reemplazamiento de los ramets viejos (Watkinson 1992) y ii) que los ramets producidos vegetativamente tienen mayor

supervivencia que las plántulas (Mendoza y Burgeff 2009). Estos tipos de reclutamiento (sexual vs. clonal) son importantes, ya que mientras la reproducción sexual promueve la diversidad genética, el crecimiento vegetativo da a las plantas diferentes ventajas como: i) búsqueda de luz, nutrientes y agua en ambientes escasos, ii) integración fisiológica (lo que permite la división del trabajo entre los ramets), iii) mayor propagación de los hijuelos clonales, los cuales se pueden multiplicar rápidamente (Lienert 2004), iv) baja mortalidad del genet debido a que la mortalidad se divide entre los ramets (Eriksson & Jerling 1990) y v) alta supervivencia del genet debido al reemplazamiento de los ramets viejos (Watkinson 1992). Otra particularidad son los patrones de distribución espacial que se generan por la clonalidad en organismos que presentan un rizoma. En poblaciones naturales los individuos suelen distribuirse en forma agregada, debido, en primer lugar, a su estructura ligada (Carrillo-Angeles y Mandujano 2011), a la interacción con otras especies (Mandujano *et al.*, 1998) y/o a la dispersión restringida de semillas y propágulos vegetativos (Clark-Tapia *et al.* 2005).

Los modelos de proyección poblacional han sido fundamentales en los estudios demográficos, pues son una poderosa herramienta para el estudio de aspectos ecológicos y evolutivos (Salguero-Gómez & Plotkin 2010), pero sobre todo en los estudios de organismos con ciclos de vida complejos (Silvertown *et al.* 1993, Caswell 2001). Dicho modelo también permite determinar, a través de los análisis de sensibilidad y elasticidad, la importancia que tienen cambios particulares en las tasas vitales sobre la tasa finita de crecimiento poblacional. Estos análisis se enfocan a evaluar el efecto que tendría sobre  $\lambda$ , cambios absolutos (sensibilidad) o relativos (elasticidad) en las diferentes entradas de la matriz, los cuales sirven para detectar y evaluar qué parámetros demográficos son los que más influyen en la tasa de crecimiento poblacional (De Kroon *et al.* 1986; Silvertown *et al.* 1993; Caswell 2001).

Desde la década de los 70's se han llevado a cabo estudios demográficos en palmas, con distintos fines, por ejemplo, para evaluar la dinámica poblacional (Piñero *et al.* 1977; Bullock 1980; De Steven 1989; Mendoza 1994; Zuidema & Werger 2000; Rodríguez-Butiricá *et al.* 2005; Portela *et al.* 2010; Vásquez *et al.* 2012; Kouassi *et al.* 2014), determinar patrones de crecimiento y reproducción (Piñero *et al.* 1984; Chazdon 1992), para evaluar el aprovechamiento sustentable (Svenning & Macía 2002; Hernández Barrios 2014; Vallejo *et al.* 2014; García *et al.* 2016), o bien para conocer el estado de la población después de alguna alteración abiótica (Mandle & Ticktin 2012; Dávalos *et al.* 2014 )

En algunas especies de palmas se han encontrado ciertos patrones demográficos; por ejemplo, la mayoría de las poblaciones se encuentran en equilibrio demográfico (Bullock 1980; Piñero *et al.* 1984; Mendoza 1994; Souza & Martins 2006; Kouassi *et al.* 2008; Portela *et al.* 2010; Gamba-Triminiño *et al.* 2011), las plántulas tienen mayor mortalidad que cualquier otra categoría de tamaño, debido a la caída de ramas del dosel (Mendoza 1994; Rodríguez-Butiricá *et al.* 2005; Navarro *et al.* 2011) y, de acuerdo con los valores de elasticidad, la estasis es el parámetro demográfico crítico para el mantenimiento de las poblaciones (Mendoza 1994; Zuidema & Werger 2000; Kouassi *et al.* 2008; Portela *et al.* 2010; Gamba-Triminiño *et al.* 2011; Martínez-Ramos *et al.* 2016).

Dado que en este estudio se busca determinar el efecto que ha tenido el tiempo sobre la dinámica de la población, se debe tener en cuenta que las condiciones ambientales pueden cambiar en el tiempo, algunos de estos cambios puede deberse a la fragmentación, la cual provoca un aumento en la temperatura superficial de los suelos disminuyendo la evapotranspiración superficial y precipitación (Sánchez-Rojas y Rojas-Martínez 2007). Por lo tanto, las condiciones ambientales que encontramos ahora, pueden ser muy distintas a lo encontrado tiempo atrás. En el trabajo recientemente publicado por Martínez-Ramos *et al.* (2016) se demostró que se ha producido una explosión demográfica de la palma del sotobosque *Astrocaryum mexicanum*, tras un periodo de 39 años (1975 a 2013), como consecuencia indirecta de los disturbios antropogénicos en los alrededores

de la selva de Los Tuxtlas. En este estudio se evaluaron los efectos de los cambios demográficos experimentados por *A. mexicanum* sobre  $\lambda$  entre los períodos 1975-1981 y 2005-2013. Se reportó que la población creció de 1.243 a 4.058 individuos por hectárea, y presentó un valor promedio de  $\lambda$  de 1.029 por año, por lo que se demuestra que la población ha cambiado en el tiempo y lo podemos conocer gracias al modelo de proyección poblacional.

Contrariamente, en uno de los trabajos más recientes y extensos sobre demografía realizados por Conner *et al.* (2017) mostraron que la población de *Carnegiea gigantea* en el desierto de Sonora decreció 31.4% durante el período comprendido entre 1941 y 2012. También reportan que la estructura de la población cambió en el mismo período, ya que en el primer año estaba dominada por individuos adultos, mientras que en el último año estaba dominada por individuos jóvenes. Los autores explican que estos cambios pueden deberse a variaciones en los factores climáticos, principalmente a las largas temporadas sin agua y a las altas temperaturas, así como en los cambios de uso de suelo que han propiciado la pérdida de muchas especies nodrizas que sirven para el establecimiento de esta especie.

Por otra parte, existen trabajos donde ponen a prueba la eficacia del modelo de proyección, ya que las tasas vitales cambiaron con el tiempo y estos cambios se vieron reflejados en el valor de  $\lambda$ . Así lo expone Bierzychudek 1999 quien, usando el modelo de proyección poblacional de Leftkovich, comparó los resultados publicados en 1982 con aquéllos publicados en 1999 para determinar si estas poblaciones habían alcanzado el tamaño poblacional proyectado en 1982. Los resultados mostraron que una de las dos poblaciones creció como lo predijo el modelo en 1982, mientras que la otra difirió de lo proyectado por éste. Bierzychudek (1999) centra sus argumentos en errores que pudieron existir en el muestreo y en errores del modelo, como, por ejemplo, que el tamaño de muestra fue pequeño, el número de años fue insuficiente, los efectos de la densidad no estaban incorporados, o bien, a que las tasas vitales no fueron bien estimadas.

*R. gracilis* var. *gracilior* es una palma apreciada por sus cualidades ornamentales y sus frutos son colectados por los pobladores de la región de Los Tuxtlas para su venta a viveros, o a particulares interesados en el intercambio de semillas de especies ornamentales. La NOM-059-SEMARNAT-2010 considera a *R. gracilis* var. *gracilior* como una especie sujeta a Protección Especial, es decir, que podría encontrarse amenazada y, por lo tanto, la NOM recomienda propiciar su recuperación y conservación. Con el objeto de contar con elementos que nos permitan llevar a cabo acciones para la conservación, manejo, o en su defecto, la recuperación de esta especie en la región de Los Tuxtlas, Ver., se llevó a cabo este estudio cuyos propósitos fundamentales fueron, por un lado, determinar las condiciones demográficas actuales de la población de esta especie y, por otro lado, evaluar el efecto del tiempo sobre la demografía de esta especie. Considerando que en los últimos años ha habido cambios en el uso del suelo en la región de Los Tuxtlas y que esta especie ha sido explotada por parte de los habitantes de las comunidades rurales, este estudio nos permitirá comparar el comportamiento demográfico actual de esta población con aquél encontrado hace más de 20 años por Mendoza (1994). Los resultados de aquel estudio mostraron que la población de *R. gracilis* var. *gracilior* en Los Tuxtlas se encontraba en equilibrio demográfico, que la permanencia era el parámetro que más contribuía al crecimiento de la población y que la estructura poblacional reflejaba un buen estado de regeneración natural.



## **Objetivo general**

Determinar los patrones demográficos y la dinámica poblacional de genets y ramets, así como el efecto del tiempo en una población de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver.

## **Objetivos particulares**

- Estimar la tasa finita de crecimiento poblacional de *R. gracilis* var. *gracilior*.
- Determinar los procesos demográficos y categorías de tamaños que tienen mayor impacto en la tasa finita de crecimiento poblacional de la especie.
- Comparar el comportamiento demográfico de esta especie con aquél obtenido hace 20 años.
- Proponer acciones para proteger y conservar esta especie.

## **Hipótesis**

Si los cambios en el uso del suelo y las condiciones ambientales se han modificado en los alrededores de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas en los últimos 20 años, entonces, esperaríamos encontrar cambios en el comportamiento demográfico de *R. gracilis* var. *gracilior*.

## Metodología

### Sitio de estudio

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México (Fig. 1). La estación se localiza al SE del estado de Veracruz, México ( $95^{\circ} 04' -09' \text{ O}$  y  $18^{\circ} 34' -36' \text{ N}$ ). La altitud varía entre 150 y 700 m. El clima es cálido-húmedo, del tipo Af (m) w' (i) g; la temperatura media anual es de  $24.3^{\circ}\text{C}$  (oscilando entre  $\pm 5-7^{\circ}\text{C}$ ) y la precipitación promedio anual es de 4725 mm (Ibarra-Manríquez 1992).

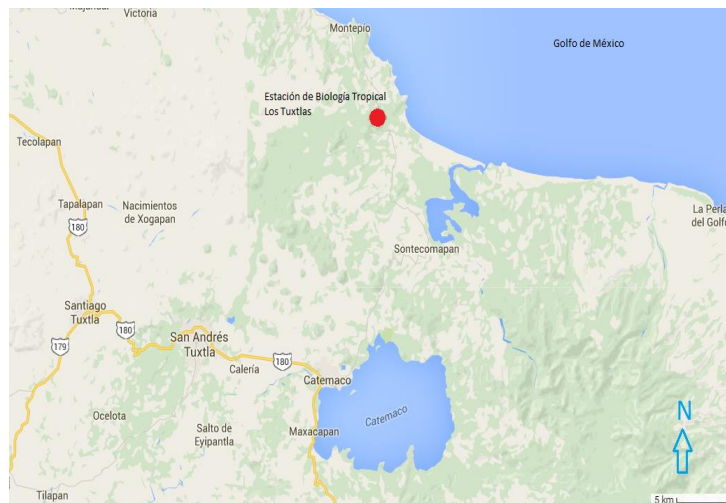


Figura 1. Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas en el Estado de Veracruz, México.

El tipo de vegetación predominante es selva alta perennifolia la cual se caracteriza por la dominancia de árboles siempre verdes de más de 25 m de altura formando un dosel bastante cerrado. La vegetación de la estación posee una alta diversidad florística, pues se ha documentado la presencia de 943 especies de plantas vasculares agrupadas en 137 familias (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Cabe destacar que, si bien sólo se encuentran 13 especies de palmas dentro de toda esta diversidad, éstas forman un componente característico y abundante de su estrato inferior (Bongers *et al.* 1988), ya que son de talla pequeña y solamente ocupan el estrato bajo (<10m) (Mendoza 1994).

## Descripción de la especie

*Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* es una palma que pertenece a la familia Arecaceae, la cual ha sido considerada como un grupo de plantas bien definido, cuyos miembros son reconocidos con relativa facilidad (Ibarra-Manríquez y Mendoza 2003). El género *Reinhardtia* está constituido por seis especies, cuya distribución se consideraba fundamentalmente mesoamericana, desde México hasta Panamá, de acuerdo con Henderson *et al.* (1995). Sin embargo, la distribución se ha ampliado, ya que se tienen registradas tres especies en la región pacífica de Colombia: *R. koschnyana* (H. Wendl. y Dammer) Burret, *R. simplex* (H. Wendl.) Burret y *Reinhardtia gracilis* (H. Wendl.) Drude ex Dammer (Galeano y Bernal 2010) y *Reinhardtia paiewonskiana* que es la única especie presente en el área antillana, República Dominicana, a la cual se encuentra restringida (Henderson 2002). Estas plantas habitan básicamente en comunidades de bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio, en sitios que no sobrepasan los 1,600 m de altitud (Ibarra-Manríquez 1988). Todas las especies tienen distribución discontinua y se encuentran en localidades aisladas (Galeano y Bernal 2010).

*Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* (H. Wendl.) Drude ex (Burret), coquito o coyolito, como se conoce comúnmente, es una palma monoica con crecimiento clonal. Los tallos aéreos o ramets de esta palma se desarrollan por medio de ramificaciones de meristemas axilares de un rizoma subterráneo, el cual se sitúa aproximadamente a 5 cm de la superficie del suelo (Mendoza 1994). Cada planta o genet crece horizontalmente por adición de nuevos tallos o ramets; generalmente tienen entre 3 y 7 tallos, los cuales son producidos en cualquier época del año. Sin embargo, hay genets que pueden tener más de 7 tallos. El crecimiento individual de los ramets es a través de la adición de nuevas hojas en el tallo vertical; se ha observado que, generalmente, los ramets más grandes no sobrepasan los 2 metros de altura (Mendoza 1994). Una vez producidos los ramets, éstos permanecen fisiológicamente integrados al rizoma que los produjo; esto significa que tanto el agua como los nutrientes son traslocados entre los tallos facilitando la producción de estos y/o la recuperación de tallos dañados (Mendoza y Franco 1992).

De acuerdo con Mendoza (1994) la morfología foliar cambia con la edad de la palma; durante los primeros años, el meristemo apical produce hojas enteras. Posteriormente la palma empieza a producir hojas bífidas hasta llegar a producir hojas pinnadas cuneadas con unos pequeños orificios (ventanas) en la base de la lámina foliar, entre los dobleces. Los márgenes foliares externos son ampliamente dentados (Mendoza 1994). Los tallos producen una inflorescencia pedunculada interfoliar, la cual se desarrolla en la axila de la segunda o tercera hoja; raramente se producen dos inflorescencias por tallo (Fig. 2). Cada inflorescencia es una panícula de tres a ocho raquillas de color blanco-cremoso, las raquillas producen flores masculinas y femeninas. La floración ocurre en el mes de septiembre y los frutos comienzan a desarrollarse en enero y toma entre 4 y 6 meses en que se formen completamente (Mendoza 1994). Los frutos son de color negro-purpúreo. El proceso de la germinación puede durar hasta aproximadamente un año después de haber caído las semillas en el suelo. Generalmente, las plántulas se establecen cerca de los genets establecidos.



Figura 2. Inflorescencias (color crema) e infrutescencias (color rojo) de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* y hojas pinnadas cuneadas con unos pequeños orificios (ventanas) en la base de la lámina.

Bajo las Normas Oficiales Mexicanas, esta especie se ha posicionado en dos categorías en un periodo de 16 años. Bajo la norma NOM-059-ECOL-1994 la especie era considerada como “Especie rara” (R), que se define como aquella cuya población es biológicamente viable, pero muy escasa de manera natural, pudiendo estar restringida a un área de distribución reducida, o hábitats muy específicos (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales 2013). La norma NOM-059-SEMARNAT-2010 indica que la especie está bajo la categoría de riesgo “Sujeta a protección especial” (Pr), que incluye aquellas especies o poblaciones que podrían llegar a encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales 2013), por lo que la norma recomienda propiciar su recuperación y conservación (Mendoza & García-Guzmán en prensa).

#### Trabajo de campo

En septiembre de 2013 se eligieron dos sitios de estudio dentro de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, los cuales coinciden con los sitios reportados por Mendoza (1994). En estas zonas se etiquetó y enumeró una muestra de 300 genets de *R. gracilis*. A cada individuo se le contó el número de ramets, los cuales fueron etiquetados y numerados consecutivamente. A cada ramet se le midió la altura del tallo y se contó el número de hojas, marcando la hoja más joven con un alambre de color. Para evitar problemas con la identificación de los genets y ramets, se removió un poco de tierra de la base de las plantas, puesto que el rizoma se encuentra a unos 5 cm de profundidad, con lo cual se previene confusiones entre individuos. Asimismo, se registró el número de inflorescencias producidas por ramet y el número de frutos producidos el año anterior, ya que éstos pueden persistir en la planta por más de un año, no en todos los casos se mantiene el fruto unido a la inflorescencia por un año, al menos. En el mes de enero del año 2014 se registró el número total de frutos producidos por ramet y las plántulas nuevas se registraron como nuevos genets y se les asignó el número progresivo correspondiente. En septiembre del mismo año se realizó el segundo censo, en el cual se registraron todos los parámetros evaluados en el primer censo. El estudio demográfico se llevó

a cabo bajo dos niveles poblacionales, el de genets y el de ramets, que se describen a continuación.

#### Análisis demográfico de genets

La población de genets de *R. gracilis* se clasificó en cinco categorías de tamaño, con base en lo reportado por Mendoza (1994). Las semillas se incluyeron dentro de la categoría 1. La categoría 2 está conformada por las plántulas de menos de 25 cm, mientras que la categoría 3 comprenden a los genets con uno o dos ramets de entre 25-85 cm; las categorías superiores se clasificaron con base en el número de ramets presentes en cada uno (Cuadro 1).

Cuadro 1. Categorías de tamaño de genets de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver.

Categoría	Características
1	Semillas
2	0-25 cm
3	25-85 cm (1 o 2 ramets)
4	3-5 ramets
5	>6 ramets

Una vez clasificada la población en categorías de tamaños, se elaboró el diagrama de ciclo de vida, el cual es una representación gráfica del ciclo de vida (Hubbell y Werner 1979) que ayuda a resumir los elementos que conformarán a la matriz de transiciones, en donde cada categoría de tamaño está representada por un nodo (circulo que representa un punto de conexión). La fecundidad, así como las probabilidades de transición, estasis y retrogresión que determinan el destino de los individuos de un tiempo  $t$  a otro  $t + 1$ , se representan por flechas que conectan los nodos (Fig. 3).

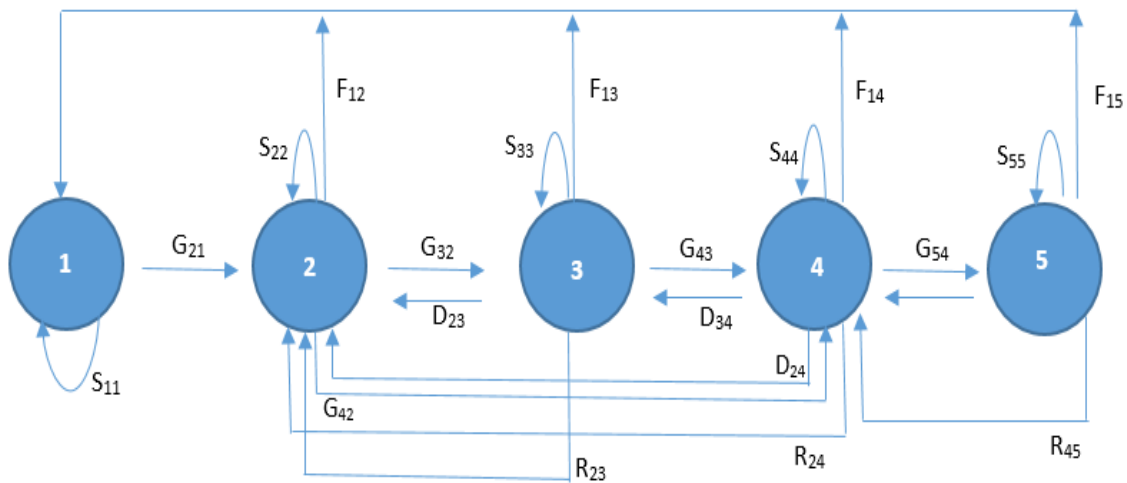


Figura 3. Ciclo de vida de genets de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*. F= fecundidad, contribución de semillas a la categoría 1; G= crecimiento, individuos que pasan a categorías superiores; S= estasis, individuos que permanecen en la misma categoría y R= retrogresión individuos que retroceden a categorías anteriores.

Una vez obtenidos los elementos del ciclo de vida se elaboró la matriz de transiciones. El modelo matricial fue desarrollado por Leslie en 1945 para determinar la dinámica de poblaciones animales tomando en cuenta las edades de los individuos para su clasificación. Posteriormente, Lefkovitch determinó que para ciertos individuos era complicado conocer o estimar su edad, por lo que en 1965 desarrolló un modelo matricial que sirve para predecir el número de individuos de una población, a partir de los nacimientos y muertes de los individuos, el cual se basa en clasificar a la población en categorías de tamaño o categorías fenológicas. En organismos como las plantas, el tamaño del individuo refleja más su contribución a la tasa de crecimiento poblacional, que la edad. El modelo de Lefkovitch posibilita, entonces, que en el intervalo  $t$  a  $t+1$  los individuos con ciclos de vida complejos, como las plantas, puedan mantenerse en la misma categoría, retroceder o avanzar a otras categorías y propagarse por diversos medios (por semillas o propagación vegetativa) (Caswell 2001).

#### Descripción del modelo de Lefkovitch

El modelo básico en su forma matricial es:  $\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$ , el cual consiste en una matriz de probabilidades representadas por coeficientes ( $a_{ij}$ ) llamada  $\mathbf{A}$ , la cual es una matriz cuadrada, es decir, contiene el mismo número de renglones que de columnas, y por  $\mathbf{n}_t$ , que es el vector columna que contiene el número total de individuos dentro de cada categoría de tamaño ( $n_t = n_1, n_2, \dots, n_k$ ) al tiempo  $t$  (Fig. 4) (Caswell 2001). Las probabilidades de la matriz  $\mathbf{A}$ , representan las siguientes tasas vitales: la fecundidad ( $F_{ij}$ ) que comprende el número promedio de semillas producidos por genet por categoría de tamaño; la estasis ( $S_{ij}$ ) que se define como la probabilidad de que los individuos de una categoría sobrevivan y permanezcan en la misma categoría de tamaño; el crecimiento ( $G_{ij}$ ) que se define como la capacidad de un individuo de sobrevivir y transitar a la o las siguiente(s) categoría(s) de tamaño y la retrogresión ( $R_{ij}$ ) que es el número de individuos que regresan a categorías inferiores a la cual pertenecían. Los coeficientes indican el tipo de probabilidad de cada tasa vital y los subíndices señalan el destino de las transiciones entre categorías, en función del intervalo de tiempo de  $t$  a  $t+1$  (Caswell 2001). Dichos



coeficientes se interpretan de derecha a izquierda, ej.  $G_{21}$  indica la probabilidad de crecimiento de la categoría 1 a la 2 en el período 2013 a 2014.

Dentro de la matriz **A** las transiciones se ubican de la siguiente manera: la fecundidad se encuentra en el primer renglón de la matriz; la estasis en la diagonal principal de la matriz; el crecimiento se encuentra por debajo de la diagonal principal de la matriz y las retrogresiones se encuentra por encima de la diagonal principal de la matriz (Fig. 4). (Mendoza 1994).

		<b>A</b>					<b>n</b>
		1	2	3	4	5	
1		$S_{11}$	0	$F_{13}$	$F_{14}$	$F_{15}$	$n_1$ $n_2$ $n_3$ $n_4$ $n_5$
2		$G_{21}$	$S_{22}$	$R_{23}$	0	0	
3		0	$G_{32}$	$S_{33}$	$R_{34}$	0	
4		0	0	$G_{43}$	$S_{44}$	$R_{45}$	
5		0	0	0	$G_{54}$	$S_{55}$	

Figura 4. Representación esquemática de la matriz de Lefkovitch y del vector columna para los genets de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*. F= fecundidad, G= crecimiento, S= estasis y R= retrogresión.

Al multiplicar la matriz de Lefkovitch (**A**) por el vector columna que contiene el número de individuos de cada una de las categorías de la población al tiempo inicial ( $\mathbf{n}_t$ ), se obtiene el vector de abundancias al tiempo  $t+1$  ( $\mathbf{n}_{t+1}$ ). Si el modelo se multiplica sucesivamente utilizando en cada iteración el vector resultante de la operación anterior, entonces se alcanzará la estructura estable de tamaños (SSD por sus siglas en inglés) y se obtendrá la tasa finita de crecimiento poblacional,

denotada por el símbolo  $\lambda$  ( $\lambda$ ), también llamada raíz latente dominante o eigenvalor dominante. Esta tasa nos indica que todas las categorías crecen a una tasa constante (Caswell 2001) y esta tasa puede adquirir los siguientes valores: si  $\lambda=1$  la población se mantiene constante o en equilibrio, si  $\lambda>1$  la población está creciendo y si  $\lambda<1$  la población está decreciendo (Caswell 2001). Este modelo se basa en ciertas suposiciones tales como: que las tasas vitales se mantienen constantes en el tiempo y no hay un efecto de denso-dependencia (Lefkovich 1965; Silvertown y Lovett-Doust 1993).

