

03058
2
2oj.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONAL
Y DE POSGRADO DEL C.C.H.
CENTRO DE ECOLOGIA

VARIABILIDAD INTRAESPECIFICA Y DINAMICA POBLACIONAL DE
PSEUDOPHOENIX SARGENTII

TESIS CON
FALLA LE CRISIS

TESIS CON
FALLA LE CRISIS

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN ECOLOGIA
PRESENTA
Rafael Durán García



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está 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.

RESUMEN

El presente trabajo es un estudio demográfico comparativo de seis poblaciones de la palma Pseudophoenix sargentii Wendl. ex Sarg. en tres distintos ambientes donde se desarrolla en el sureste de México. Estos corresponden a (1) Selva mediana subperennifolia, (2) Selva baja subcaducifolia y (3) Matorral de dunas costeras. La hipótesis fue que dadas las profundas diferencias encontradas en clima, suelo, vegetación y fauna entre localidades, corresponderían diferencias en la dinámica y la estructura poblacional presentes en cada sitio. Asimismo, debido a que esta especie ha sido enlistada dentro de las especies consideradas en peligro de extinción, fue de interés práctico adquirir información sobre el estado de conservación en relación al potencial de crecimiento de las poblaciones.

Con la realización de censos periódicos (cada tres meses) se monitoreó durante dos años el comportamiento demográfico de seis poblaciones de Pseudophoenix sargentii. Se determinaron los patrones de crecimiento, mortalidad y fecundidad de cada población, y se intentó relacionar estos patrones demográficos con el tamaño y la estructura poblacional presentes en cada sitio.

Mediante un modelo matricial se determinó la tasa finita de incremento poblacional (λ) de cada una de las poblaciones y mediante un análisis de elasticidad (de Kroon et al. 1986) se determinó la contribución relativa de cada uno de los componentes de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional.

Los resultados indican que todas las poblaciones de Pseudophoenix sargentii tienen una tasa de crecimiento mayor que uno ($\lambda > 1$), lo cual significa que las poblaciones están en un proceso de crecimiento. Clasificando los procesos demográficos en tres tipos distintos (fecundidad, permanencia en la misma categoría y progresión a categorías subsecuentes) se observó que el proceso que tiene la mayor contribución relativa a la tasa de crecimiento poblacional es la permanencia. Los estadios del ciclo de vida cuya contribución a la tasa de crecimiento poblacional es más sensible a los cambios (juveniles y adultos) son precisamente los que son cosechados en otras áreas con fines ornamentales para las zonas urbanas.

Se concluye que la destrucción del hábitat y la cosecha selectiva de individuos son los principales factores que amenazan la sobrevivencia de esta especie en los ecosistemas donde se desarrolla de forma natural.

ABSTRACT

A comparative demographic study of *Pseudophoenix sargentii* was conducted in a total of six populations from three distinct environments in which this palm characteristically occurs in Southeast Mexico. The three habitats correspond to (1) medium semievergreen tropical forest, (2) low tropical deciduous forest and (3) coastal dune shrubland, all found in the Yucatan Peninsula. It was hypothesised that, given the profound differences found in climate, soil, flora and fauna among the three localities, there would be corresponding differences in population structure and dynamics and that these differences would be negligible between samples or populations sharing the same habitat. Additionally, because this species has been listed as endangered, it was of practical relevance to acquire information on its conservation status with regard to its potential for population growth.

Population censuses were carried out quarterly for two years. Vegetative growth as a means to calculate transition probabilities between consecutive stages of the life cycle, survival and fecundity were recorded for each individual. This information was then used to interpret the population structure found at each site. A matrix population model for each population was constructed and the net rate of population increase and the relative contribution of each element of the matrix to the population growth rate (elasticity) were calculated. All populations had values of the population growth rate above one, implying a state of demographic viability. The stages of the life cycle whose contribution to the

population growth rate is more sensitive to changes (juveniles and adults) are precisely the ones that are harvested in other localities for ornamental purposes in urban areas.

It is concluded that habitat destruction and selective harvesting are the major present threats to the survival of this species in the wild.

CONTENIDO

Presentación

CAPITULO I Introducción General

CAPITULO II. Estructura de las poblaciones
y patrones demográficos

CAPITULO III. Dinámica poblacional y estrategias
de historia de vida

CAPITULO IV. Demografía floral de
Pseudophoenix sargentii

CAPITULO V. El componente lumínico y su efecto en la
variación inter e intrapoblacional del
comportamiento de los individuos
del stobosque

CAPITULO VI. Conclusiones generales

Bibliografía

PRESENTACION

El presente trabajo es un estudio demográfico comparativo de seis poblaciones de la palma Pseudophoenix sargentii Wendl. ex Sarg. en los distintos ambientes donde esta especie se desarrolla en el sureste de México. Se describe la variación intraespecífica en los patrones de comportamiento demográficos y se explora el impacto que dicha variabilidad puede tener en la estructura, la dinámica y la tasa de crecimiento de las distintas poblaciones.