A continuación, se describen las estimaciones para construir la matriz de transición: la fecundidad (F) se calculó como el promedio de frutos producidos por genet en cada categoría de tamaño, dividido entre el número total de individuos de cada categoría de tamaño en el intervalo  $t$  a  $t+1$ . La estasis (S), se calculó como la fracción de individuos que permanecieron en la misma categoría en el intervalo de  $t$  a  $t+1$ . La probabilidad de crecimiento (G) se calculó como el número de individuos que transitaron de una categoría a otra(s) en el período de  $t$  al  $t+1$ . La probabilidad de transición de semillas a plántulas se definió como el cociente del número de semillas que germinaron en el intervalo  $t$  a  $t+1$  del número total de semillas producidas al tiempo  $t$ . Como existen semillas que pueden persistir en el tallo de un año a otro, estas se colocaron en la casilla  $S_{11}$  (Mendoza 1994), es decir, son semillas que sobreviven en el intervalo de tiempo  $t$  a  $t+1$ . Finalmente, la probabilidad de retrogresión (R) se obtuvo como el número de individuos que retrocedieron a una categoría(s) de menor tamaño dividido entre el número total de individuos de la categoría en cuestión. Cuando la probabilidad de permanencia en la última categoría de tamaño ( $S_{ij}$ ) fue igual que 1, ésta se cambió por una probabilidad de 0.95, ya que, de lo contrario, indicaría que los individuos presentes en esa categoría de tamaño no morirían, lo cual sería muy improbable. La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y la Estructura estable de tamaños (Ee) se obtuvieron utilizando la extensión del programa de Excel, PopTools 3.2 (Hood 2010). La Estructura estable de tamaños (Ee) y la Estructura inicial de tamaños (Ei) fueron comparadas mediante

la prueba de verosimilitud *Log likelihood ratio test*  $G = 2 \sum [O \times \ln(O/E)]$ , (McDonald 2009), con el fin de evaluar las diferencias entre las estructuras.

### Análisis prospectivos

Con el objetivo de determinar qué tan sensible es  $\lambda$  a cambios absolutos en las entradas de la matriz, se calculó la matriz de sensibilidades, mediante la ecuación:

$$s_{ij} = \frac{\delta\lambda}{\delta a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}$$

donde  $s_{ij}$  = sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en la entrada  $a_{ij}$  de la matriz,  $v_i$  = elemento  $i$  del vector de los valores reproductivos,  $w_j$  = elemento  $j$  del vector de la estructura estable de tamaños, y  $\langle w, v \rangle$  = el producto de los vectores  $w$  y  $v$  que es un escalar (Caswell 1978). La matriz de elasticidades se calculó con el fin de analizar la contribución relativa de cada uno de los procesos demográficos sobre el valor de  $\lambda$ . Las entradas de la matriz de elasticidades miden cambios proporcionales que sufriría  $\lambda$  ante cambios proporcionales en las entradas de la matriz, y se calcula como:

$$e_{ij} = \left( \frac{a_{ij}}{\lambda} \right) (s_{ij})$$

donde  $a_{ij}$  son los elementos de la matriz  $\mathbf{A}$ ,  $\lambda$  es la tasa finita de crecimiento poblacional y  $s_{ij}$  son los elementos de la matriz de sensibilidad (De Kroon *et al.* 1986). Estos análisis se realizaron con la herramienta PopTools 3.2 (Hood 2010) de Excel.

### Límites de confianza

Para estimar los intervalos de confianza de  $\lambda$  se utilizó el método de remuestreo conocido como “*bootstrap* con remplazo”, que consiste en el cálculo repetido de  $\lambda$  a

partir de submuestras del conjunto original de datos, para así obtener la estimación directa de los intervalos de confianza al 95%. Para esto, se utilizó el programa Excel y mediante la herramienta PopTools se generaron 1,000 nuevos valores de  $\lambda$  y los límites, inferior y superior de los intervalos de confianza al 95% se determinaron utilizando los percentiles 25 y 75 (Caswell 2001).

#### Análisis demográfico de ramets

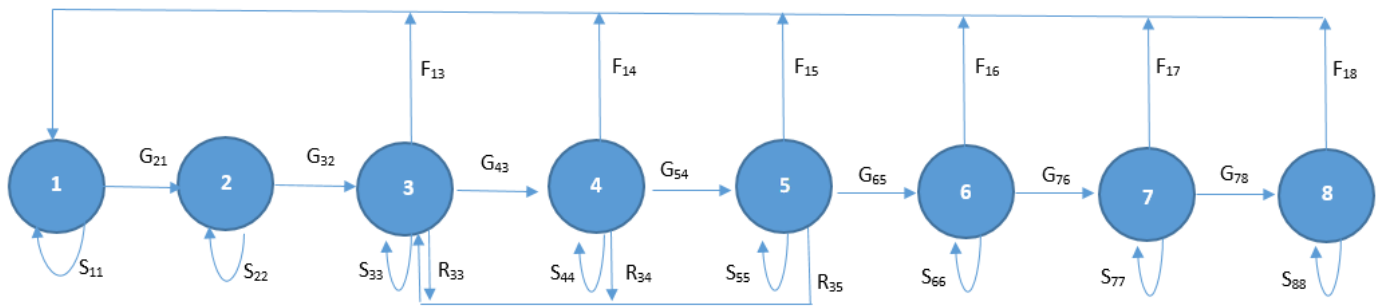
Para el análisis demográfico de los ramets (tallos) éstos se clasificaron de acuerdo con su altura, la cual se dividió en intervalos de 0.25 cm. A las semillas y plántulas se les asignaron las categorías 1 y 2, respectivamente (Cuadro 2). Los ramets producidos por crecimiento clonal, dependiendo de su altura se colocaron en la categoría 2 o 3.

Cuadro 2. Categorías de tamaño de la población de ramets de *Reinhardtia gracilis*, var. *gracilior*, de acuerdo con la altura de los mismos.

<b>Categoría</b>	<b>Altura (cm)</b>
1	Semillas
2	Plántulas 0-25
3	26-50
4	51-75
5	76-100
6	101-125
7	126-150
8	>151

Posterior a la clasificación de la población, se construyó el ciclo de vida de los ramets y se prosiguió con la elaboración de la matriz, la cual se realizó siguiendo la misma teoría y terminología que para la construcción de la matriz de genets (Fig. 5). Sin embargo, dado que los ramets pueden producir otros tallos (ramets) por medio de la actividad de los meristemas en cualquier época del año, éstos se agruparon, dependiendo de su altura, en dos categorías (Categoría 2 y 3) por lo que estas categorías pueden contener dos procesos. Por un lado, la permanencia de los tallos en la misma categoría y, por otro lado, la producción de los ramets por crecimiento vegetativo ( $C_{ij}$ ). Por lo demás, el ciclo de vida es muy simple. Los ramets pueden permanecer en la misma categoría de tamaño con una probabilidad  $S_{ii}$ , pasar a la siguiente categoría de tamaño con una probabilidad  $G_{ij}$  o retroceder con una probabilidad  $R_{ij}$ . La fecundidad se calculó como el número promedio de semillas producidas por ramet e igualmente las semillas pueden transitar, es decir, germinar y pasar a la siguiente categoría en un lapso de un año con una probabilidad  $G_{21}$ , o mantenerse en el tallo progenitor.

Al igual que los análisis realizados para los genets, la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y la Estructura estable de tamaños ( $E_e$ ) se obtuvieron con la herramienta de Excel PopTools 3.2 (Hood 2010). Las estructuras poblaciones, tanto las estables ( $E_e$ ) como las iniciales ( $E_i$ ) fueron comparadas mediante la prueba de verosimilitud *Log likelihood ratio test* (McDonald 2009),). Se realizaron los estudios prospectivos y se establecieron los límites de confianza de la misma forma que para los genets.



		A								n
		1	2	3	4	5	6	7	8	
1	$S_{11}$	$F_{12}$	$F_{13}$	$F_{14}$	$F_{15}$	$F_{16}$	$F_{17}$	$F_{18}$		$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \\ n_6 \\ n_7 \\ n_8 \end{pmatrix}$
2	$G_{21}$	$S_{22}$	0	0	0	0	0	0		
3	0	$G_{32}$	$S_{33}+C_{33}$	0	0	0	0	0		
4	0	0	$G_{43}$	$S_{44}+C_{44}$	0	0	0	0		
5	0	$G_{52}$	0	$G_{54}$	$S_{55}+C_{55}$	0	0	0		
6	0	0	0	0	$G_{65}$	$S_{66}$	0	0		
7	0	0	0	0	0	$G_{76}$	$S_{77}$	0		
8	0	0	0	0	0	0	$G_{87}$	$S_{88}$		

Figura 5. Ciclo de vida y representación esquemática de la matriz de Lefkovich y del vector columna de ramets de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*. F= fecundidad, contribución de semillas a la categoría 1; G= crecimiento, individuos que pasan a categorías superiores; S= estasis, individuos que permanecen en la misma categoría, R= retrogresión, individuos que retroceden a categorías anteriores y C= crecimiento clonal (ramets producidos por actividad meristemática).

## Resultados

### Población de genets

La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) encontrada para la población de genets de *R. gracilis* var. *gracilior* de 2013-2014 fue de 0.9791 (Rango del intervalo de confianza al 95% = 0.9625-1.0000). De acuerdo con esta estimación el valor de lambda no difiere significativamente del valor de 1.0.

Se puede observar en el diagrama de flujo que la categoría con mayor fecundidad (7.90 frutos) es la categoría 5 donde se ubican los individuos con más de 6 ramets y la categoría 3 es la que posee la mayor estasis (0.91) (Fig. 6).

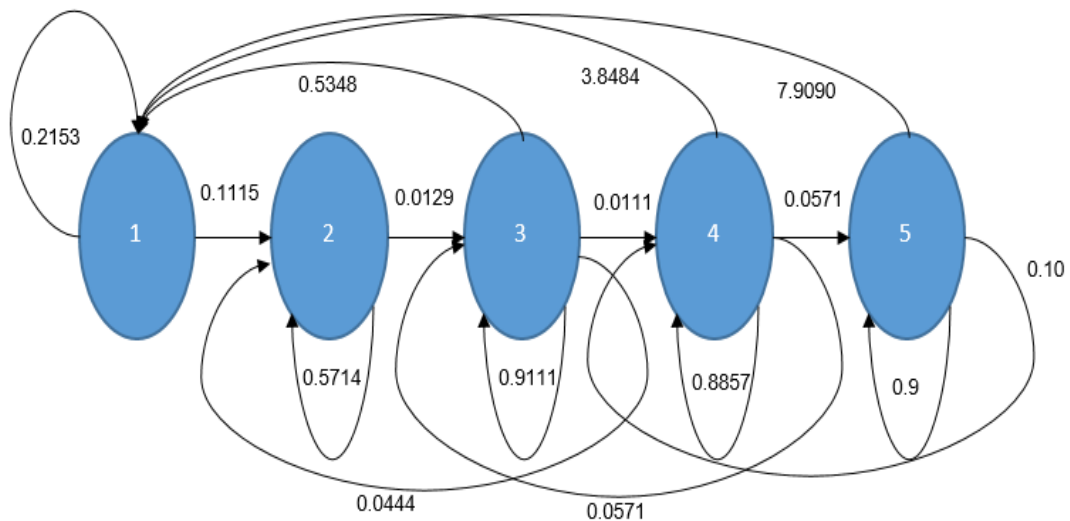


Figura 6. Diagrama de flujo que muestra las probabilidades y fecundidades de los individuos de las diferentes categorías de la población de genets de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* en la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver.

Como se puede observar en la Figura 7, la estructura poblacional inicial ( $E_i$ ) y la estructura estable de tamaños ( $E_e$ ) presentan una forma de “J” invertida, que muestra un mayor número de individuos en las primeras categorías y un número menor en individuos de categorías superiores, lo cual se traduce en una mayor cantidad de plántulas que pueden regenerar la selva.

Al comparar las estructuras inicial y estable se encontró que, para las categoría 1 y 5 hay un menor porcentaje de individuos en la Ei que en la Ee. En contraste, en las categorías 2, 3 y 4, el porcentaje de genets es mayor en la Ei que en la Ee. La prueba de verosimilitud (*Log likelihood ratio test*) para conocer si estas estructuras diferían o no, mostró que las estructuras difieren significativamente entre sí ( $G= 18.2346, p < 0.05$ ).

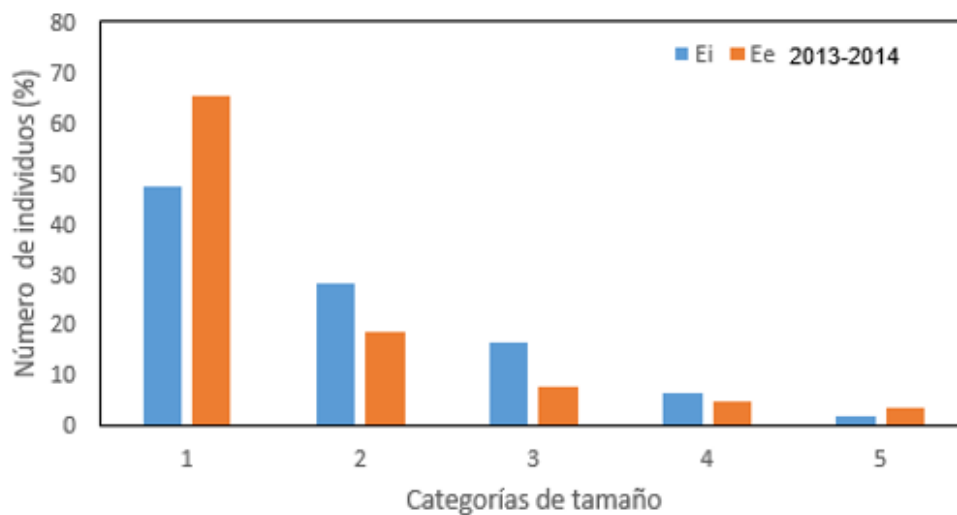


Figura 7. Comparación de la estructura inicial (Ei) y la estructura estable (Ee) de tamaños de la población de genets de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver., 2013-2014.

Se obtuvo el porcentaje de mortalidad en cada categoría de tamaño y se encontró que la mayor mortalidad se concentra en las categorías 1 (67%) y 2 (41%), es decir, en las categorías de semillas y plántulas; mientras que en las categorías 4 y 5 no se registró mortalidad alguna (Fig. 8). Estas últimas dos categorías son las que proporcionan la mayor cantidad de semillas.



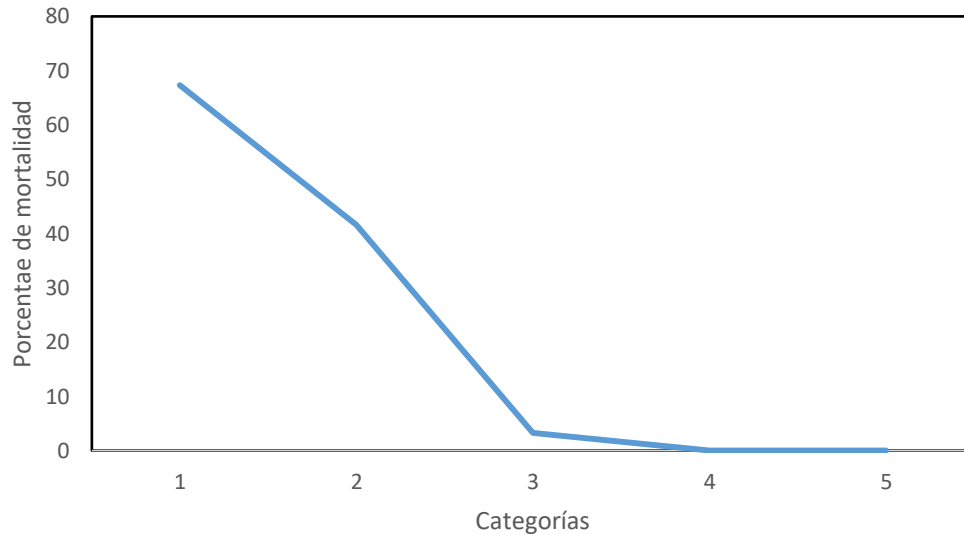


Figura 8. Porcentaje de mortalidad de genets de *R. gracilis* en las diferentes categorías de tamaño, en el período 2013-2014.

La importancia relativa que tienen los diferentes elementos de la matriz sobre la tasa finita de crecimiento poblacional se observa en la matriz de elasticidad del periodo 2013-2014 (Cuadro 3). A partir de las sumas de las elasticidades por proceso demográfico se determinó que la estasis (90%) es aquél que más contribuye al valor de  $\lambda$ , por lo que  $\lambda$  es más sensible a cambios en dicho parámetro que a cambios en cualquier otro (Fig. 9). Por su parte, la suma de elasticidades por categoría indicó que las categorías 4 (42.7%) y 5 (43.3%) son las que más influyen sobre  $\lambda$  (Fig. 10).

Cuadro 3. Matriz de elasticidad de la población de genets de *R. gracilis* obtenida para el periodo 2013-2014.

	1	2	3	4	5
1	0.0010	0	0.0003	0.0014	0.0021
2	0.0038	0.0056	0.0001	0	0
3	0	0.0040	0.1160	0.0044	0
4	0	0	0.0079	0.3876	0.0322
5	0	0	0	0.0343	0.3986

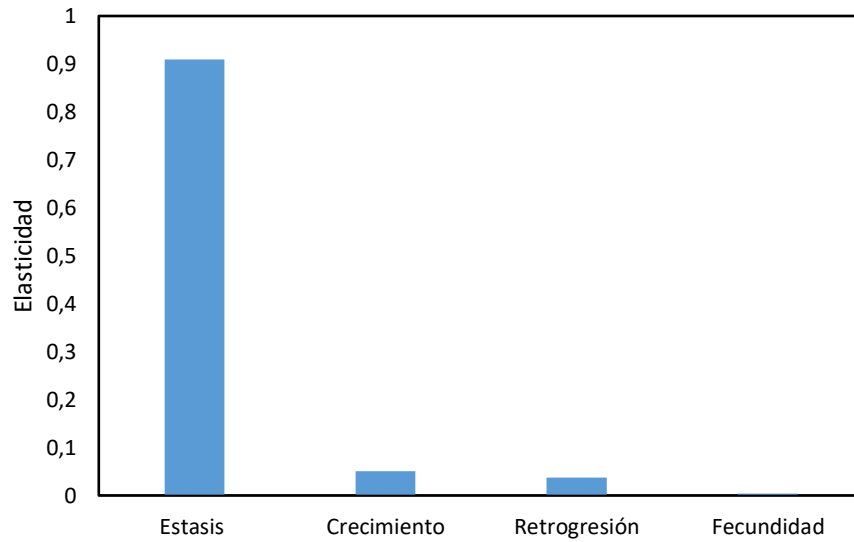


Figura 9. Importancia relativa de los parámetros demográficos sobre la tasa de crecimiento poblacional de genets de *R. gracilis*.

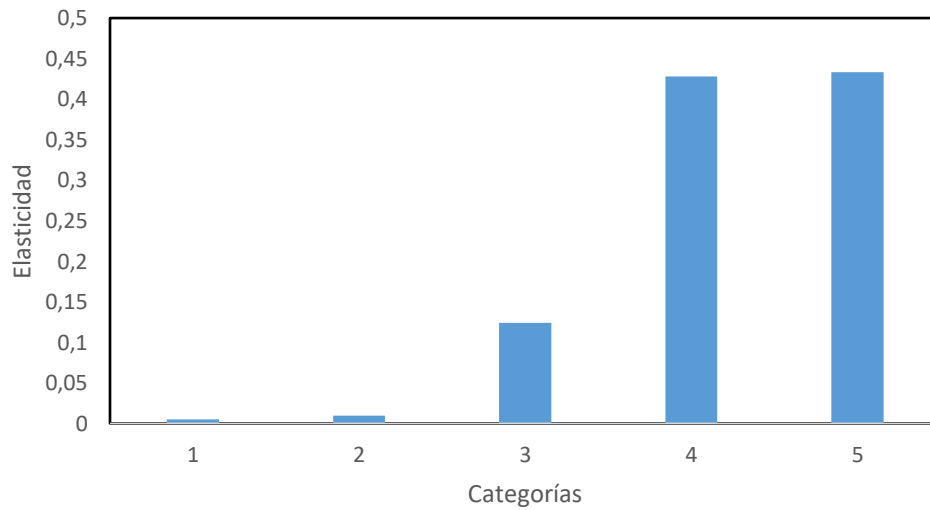


Figura 10. Importancia relativa de las categorías de tamaño sobre la tasa de crecimiento poblacional de genets de *R. gracilis*.

## Población de ramets

La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) encontrada para la población de ramets de *R. gracilis* del período 2013-2014 fue de 0.9590 (Rango del intervalo de confianza al 95% = 0.9412-0.9713). Con base en el intervalo de confianza podemos afirmar que el valor de lambda difiere significativamente del valor de 1.0.

La estructura inicial de la población de ramets ( $E_i$ ) presenta una forma de “J” invertida al igual que la estructura estable de tamaños ( $E_e$ , Fig. 11). La comparación de la  $E_i$  con la  $E_e$ , mostró que la densidad relativa en las categorías 1, 6 y 8, de la  $E_i$  está por debajo de la  $E_e$ , mientras que para las otras categorías, la densidad relativa de  $E_i$  fue mayor o igual que en la  $E_e$ . Mediante la prueba de verosimilitud (*Log likelihood ratio test*) se encontró que las estructuras poblacionales, inicial y estable, son estadísticamente distintas entre sí ( $G = -198.94$   $p < 0.05$ ).

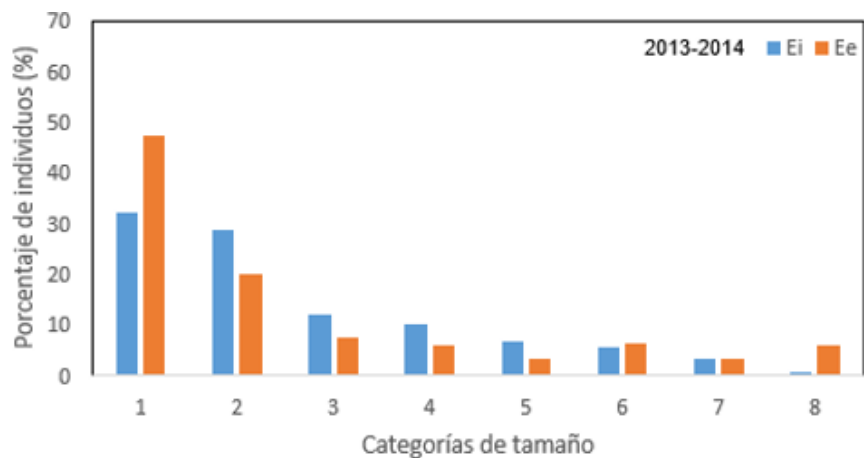


Figura 11. Comparación de la estructura inicial ( $E_i$ ) y estructura estable ( $E_e$ ) de tamaños de la población de ramets de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver., 2013-2014.

En el diagrama de flujo de la población de ramets (Fig. 12) se observa que la categoría 8 presenta la mayor fecundidad (2.66 frutos), así como la mayor probabilidad de estasis (0.90). Sólo en las categorías 2 y 3 encontramos individuos que se propagaron vegetativamente. El 87% del valor de la categoría 2 corresponde a la estasis de los ramets, mientras que el 13% corresponde al crecimiento vegetativo. En la categoría 3 el 96% corresponde a la estasis, mientras que el 4% corresponde al crecimiento vegetativo.

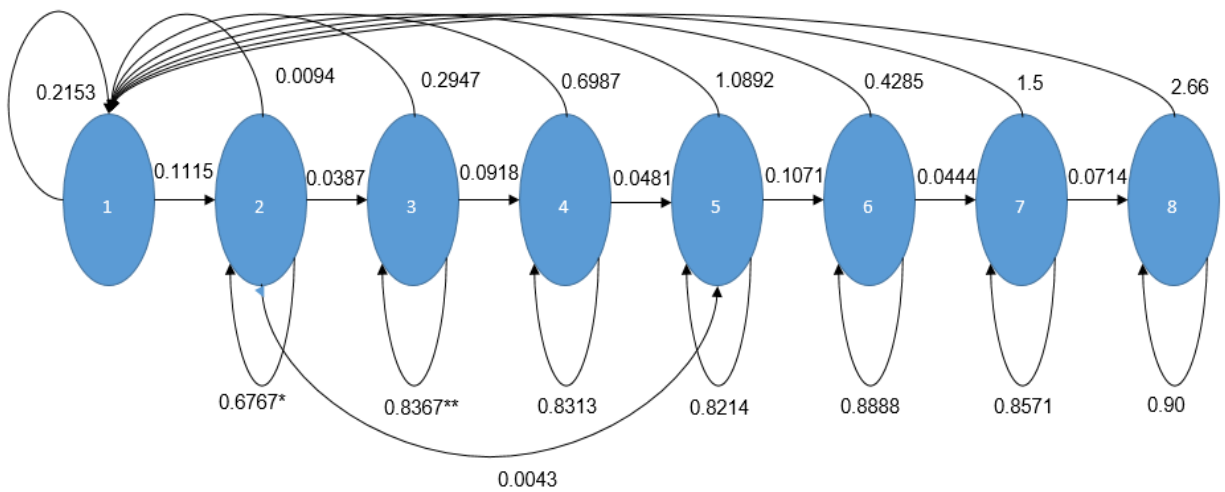


Figura 12. Diagrama de flujo con las probabilidades de transición y la fecundidad de los diferentes estadios del ciclo de vida de la población de ramets de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* en la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver., durante el periodo 2013-2014.

Se obtuvo el porcentaje de mortalidad en cada categoría de tamaño, el cual mostró que en las categorías 1 y 2 (semillas y plántulas) hay una mayor mortalidad, 67% y 28%, respectivamente que en las otras categorías de tamaño (Fig. 13).

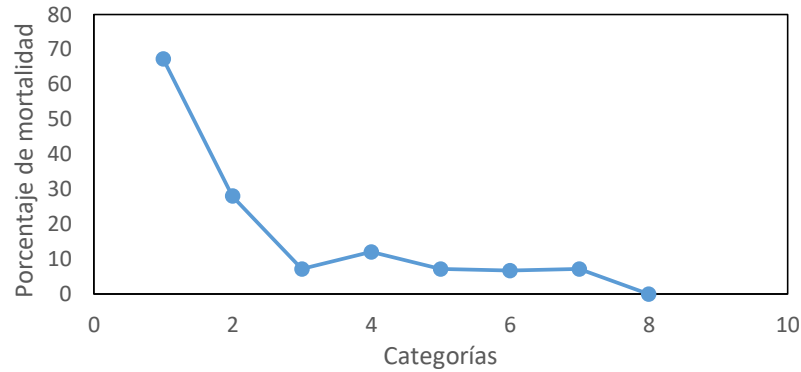


Figura 13. Porcentaje de mortalidad de ramets de *R. gracilis* en las diferentes categorías de tamaño en el período 2013-2014.

La importancia relativa que tienen los diferentes elementos de la matriz sobre la tasa finita de crecimiento poblacional se observa en la matriz de elasticidad del periodo 2013-2014 (Cuadro 4). Se encontró que el valor de  $\lambda$  es más sensible a cambios en la estasis (89%) que a cambios en cualquier otro parámetro demográfico (Fig. 14). Por otro lado, también se pudo determinar que la categoría 6 es la que más contribuye al valor  $\lambda$  (Fig. 15), lo que difiere del estudio de Mendoza (1994), en el que la categoría más importante para  $\lambda$  fue la categoría 3.

Cuadro 4. Matriz de elasticidad de la población de ramets de *R. gracilis* obtenida para el periodo 2013-2014.

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0.0053	0.00009	0.0011	0.0022	0.0018	0.0014	0.0027	0.0084
2	0.0180	0.0462*	0	0	0	0	0	0
3	0	0.01473	0.1180**	0	0	0	0	0
4	0	0	0.01358	0.1028	0	0	0	0
5	0	0.0032	0	0.0113	0.0998	0	0	0
6	0	0	0	0	0.0127	0.2161	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0112	0.1145	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0084	0.1853

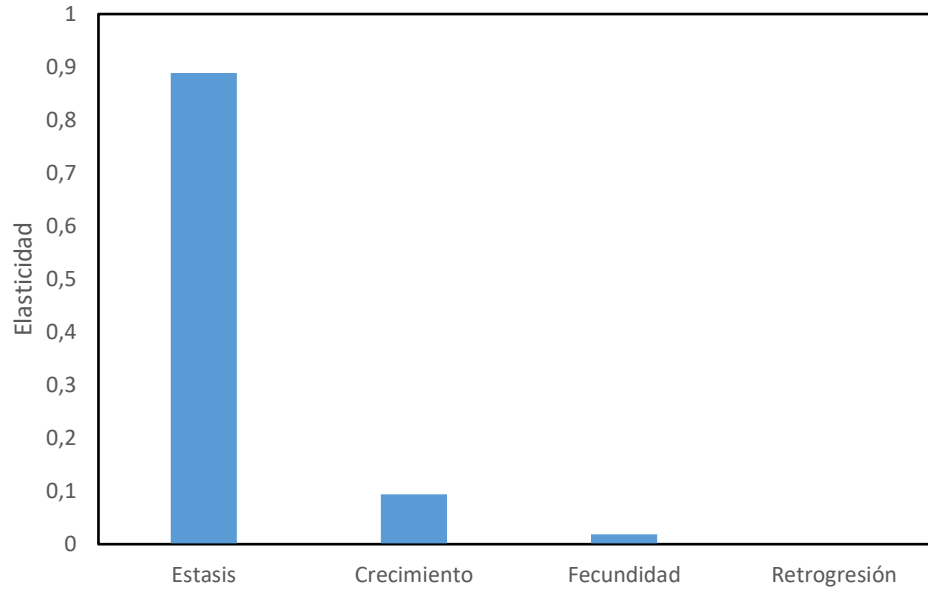


Figura 14. Importancia relativa de los parámetros demográficos sobre la tasa de crecimiento poblacional de ramets de *R. gracilis*.

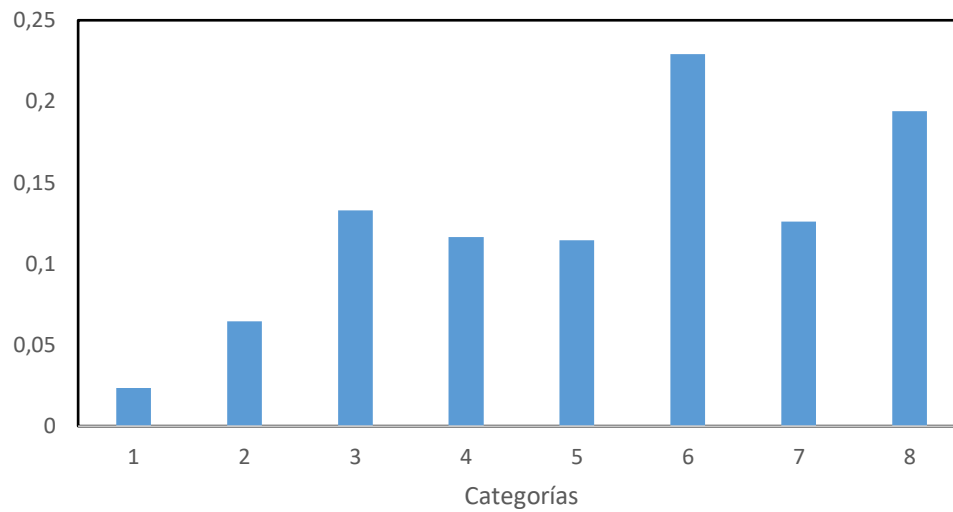


Figura 15. Importancia relativa de las categorías de tamaño sobre la tasa de crecimiento poblacional de ramets de *R. gracilis*

## Discusión

Debido a que en el período comprendido entre 1960 y 1980, la selva de la región de Los Tuxtlas se redujo por acciones antropogénicas, la estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas se aisló gradualmente hasta llegar a un fragmento de 644 hectáreas rodeado por una matriz de pastizales (Ezcurra 2016). A pesar de esto, la tasa finita de crecimiento poblacional encontrada para la población de genets se mantiene estable desde hace más de 20 años.

El valor de la tasa finita de crecimiento poblacional encontrado para la población de genets fue de 0.9791, con un rango de confianza al 95% de 0.9625- 1, el cual sugiere que el valor de  $\lambda$  no difiere de la unidad. Este resultado no es distinto de lo encontrado por Mendoza (1994) hace más de 20 años, quien encontró un valor promedio de lambda de  $1.0387 \pm 0.0472$  en el estudio realizado durante 3 años (Cuadro 5). Mediante la prueba de  $G^2$ , se mostró que no existen diferencias estadísticamente significativas entre las estructuras observadas y las estables para cada uno de los años reportados por Mendoza en 1994 (1988-1989,  $g.l=4$ ,  $G^2=5.89$ ,  $p>0.10$ ; 1989-199,  $g.l=5$ ,  $G^2=4.54$ ,  $p>0.25$ ; 1990-1991,  $g.l=5$ ,  $G^2=7.44$ ,  $p>0.10$ ; 2013-2014,  $g.l=4$ ,  $G^2=18.23$ ,  $p>0.05$ ).

Cuadro 5. Valores de lambda e intervalos de confianza para los diferentes años de estudio de la población de genets de *R. gracilis*. Los valores de los años de 1988 a 1991 corresponden al trabajo de Mendoza (1994).

Año	( $\lambda$ )	Intervalos de confianza
1988-1989	1.0366	0.9872-1.086
1989-1990	1.0123	0.9762-1.0840
1990-1991	1.0396	0.9835-1.0957
2013-2014	0.9791	0.9625-1.0000

Es posible que la población de genets de *R. gracilis* se mantenga en equilibrio demográfico desde 1994 debido, entre otros factores, a su hábito clonal, ya que los ramets viejos son constantemente reemplazados por otros nuevos, por lo que los genets pueden ser considerados como inmortales (Watkinson & White 1986). Los resultados ahora encontrados son similares a los reportados para la palma *Astrocaryum aculeatissimum* ( $\lambda = 0.9964$ , IC%= 0.9897-1.0031), la cual se encuentra en un bosque altamente fragmentado de Brasil, (Portela *et al.* 2010). Los autores suponen que *A. aculeatissimum* es tolerante al ambiente alterado donde se encuentra debido a que los individuos poseen crecimiento clonal, por lo que, al igual que *R. gracilis*, esta característica puede favorecer la persistencia de este tipo de palmas en áreas donde los alrededores han sido alterados. Este patrón también se ha observado en otras poblaciones de palmas como *Eremospatha macrocarpa* ( $\lambda = 0.9790$ , IC%= 0.885- 1.073) y *Laccosperma secundiflorum* ( $\lambda = 0.9590$ , IC%= 0.87- 1.048) (Kouassi *et al.* 2008), que igualmente son palmas clonales que habitan áreas alteradas en una selva de Costa de Marfil.

Sin embargo para la población de ramets la tasa finita de crecimiento poblacional cambió. El valor absoluto de lambda es menor que uno y el rango de confianza calculado para este período muestra que es significativamente diferente de la unidad, lo que difiere de lo reportado por Mendoza (1994). El valor de  $\lambda$  encontrado para la población de ramets, así como el intervalo de confianza, indican que la población tiene una ligera tendencia al decrecimiento.

Comparando los resultados de este estudio con los de Mendoza (1994) se observa que el valor de  $\lambda$  para el censo 2013-2014 está por debajo de los años anteriores (Cuadro 6).

Mediante la prueba de  $G^2$ , se muestra que en los periodos 1988-1989 y 1989-1990 no existieron diferencias estadísticamente significativas entre las estructuras iniciales y las estables. Sin embargo, para el periodo de 1990-1991 sí se encontraron diferencias estadísticamente significativas (1988-1989  $g.l = 7$ ,  $G^2 = 2.91$ ,  $p > 0.75$ ; 1989-1990  $g.l = 8$ ,  $G^2 = 14.11$ ,  $p > 0.05$ ; 1990-1991  $g.l = 8$ ,  $G^2 = 23$ ,  $p < 0.005$ ; 2013-2014  $g.l = 7$ ,  $G = -198.94$   $p < 0.05$ ).



Los resultados del censo 2013-2014 difieren de lo encontrado en otras especies de palmas que habitan en los bosques tropicales, las cuales en su mayoría, el valor de  $\lambda$  no difiere estadísticamente de la unidad; por ejemplo, en la palma *Geonoma deversa* de Bolivia el valor de  $\lambda$  para la población de ramets fue de 1.041 (IC%=1.004-1.078, Zuidema y Werger 2000), en la palma clonal *Prestoea acuminata* que habita en Colombia , la población de ramets tuvo un valor de  $\lambda = 1.048$  (IC%=1.0329-1.0631, Gamba-Trimiño 2011), en *Euterpe oleracea*, una palma de la costa de Colombia , se encontró un valor fue de  $\lambda = 0.944$  (IC%= 0.870-1.018, Vallejo *et al.* 2014). El valor de lambda de estas palmas clonales están influenciados por la integración fisiológica entre sus ramets, es decir, las conexiones que existen entre el rizoma y cada uno de los ramets por donde son traslocados agua y nutrientes (Mendoza 1994). Esta integración ayuda a los ramets a recuperarse de los daños causados por las continuas pérdidas de hojas, o a los genets para recuperarse de la perdida de ramets provocados, en su mayoría, por la caída de ramas del dosel (Mendoza y Franco 1992).

Cuadro 6. Valores de lambda e intervalos de confianza para los diferentes años de estudio de la población de ramets de *R. gracilis*. Los valores de los años de 1988 a 1991 corresponden al trabajo de Mendoza (1994).

Año	Ramets ( $\lambda$ )	Intervalos de confianza
1988-1989	1.045	0.998-1-0918
1989-1990	1.035	0.9878-1.0822
1990-1991	1.031	0.9455-1.1156
2013-2014	0.9590	0.9412-0.9713

Por otra parte, la prueba de verosimilitud mostró que las estructuras iniciales de las poblaciones de genets y ramets de *R. gracilis* difirieron significativamente de las estructuras estables de tamaños. Autores como Williams *et al.* (2011) señalan que, en realidad, las poblaciones nunca llegan a la distribución estable de tamaños debido a la estocasticidad ambiental o a los disturbios (procesos biótico o abiótico, natural o antropogénico) que causan una perturbación en las poblaciones; es decir, un cambio o alteración de un componente o sistema ecológico (Rykiel 1985).

En la Figura 16, se observa a la izquierda las estructuras iniciales y estables promedio del estudio de Mendoza (1994) y a la derecha la estructura inicial y estable del presente estudio. En dicha figura se puede observar que tanto la estructura inicial y la estructura estable del censo de 2013-2014, está por debajo del promedio de la  $E_i$  y  $E_e$  de Mendoza (1994), lo anterior junto con las diferencias estadísticamente significativas entre la  $E_i$  y la  $E_e$  de este estudio, sugieren que la población de *R. gracilis* se encuentra atravesando una etapa de dinámica transitoria, es decir, está en un período donde su estructura de tamaños se encuentra lejos de su SSD, donde la desigualdad es mayor en la categoría 1, donde se predecía un 70% de individuos y se tiene un 47%. Por lo anterior, se considera que un disturbio puede ser el causante de esta diferencia, de esta manera los disturbios pueden ser considerados como un factor de cambio en la demografía de muchas poblaciones de plantas (Sousa 1984).

Estas modificaciones en las dinámicas de las poblaciones se han propuesto y observado en otras especies por autores como Koons *et al.* (2005) y Salguero-Gómez y De Kroon (2010). Sin embargo, Mendoza (1994) encontró que, tanto para genets como para ramets, la estructura estable de tamaños fue igual a la estructura observada, lo cual puede explicarse a que las poblaciones de 1988-1991 no sufrieron disturbio alguno, o bien, si lo sufrieron este no tuvo un efecto en la dinámica de la población.

Disturbios como el fenómeno climático “El Niño” pueden causar un aumento en las temperaturas y una reducción en las precipitaciones, lo que puede traer como consecuencia, por ejemplo, una pausa en la producción floral, como posiblemente ocurrió con la palma *Prestoea acuminata* (Gamba-Trimiño *et al.* 2011), ya que la investigación fue realizada cuatro años después de uno de los eventos más fuertes de “El niño” entre 1997-1998. Por esta razón, es posible que este fenómeno sea una explicación de las diferencias significativas encontradas en las estructuras de tamaños iniciales y esperados de la población de *Prestoea*. Otro caso en donde las diferencias entre las estructuras de tamaño son significativas, y probablemente se pueden atribuir a cambios en las condiciones ambientales producidas o no por actividades humanas, ocurrió en los estudios demográficos con las palmas *Eremospatha macrocarpa* y *Laccosperma secundiflorum* (Kouassi *et al.* 2008).

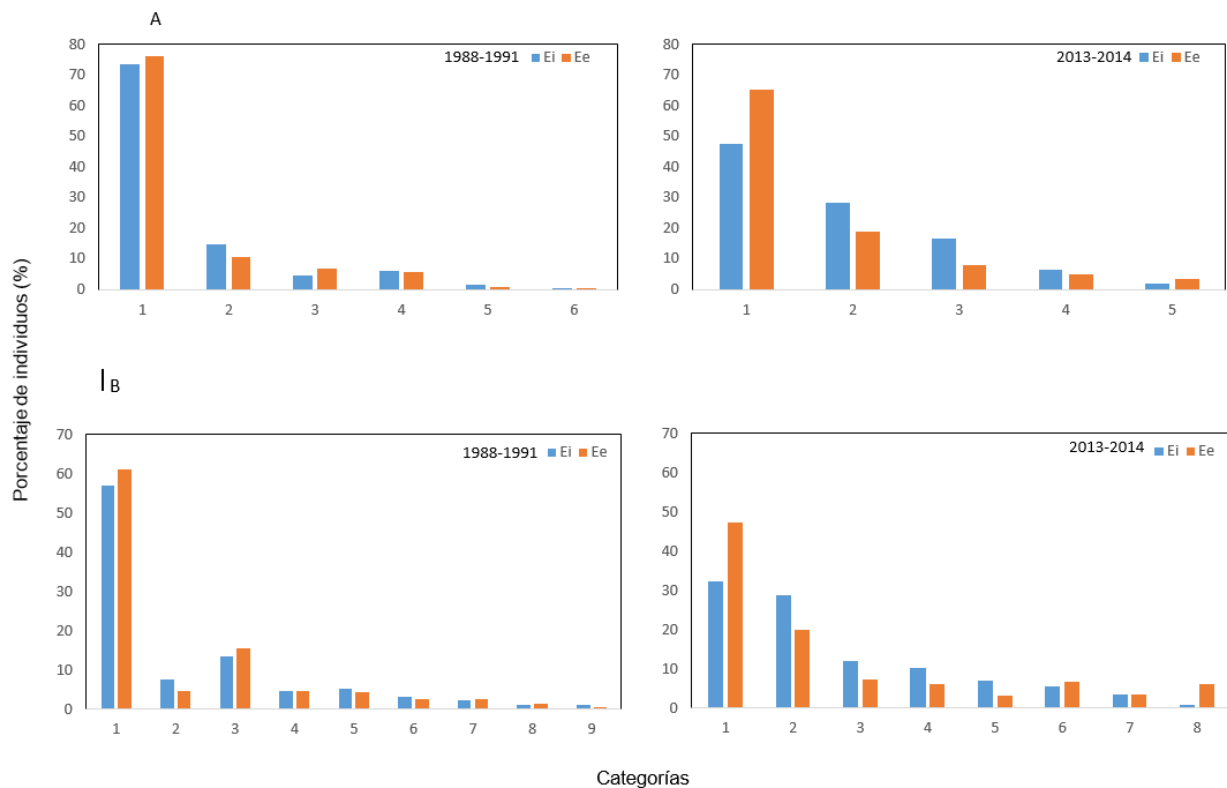


Figura 16. Comparación de la estructura inicial (Ei) y la estructura estable (Ee) de tamaños de la población de genets (A) y ramets (B) de *Reinhardtia gracilis* en Los Tuxtlas, Ver., para los años 1988-1991 (Mendoza 1994) y 2013-2014.

En el estudio anteriormente citado de Gamba-Trimíño *et al.* (2011) se toma en consideración que la precipitación puede ser un factor influyente en el cambio de las estructuras de tamaño, por lo que posiblemente este efecto también se esté presentando en la población de *R. gracilis* debido a la diferencia encontrada en la cantidad de semillas producidas, puesto que se produjeron menos de lo esperado. Esto debido a que el primer trimestre de 2013 fue anormalmente seco en la región, con una precipitación mensual de 28.7 mm, 29.3 mm y 30.8 mm, respectivamente (CONAGUA 2013), por lo que se puede deducir que el desarrollo de los frutos se vio afectado ese año y que de ahí derive el bajo número de frutos producidos. Pues se sabe que en general, el desarrollo de las semillas está fuertemente afectado por el agua (Kebreab y Murdoch 2000), la luz (Copeland y McDonald 2001), la temperatura (Donohue *et al.* 2008) y la disponibilidad de nutrientes para la planta (Cheplick y Sung 1998).

El bajo número de frutos es una de las diferencias más marcadas entre las estructuras estables e iniciales del censo 2013-2014. Esto difiere de lo reportado por Mendoza (1994) en donde, en promedio, no se encontraron diferencias significativas entre las estructuras de tamaño iniciales y estables, tanto para la población de genets como para la de ramets, salvo para el último año de estudio de la población de ramets, donde ese año resultó ser particularmente seco (1990-1991). Por lo que, las diferencias en las estructuras encontradas en este estudio, en particular con la producción de semillas, podrían explicarse por la acción del cambio climático que ha intensificado la temporada de secas, ya que como lo indica el INECC (2016), la precipitación ha disminuido en la porción sureste del país desde hace medio siglo.

En campo encontramos que muchos de los individuos de *R. gracilis* están establecidos debajo de individuos de *Astrocaryum mexicanum*, esta última especie se ha visto afectada por la fragmentación de la selva y a su vez por la eliminación de mamíferos herbívoros que han llevado a una homogeneización (dominancia en el sotobosque de una sola especie), donde se ha favorecido el reclutamiento y el crecimiento poblacional de la palma *A. mexicanum* (Martínez-Ramos *et al.* 2016).

Debido a esto la Estación de Biología de Los Tuxtlas se encuentra dominada en el estrato bajo por esta especie, lo que ha ocasionado cambios en el sotobosque y en la dinámica de la selva.

Es probable que el comportamiento demográfico de *A. mexicanum* pueda estar afectando las tasas vitales de *R. gracilis*, ya que el aumento en el número de individuos de *A. mexicanum*, y a su vez, los reportes de que en algunas zonas tropicales montañosas, se ha vinculado el incremento de temperatura de los océanos con el incremento en la frecuencia e intensidad de huracanes (Rivera-Arriaga *et al.* 2010), lo que ha provocado un incremento en la caída de ramas del dosel, así como de las hojas de *Astrocaryum mexicanum*, lo cual también podría estar ocasionando cambios en la estructura poblacional de *R. gracilis* causando la mortalidad de las plántulas. Por otro lado, la alta densidad de *A. mexicanum*; podría obstaculizar el crecimiento de las plántulas, ya que la acumulación de hojarasca y por ende el enterramiento de las plántulas podría ser una de las principales causas de mortalidad en esta etapa.

A pesar de las diferencias en las estructuras iniciales y estables de tamaño de *R. gracilis*, éstas muestran una forma de “J” invertida, donde existe una mayor cantidad de semillas y plántulas, lo que indica que existe una contribución a la regeneración de la población de genets en la selva alta de Los Tuxtlas. Las estructuras de las poblaciones también muestran que existe un número reducido de individuos en las categorías superiores (Fig. 7 y 11), lo que concuerda con lo encontrado por Mendoza en 1994, así se puede inferir que este patrón estructural es de gran importancia ya que, en parte, gracias a él la población ha persistido en el tiempo.

Si bien son pocos los individuos en las categorías superiores estos resultan tener la mayor importancia relativa, por lo cual estas categorías también resultan importantes para la permanencia de la población. Este patrón ha sido reportado en otras palmas tropicales como *Laccosperma secundiflorum* (Kouassi *et al.* 2008) y *Wettinia kalbreyeri* (Lara *et al.* 2012). En las poblaciones de estas especies, los individuos en las últimas categorías son los que presentan la mayor fecundidad y,

por lo tanto, son los que más contribuyen al aporte de semillas, lo que también se ha encontrado en los estudios de las palmas *Euterpe edulis* (Reis *et al.* 2000) e *Iriartea deltoidea* (Pinard 1993).

La mortalidad encontrada para las poblaciones de genets y ramets, se concentra en las primeras categorías de tamaño (semillas-plántulas) y disminuye en las categorías superiores, lo que concuerda con los resultados encontrados para esta misma especie hace más de 20 años (Mendoza 1994), así como para otras especies de palmas del sotobosque como *Eremosphata macrocarpa* (Kouassi *et al.* 2008) y *Wettinia kalbreyeri* (Lara Vásquez *et al.* 2012). Se sabe que la mortalidad de las plántulas de palmas del sotobosque de los bosques tropicales se debe principalmente a la caída de ramas y árboles del dosel (Mendoza 1994; Rodríguez-Butiricá 2005; Navarro *et al.* 2011). En este estudio, también encontramos que la caída de ramas mató a una gran cantidad de plántulas, debido a que en septiembre del 2013 el huracán “Ingrid” se acercó al sur-este del estado de Veracruz con vientos máximos sostenidos de 120 km/h con rachas de 150 km/h (CONAGUA 2013). Este huracán provocó la caída de algunos árboles y de muchas ramas del dosel, siendo las plántulas las más afectadas, puesto que el 67% de ellas murió debido a esto. La acumulación de hojarasca y el continuo enterramiento de las plántulas también resultó ser una de las causas de mortalidad en esta etapa, sobre todo cuando disminuye la precipitación, ya que esto aumenta la caída de hojarasca y los procesos de descomposición se vuelven más lentos (Mendoza 1994; Zuidema y Werger 2000; Souza y Martins 2006).

El análisis prospectivo de elasticidad mostró que la estasis fue la tasa vital con los valores más altos y, por tanto, la que más contribuye al valor de  $\lambda$ ; para la población de genets esta contribución es del 91%, mientras que para los ramets es del 89%. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Mendoza (1994) donde la estasis también resultó ser la tasa vital más importante en 3 años de estudio. Estas proyecciones pueden ayudar a describir los patrones demográficos en un futuro, puesto que, si en los últimos 23 años la estasis se ha mantenido como

la tasa vital más importante para la permanencia de la población, se esperaría que esta tasa no cambie en los próximos años. Así, en plantas de vida larga, es común que la estasis sea el parámetro demográfico más importante en la permanencia de las poblaciones (Silvertown *et al.* 1993) como *Borassus aethiopum* (Barot *et al.* 2000); *Geonoma orbignyana* (Rodríguez-Buritica *et al.* 2005); *Geonoma brevispatha* (Souza y Martins 2006); *Eremospatha macrocarpa* y *Laccosperma secundiflorum* (Kouassi *et al.* 2008) y *Prestoea acuminata* (Gamba-Trimiño *et al.* 2011).

Los valores de elasticidad por categoría de tamaño mostraron que las categorías que más contribuyen al valor de lambda son la categoría 4 y 5 de la población de genets, donde la suma de ambas contribuye con un 86%. Comparándolo con el estudio de Mendoza (1994), esto resulta coincidente ya que la categoría 4 también mostró ser la más relevante para  $\lambda$  hace más de 20 años, siguiendo en relevancia la categoría 3. Estas comparaciones pueden resultar coincidentes debido a altos valores de estasis, con lo cual se podría hablar de un patrón de importancia a través del tiempo donde la categoría 4 en la población de genets es la que más contribuye a  $\lambda$  (Fig. 10).

Para la población de ramets los resultados arrojaron que las categorías 6 y 8 son las que poseen los valores más altos de elasticidad con un 42% debido a que tienen altos valores de estasis y fecundidad. El trabajo de Mendoza (1994) mostró que la categoría 3 fue la más importante para  $\lambda$ , también debido a altos valores de estasis (Fig. 15). Así, para la población de ramets estos resultados son contrastantes lo que puede deberse, como se mencionó anteriormente, que la dinámica de la población se encuentra en una etapa transitoria debido a algún disturbio.

Generalmente, las plantas clonales producen un mayor número de individuos por propagación vegetativa que por reproducción sexual (Arizaga y Ezcurra 2002; Barret 2015). Sin embargo, en este estudio, encontramos lo contrario ya que el 43% de las plantas producidas en el año de estudio, fueron resultado del crecimiento vegetativo, mientras que 57% se originaron por reproducción sexual. A

pesar de esto, la elasticidad en estos parámetros muestra que el crecimiento vegetativo tiene un aporte de 17% al valor de  $\lambda$ , mientras que la reproducción sexual solo tiene el 0.26%. Sin embargo, hay que tener en consideración que, si bien existió un gran número de semillas producidas, solo el 11% de ellas germinó, mientras que el 100% de los ramets producidos vegetativamente sobrevivieron hasta el siguiente censo. A pesar del alto número de semillas producidas, solo un bajo porcentaje germina; por el contrario, aunque se producen menos ramets (comparativamente con el número de semillas), éstos tienen mayores probabilidades de establecerse debido a su unión fisiológica con el rizoma y con los otros ramets.

Los individuos de *R. gracilis* van aumentando su tamaño conforme producen ramets y, a su vez, esto aumentan la cantidad de inflorescencias que puede producir cada individuo, lo que se traduce en un incremento en el tamaño del genet, lo cual a su vez aumenta el potencial reproductivo del mismo (Mendoza y Franco 1998). Esto significa que la producción de semillas estará fuertemente influenciada por el crecimiento clonal (Harper y White 1974; De Steven 1989; Eriksson y Jerling 1990). De este modo la producción de ramets en *R. gracilis* es una estrategia de crecimiento que tiende a aumentar la adecuación de los genets (Mendoza y Franco 1998).

Los resultados de este estudio muestran que la dinámica de la población de genets no ha cambiado a través del tiempo; no obstante, la dinámica de ramets sí mostró cambios. Si bien los análisis matriciales nos proporcionan proyecciones que pueden ayudar a describir los patrones demográficos y la tasa finita de crecimiento poblacional en un futuro, se debe tener certeza al hacer esta afirmación, ya que autores como Bierzychudek (1999) han puesto en duda la validez de los modelos matriciales debido a ciertas limitaciones que el modelo *per se* presenta. Una de ellas es que la tasa finita de crecimiento poblacional se calcula bajo el supuesto de que las tasas vitales se mantienen constantes bajo las condiciones ambientales que predominan en el momento del estudio, lo que en la realidad no sucede. Esto hace que, en la práctica, la información obtenida de los análisis matriciales sea más confiable para periodos cortos de tiempo, para los cuales las suposiciones del



modelo son válidas (Salguero-Gómez y De Kroon 2010), debido a que las condiciones ambientales cambian a través del tiempo al igual que las tasas vitales. Esto se puede observar en la figura 16, donde evidentemente las condiciones ambientales de hace 20 años fueron muy diferentes a las que ahora encontramos, donde la fragmentación, el cambio climático y la homogeneización del sotobosque pudieron haber influenciado el cambio en la tasa finita de crecimiento de ramets y las diferencias en las estructuras poblacionales iniciales y esperadas del censo de 2013-2014. Otra limitación, es que el modelo matricial supone que las tasas vitales de una población son independientes de la densidad poblacional (Lefkovich 1965). Por estas razones, Caswell (2001) enfatiza que los análisis matriciales deben considerarse proyecciones (lo que le sucedería a una población si las tasas vitales y la densidad poblacional permanecen sin cambios), más que como pronósticos.

Uno de los objetivos particulares de este estudio fue proponer acciones para proteger y conservar esta especie, ya que la norma NOM-059-SEMARNAT-2010 considera a *R. gracilis* como una especie sujeta a Protección Especial, debido a que es considerada como una especie amenazada por la destrucción y degradación del hábitat. Por lo tanto, la NOM recomienda propiciar su recuperación y conservación. No hay que olvidar que la Estación de Biología de “Los Tuxtlas” se encuentra en un estado de fragilidad dado el aislamiento provocado por el incremento de potreros en los alrededores (Cedillo y Durán 2004).

Gracias a la proyección realizada, a la comparación de las tasas finitas de crecimiento poblacional y a los resultados de las elasticidades, se puede contribuir a idear acciones para la conservación de la población. Así con estos resultados se concluye que, en general, la población de *R. gracilis* puede soportar un cierto grado de perturbación en su hábitat. Si bien la población de ramets muestra un valor de  $\lambda$  debajo de 1, el valor de  $\lambda$  de la población genets es el que está jugando un papel superior en el mantenimiento de la población, pues se ha mantenido sin cambio en los últimos 20 años. De este modo, la dinámica de los ramets no parece estar afectando la dinámica de los genets hasta el momento. Por lo que se espera que en algunos años la estasis tanto de genets como de ramets continúe siendo

determinante para la población, sobre todo ante la ocurrencia de fenómenos naturales. Así, debido a que la estasis es el proceso demográfico que más impacta el valor de  $\lambda$ , habría que hacer hincapié en la conservación de los individuos con mayor permanencia.

Los resultados también indican la importancia de proteger a los adultos, ya que esta protección también asegura la producción de semillas, puesto que, como se mencionó los individuos de categorías superiores producen más frutos.

Finalmente, y con el objetivo de incrementar el apoyo de la conservación del área donde se encuentra esta población se podrían reforzar los programas de educación ambiental, con el fin de preservar la estructura de la comunidad para mantener los microhábitats óptimos para la germinación y supervivencia de plántulas; y ya que aún siguen existiendo deficiencias en cuanto a la capacitación ambiental de los agricultores debido a la presencia de prácticas agrícolas no sostenibles, que siguen amenazando los bordes de la Estación de la Estación.,

## Conclusiones

1. La tasa finita de crecimiento poblacional de los genets de *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior*, ( $\lambda=0.9790$ ,  $IC_{95\%}=0.9625- 1.0000$ ), no resultó ser diferente de lo encontrado por Mendoza (1994) hace más de 20 años. A pesar de ello, el valor de lambda para la población de ramets ( $\lambda= 0.9590$ ,  $IC_{95\%}=0.9412- 0.9713$ ) difiere de la unidad y de lo reportado por Mendoza (1994), por lo que se concluye que la dinámica a nivel de ramets cambió.
2. Las estructuras poblacionales de genets y de ramets muestran que, después de 23 años, éstas han experimentados cambios en su estructura de tamaños, los cuales pueden estar influenciados por la intensificación en la temporada de secas, por el aumento de huracanes en la zona, o bien debido a la explosión demográfica de *Astrocaryum mexicanum*, o algún otro factor ambiental que no se midió durante el estudio.
3. El parámetro demográfico que más contribuye al valor de lambda es la estasis, en particular, la estasis de los individuos en las categorías de mayor tamaño. Este parámetro sigue teniendo la misma influencia en la población desde hace más de 20 años, a pesar de que la estructura poblacional ha cambiado.
4. La conservación del hábitat y la protección de los individuos de las categorías superiores, que son los que presentan mayor estasis, es fundamental para la permanencia de esta población.

## Literatura citada

Álvarez-Sánchez, J. y Sada, G. (1993). Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical rain forest. *Tropical Ecology*, 34(2), 127-142.

Aguilar, C., Martínez, E. & Arriaga, L. (2000). Deforestación y fragmentación de ecosistemas: ¿qué tan grande es el problema en México? *Biodiversitas*, 30,7-11

Arizaga, S. y E. Ezcurra. (2002). Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany* 89, 632-641.

Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F. P., Santos, B. A., Tabarelli, M., & Chazdon, R. (2013). Plant  $\beta$ -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*, 101(6), 1449-1458.

Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Revista Ecosistemas*, 21,1-2.

Barney, G., H., Vázquez Torres, S.M., Alejandro Rosas, J.A. & Martínez Gándara, J. (1996). Usos de cuatro especies de palmas silvestres por los habitantes de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Universidad Veracruzana. *La Ciencia y el Hombre*, 3, 69-82.

Barot, S., Gignoux, J., Vuattoux, R. y Legendre, S. (2000). Demography of a savanna palm tree in Ivory Coast (Lamto): population persistence and life-history. *Journal of Tropical Ecology*, 16(5), 637–655.

Barrett, S. C. (2015). Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(29), 8859-8866.

Bierregaard, R. O. & Gascon, C. (2001). History of a long-term conservation project. pp. 5-12. En: Bierregaard, Jr., Gascon, C., T. Lovejoy & R. Mesquita. *Lessons from Amazonia. The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, Michigan, EE.UU.

Bierzychudek, P. (1999). Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological Applications*, 9 (4), 1278-1287.

Bradshaw, C. J. A., Sodhi, N. S. & Brook, B. W. (2009). Tropical turmoil: a biodiversity tragedy in progress. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7, 79–87.

Bullock, S. H. (1980). Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*, 12(4), 247–255.

Bongers, F., Popma, J., Del Castillo, J. M. & Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74(1), 55–80.

Caswell, H. (1978). A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical population biology*, 14(2), 215-230.

Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models, Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland.

Cedillo, J. & Duran, L. (2004). La Estación Biológica Tropical “Los Tuxtlas” (Veracruz: México) ¿Conviene una actitud preservacionista? Universidad Nacional

Autónoma de México. Consultado en 26 de enero de 2015:  
[http://dlc.dlib.indiana.edu/dlc/bitstream/handle/10535/2001/RuizCedillo\\_Estacion\\_040702\\_Paper219.pdf?sequence=1](http://dlc.dlib.indiana.edu/dlc/bitstream/handle/10535/2001/RuizCedillo_Estacion_040702_Paper219.pdf?sequence=1)

Chazdon, R. L. (1992). Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understory palm. *Biotropica*, 43-51.

Cheplick, G.P. y Sung, L.Y. (1998). Effects of maternal nutrient environment and maturation position on seed heteromorphism, germination, and seedling growth in *Triplasis purpurea* (Poaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 159, 338-350

Clark-Tapia, R., Alfonso Corrado, C., Eguiarte, L.E., y Molina Freaner, F. (2005). Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca*, a narrow endemic cactus of the Sonoran desert. *American Journal of Botany* 92, 272–278.

Comisión Nacional del Agua. (2013). Reseña del huracán “Ingrid” del Océano Atlántico. Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional.  
<http://smn1.conagua.gob.mx/ciclones/tempo2013/atlantico/Ingrid-a2013.pdf>

Conver, J. L., Foley, T., Winkler, D. E., & Swann, D. E. (2017). Demographic changes over > 70 yr in a population of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) in the northern Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments*, 139, 41-48.

Copeland, L. and McDonald, M.B. (2001). Principles of seed science and technology. 4th edition. Chapman a Hall, New York.

Dávalos, A., Nuzzo, V., & Blossey, B. (2014). Demographic responses of rare forest plants to multiple stressors: the role of deer, invasive species and nutrients. *Journal of Ecology*, 102(5), 1222-1233.

Dirzo, R. & García M.C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*. 6(1):84-90.

De Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67(5), 1427-1431.

De Steven, D. (1989). Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology*, 77: 579-596.

Donohue, K., Heschel, M.S., Butler, C.M., Barua, D., Sharrock, R.A., Whitelam, G.C. and Chiang, G.C.K. (2008). Diversification of phytochrome contributions to germination as a function of seed maturation environment. *New Phytologist*, 177, 367-379.

Eriksson, O. (1989). Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*, 55(2), 231–238.

Eriksson, O. & Jerling, L. (1990). Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. En: van Groenendael J. & de Kroon, H. (1990). *Clonal growth in plants: regulation and function*. The Hague: SPB Academic Publishing. pp. 79–94.

Ellstrand, N. C., & Elam, D. R. (1993). Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 217–242.

Ezcurra, E. (2016). Anthropogenic disturbances infiltrate forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(19), 5150-5152.

Fregoso-Domínguez A. & Esquivel-Esquivel N. (2015). Cambios de uso de suelo. SEMARNAT-INECC. Consultado el 4 de agosto de 2015: [http://www2.inecc.gob.mx/emapas/download/lch\\_cambio\\_de\\_uso\\_del\\_suelo.pdf](http://www2.inecc.gob.mx/emapas/download/lch_cambio_de_uso_del_suelo.pdf)

Galeano, G. y Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia. Guía de Campo*. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Gamba-Trimiño, C., Bernal, R., & Bittner, J. (2011). Demography of the clonal palm *Prestoea acuminata* in the Colombian Andes: sustainable household extraction of palm hearts. *Tropical Conservation Science*. 4(4), 386–404.

García, N., Zuidema, P. A., Galeano, G., & Bernal, R. (2016). Demography and sustainable management of two fiber-producing *Astrocaryum* palms in Colombia. *Biotropica*, 48(5), 598-607.

González-Marín, R.M., Moreno-Casasola, P., Orellana, R. & Castillo, A. (2012). Palm use and social values in rural communities on the coastal plains of Veracruz, México. *Environment Development and Sustainability* 14(4): 541-555.

Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. London, Academic Press.

Harper, J., y White, J. (1974). The demography of plants. *Annual review of ecology and systematics*, 5(1), 419-463

Harper, J. L. (1978). The demography of plants with clonal growth. Structure and functioning of plant populations. North-Holland, Amsterdam. pp 27–48.

Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. (1995). *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press.



Henderson, A. (2002). Phenetic and phylogenetic analysis of *Reinhardtia* (Palmae). *American Journal of Botany*. 89(9), 1491-1502.

Hernández Barrios, J.C. (2014). Bases ecológicas del aprovechamiento sustentable de poblaciones de palma "Xate". Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.

Herrerías-Diego, Y., & Benítez-Malvido, J. (2007). Las consecuencias de la fragmentación de los ecosistemas. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/467/julieta.html>  
Consultado el 6 de abril de 2015

Hodel, R. H. (1992). *Chamaedorea* palms. The species and their cultivation. Allen Press. Lawrence, Kansas. 338 pp. En: Ibarra-Manríquez, Guillermo y Mendoza, Ana. (2003). *Reinhardtia elegans* Mart. (Arecaceae): una palma endémica del bosque mesófilo de montaña mexicano. Acta Botánica Mexicana, núm. 63, junio, 2003, pp. 47 - 54, Instituto de Ecología, A.C. México.

Hood, G. M. (2010). PopTools version 3.2.5. <http://www.poptools.org>. Consultado el 17 de mayo de 2015.

Hubbell, S.P. & Werner, P.A. (1979). On measuring the intrinsic rate of increase of population with heterogeneous life histories. *The American Naturalist* 113,277-293.

Ibarra-Manríquez, G. (1988). The palms of a tropical rain forest in Veracruz, México. *Principes* 32, 147-155.

Ibarra-Manríquez, G. (1992). Fenología de las palmas de una selva cálida húmeda de México. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 21(2), 669-683.

Ibarra-Manríquez G., Ricker M., Angeles G., Sinaca, C.S & Sinaca, C.M.A. (1997). Useful plants of the Los Tuxtlas rain forest (Veracruz, Mexico): considerations of their market potential. *Economic Botany* 51(4), 362-376.

Ibarra-Manríquez, G. & Mendoza, A. (2003). *Reinhardtia elegans* Mart. (Arecaceae): una palma endémica del bosque mesófilo de montaña mexicano. *Acta Botánica Mexicana*. 63, 47-54.

Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. (2007). NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. <<http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/gacetas/227/especies.html>> Consultado en enero de 2015.

Kays, S. & Harper, J.L. (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, 62: 97-105.

Kebreab, E. y Murdoch, A.J. (2000). The effect of water stress on the temperature range for germination of *Orobanche aegyptiaca* seeds. *Seed Science Research*, 10, 127-133.

Koons, D. N., Grand, J. B., Zinner, B., y Rockwell, R. F. (2005). Transient population dynamics: relations to life history and initial population state. *Ecological modelling*, 185(2), 283-297.

Kouassi, K. I., Barot, S., Gignoux, J., & Zoro Bi, I. (2008). Demography and life history of two rattan species, *Eremospatha macrocarpa* and *Laccosperma secundiflorum*, in Côte d'Ivoire. *Journal of Tropical Ecology*, 24(05), 493–503.

Kouassi, K. I., Barot, S., Laossi, K. R., Gignoux, J., & Bi, I. A. Z. (2014). Relationships between ramet and genet dynamics in two clonal palms. *Forest Ecology and Management*, 312, 101-107.

Lande, R. (1998). Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotropic noise. *Oikos*, 83, 353–358.

Lara Vásquez, C.E., Díez Gómez, M.C. y Moreno Hurtado, F.H. (2012). Population structure and demography of the palm *Wettinia kalbreyeri* from an Andean Forest of Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, Medellín, 65(2), 6739-6747.

Lefkovitch, A. L. P. (1965). The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages Published. *Biometrics*, 21(1), 1–18.

Lienert, J., & Fischer, M. (2003). Habitat fragmentation affects the common wetland specialist *Primula farinose* in north-east Switzerland. *Journal of Ecology*, 91, 587–599.

Lienert, J. (2004). Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations. *Journal of Nature Conservation* 12:53-72.

Mabberley, D. J. (2008). *The plant-book. A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press. Cambridge. 707 pp.

Mandle, L., & Ticktin, T. (2012). Interactions among fire, grazing, harvest and abiotic conditions shape palm demographic responses to disturbance. *Journal of Ecology*, 100(4), 997-1008.

Mandujano, M. C., Montana, C., Mendez, I., y J. Golubov. (1998). The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.

Mandujano-Sánchez, M. C. (2007). La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. Eguiarte LE, Souza V. y Aguirre X. Comps. *Ecología Molecular*, 217-250.

Manson, R.H & Williams-Linera, G. (2001). Memorias del primer taller sobre conservación y uso sustentable del bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. Instituto de Ecología y Subsecretaría del Medio Ambiente, 79 p.

Martínez Orea, Yuriana, Castillo Argüero Silvia y Guadarrama Chávez Patricia. (2009). La dispersión de frutos y semillas y la dinámica de comunidades. *Ciencias* 96, octubre-diciembre, 38-41.

Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I. A., Piñero, D., Dirzo, R., & Sarukhán, J. (2016). Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(19), 5323-5328.

McDonald, J. H. (2009). *Handbook of biological statistics* (Vol. 2, pp. 173-181). Baltimore, MD: Sparky House Publishing.

Mendoza, A. & Franco, M. (1992). Integración clonal en una palma tropical. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 21, 623-635.

Mendoza, A. (1994). Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis*, una palma tropical. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Mendoza, A., & Franco, M. (1998). Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany*, 85(4), 521-527.

Mendoza, A. & Burgeff, C. (2009). Ecological and developmental aspects of clonal growth in higher plants. En: Gamboa-de Buen, A., Orozco-Segovia, A. & Cruz-García, F. (2009). Functional approach to plant reproduction. Research Signpost Kerala, India. Pp.217-242.

Mendoza, A. & García-Guzmán, G. En prensa. *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* (Burret) H.E. Moore. En: Hernández-Baz, F. & Rodríguez-Vargas, D.U. (eds.). El Libro Rojo de la flora de Veracruz, México. Cap. 5, pp. 133-134.

Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. Washington, DC: World Resources Institute.

Miranda, F., & Hernández X, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de La Sociedad Mexicana de México*, 28, 29–162. Moore Jr., H. E. (1957). The genus *Reinhardtia*. *Principes* 4(1): 127-145.

Morris, R. J. (2010). Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1558), 3709-3718.

Morley, R.J. (2000). *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. New York: John Wiley & Sons.

Navarro, J. A., Galeano, G., y Bernal, R. (2011). Impact of leaf harvest on populations of *Lepidocaryum tenue*, an Amazonian understory palm used for thatching. *Tropical Conservation Science*, 4(1), 25-38.

O'Brien, S. J., Roelke, M. E., Marker, L., Newman, A., Winkler, C. A., Meltzer, D., ... & Wildt, D. E. (1985). Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science*, 227(4693), 1428-1434.

Pan, J. J., y Price, J. S. (2002). Fitness and evolution in clonal plants: the impact of clonal growth. *Evolutionary Ecology*, 15(4-6), 583-600.

Pintaud, J-C., Galeano, G., Balslev, H., Berna, I R., Borchsenius, F., Ferreira, E., de Granville, J.-J., Mejía, K., Millán, B., Moraes, M., Noblick, L., Stauffe, F.W. & Kahn, F. (2008). Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia Evolutiva. *Revista Peruana de Biología* 15(supl. 1): 007- 029.

Piñero, D., Sarukhán, J., & Gonzalez, E. (1977). Estudios demográficos en plantas: *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 37, 69-118.

Piñero, D., Martinez-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, 977-991.

Portela, R. D. C. Q., Bruna, E. M., & dos Santos, F. A. M. (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.

Quero, H. (1992). Current status of Mexican palms. *Principes*, 36, 203-216.

Rivera-Arriaga, E., Azuz-Adeath, I., Alpuche-Gual, L., & Villalobos-Zapata, G. J. (2010). Cambio climático en México: un enfoque costero y marino. Universidad Autónoma de Campeche, CetyS-Universidad. Gobierno del Estado de Campeche, México

Rodríguez-Buriticá, S., Orjuela, M. A., & Galeano, G. (2005). Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: an understory palm used as foliage in Colombia. *Forest Ecology and Management*, 211(3), 329-340.

Rosete-Vergés, F. A., Pérez-Damián, J. L., Villalobos-Delgado, M., Navarro-Salas, E. N., Salinas-Chávez, E., & Remond-Noa, R. (2014). El avance de la deforestación en México 1976-2007. *Madera y bosques*, 20(1), 21-35.

Rykiel, E. J. (1985). Towards a definition of ecological disturbance. *Austral Ecology*, 10(3), 361-365.

Sánchez, P. A., & Camacho, E. (1981). Suelos del trópico: características y manejo (No. 48). IICA Biblioteca Venezuela. Sánchez-Rojas, G., & Rojas-Martínez, A. (2007). Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos. UAEH.

Salguero-Gómez, R. & Plotkin, J.B. (2010). Matrix dimensions bias demographic inference: implications for comparative plant demography. *The American Naturalist*, 176: (6), 710-722.

Salguero-Gómez, R., y De Kroon, H. (2010). Matrix projection models meet variation in the real world. *Journal of Ecology*, 98(2), 250-254.

Silvertown, J., & Lovett-Doust, J. (1993). *Introduction to plant population biology*. 3d ed. Blackwell Scientific, Oxford.

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(3), 465–476.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2013). NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf> Consultado el 4 de febrero de 2015.

Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, 15(1), 353-391.

Souza, A.F. & Martins, F.R. (2006). Demography of the clonal palm *Geonoma brevispatha* in a Neotropical swamp forest. *Austral Ecology* 31,869-881.

Svenning, J.-C. (2002) Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understorey palm (*Geonoma macrostachys*, *Arecaceae*). *Plant Ecology* 159, 185–99.

Svenning, J.-C. & Macía, M. J. (2002). Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. Leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 16(7) 251-262.

Thomas, S.C & Baltzer, J.L. (2002). *Tropical Forest. Encyclopedia of life sciences*. Macmillan Publishers.

Uhl, N. W. y J. Dransfield. (1987). *Genera palmarum*. L. H. Bailey Hortorium and the International Palm Society. Allen Press. Lawrence, Kansas. 610 pp. 1987. En: Quero, Hermilo J. 2004. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes: Palmae.

Valenzuela, A. (2006). Agave azul: historia por venir. *Patrimonio cultural y turismo*, 15, 145-57.



Vallejo, M. I., Galeano, G., Bernal, R., & Zuidema, P. A. (2014). The fate of populations of *Euterpe oleracea* harvested for palm heart in Colombia. *Forest Ecology and Management*, 318, 274-284.

Vásquez, L., Esteban, C., Díez Gómez, M. C., & Moreno Hurtado, F. H. (2012). Population structure and demography of the palm *Wettinia kalbreyeri* from an Andean montane forest of Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín*, 65(2), 6739-6747.

Watkinson, A. R., & White, J. (1986). Some life-history consequences of modular construction in plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 313(1159), 31-51.

Watkinson, A. (1992). Plant senescence. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 417-420.9

Whitmore, T.C. (1998). *An Introduction to Tropical Rain Forests*, 2nd edn. Oxford: Oxford University Press.

Wilson, R. J., Davies, Z. G. & Thomas, C. D. (2007). Insects and climate change: processes, patterns and implications for conservation. In *Proc. Royal Entomological Society's 23rd Symp. Insect Conservation Biology* (eds A. J. A. Stewart, T. R. New & O. T. Lewis), ch. 11, pp. 245–279. Wallingford, UK: CABI Publishing.

Williams-Linera, G., Mansom, R.R. & Insunza, E. (2002). La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso de suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Maderas y Bosques*. 8(1):267:279.

Williams, J. L., Ellis, M. M., Bricker, M. C., Brodie, J. F. y Parsons, E. W. (2011). Distance to stable stage distribution in plant populations and implications for near-term population projections. *Journal of Ecology*, 99(5), 1171-1178.

Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends Ecology Evolution*, 20, 553–560.

Zuidema, P. A., & Werger, M. J. A. (2000). Life history of a clustered understory palm: an integrated analysis of genet and ramet demography using population matrix models. *Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon*, 81-107.