El objetivo principal fue probar si en efecto las poblaciones de una misma especie que crecen en distintos ambientes, y por tanto se encuentran sometidas a diferentes condiciones ambientales, manifiestan cambios en los patrones de comportamiento demográficos y presentan dinámicas poblacionales distintas. Este tipo de estudios proporcionan información que permite interpretar la evolución de la historia de vida de las especies, ya que es necesario conocer cómo se modifican los patrones de crecimiento, sobrevivencia y fecundidad de las poblaciones cuando éstas están sometidas a distintas condiciones climáticas, edáficas y bióticas. Como un aspecto de interés práctico, estos estudios permiten también explorar cómo se modifica la dinámica de las poblaciones por efecto de la perturbación o del manejo.

Con la realización de censos periódicos (cada tres meses) se monitoreó durante dos años el comportamiento demográfico de seis poblaciones de Pseudophoenix sargentii localizadas en la franja costera de la Península de Yucatán. Se determinaron los patrones de crecimiento, mortalidad y fecundidad de cada población, y se intentó relacionar estos patrones demográficos con el tamaño y la

estructura poblacional presentes en cada sitio.

Mediante un modelo matricial se determinó la tasa finita de incremento poblacional (λ) de cada una de las poblaciones y mediante un análisis de elasticidad (de Kroon et al. 1986) se determinó la contribución relativa de cada uno de los componentes de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional.

Los resultados indican que: a) todas las poblaciones de Pseudophoenix sarrentii tienen una tasa de crecimiento mayor que uno ($\lambda > 1$), lo cual significa que las poblaciones están en un proceso de crecimiento; b) clasificando los procesos biológicos en tres tipos distintos (fecundidad, permanencia en la misma categoría y progresión a categorías subsecuentes) se observó que el proceso demográfico que tiene la mayor contribución relativa a la tasa de crecimiento poblacional es la permanencia; c) la contribución relativa de cada uno de estos tres procesos demográficos difiere de una población a otra; d) para las poblaciones más longevas la permanencia resulta más importante que para las poblaciones precoces, en tanto que para estas últimas el crecimiento y la fecundidad son más importantes que para las poblaciones más longevas; e) las poblaciones difieren significativamente en la condiciones lumínicas que reinan a nivel del sotobosque y ello repercute en los patrones de variación demográfica observados; f) la tasa de producción foliar se incrementa conforme los individuos transitan a estadios del ciclo de vida superiores y ocupan posiciones superiores en el dosel; g) en las poblaciones donde el nivel de luminosidad es mayor los individuos del sotobosque presentan una mayor tasa de producción foliar.

CAPITULO I

INTRODUCCION GENERAL

INTRODUCCION

La ecología de poblaciones es el estudio del tamaño de las poblaciones de plantas y animales, y de los procesos que determinan estos tamaños (Begon y Mortimer 1981). En esta disciplina, es necesario considerar que tanto el tamaño como la estructura de las poblaciones de una especie pueden variar de un sitio a otro (Piñero et al. 1984; Hubbell y Foster 1987; Moloney 1988) y a través del tiempo (Harper 1981; Mack y Pyke 1983; Moloney 1988), como producto de las condiciones ambientales de cada sitio en un momento determinado. Así, para poder entender qué factores, tanto intrínsecos como extrínsecos a las poblaciones, determinan su tamaño en un momento dado es necesario estudiar a la especie bajo las diversas condiciones existentes a lo largo de su rango de distribución y por periodos que contemplen al menos varios ciclos anuales.

Algunos de los estudios demográficos reportados hasta la fecha han sido desarrollados como proyectos a largo plazo con varios años de observaciones (De Steven 1986; Enright y Watson 1992; Piñero et al. 1984). Sin embargo, la gran mayoría se han realizado considerando periodos de tiempo muy cortos y en sólo un punto del rango de distribución de la especie, y por tanto contemplan condiciones físicas y bióticas muy particulares. Por otra parte, la representación que se ha hecho del flujo poblacional, a través del uso de modelos de tipo matricial, corresponde a las condiciones promedio de los individuos observados en cada una de las categorías definidas durante el periodo de observación. La falta de

conocimiento acerca de la variación de los parámetros demográficos en el tiempo y en el espacio puede conducir a conclusiones erróneas acerca de los factores que afectan la demografía de las especies e impedir el buen entendimiento del potencial de crecimiento y estabilidad de las poblaciones (Moloney 1988). Ante esta situación, se plantea la necesidad de investigar el comportamiento demográfico de las especies considerando la variabilidad en sus patrones de comportamiento demográfico tanto a nivel geográfico como a nivel local.

Por otra parte, la búsqueda de patrones generales, a partir del desarrollo de estudios de caso, es un aspecto central en la ciencia, ya que ésta progresa no sólo acumulando conocimientos de hechos particulares sino descubriendo patrones (Begon y Mortimer 1981; MacArthur 1984). La ocurrencia de eventos que se repiten en el espacio y tiempo nos indica que es posible hacer algunas predicciones acerca de éstos (MacArthur 1984) y nos permite modelar los diversos fenómenos que observamos en la naturaleza. Por ello, la búsqueda de patrones generales de comportamiento demográfico en poblaciones vegetales ha sido, desde hace varios años, tema de interés de diversos autores (Sarukhán 1978; Solbrig *et al.* 1980; Solbrig 1981, 1982; Watkinson 1981; Córdoba 1985; Harcombe 1987; Franco y Silvertown 1990). Para ello, se ha recopilado la información disponible de trabajos demográficos y de dinámica poblacional desarrollados en todo tipo de climas y comunidades vegetales, los cuales en muchos casos corresponden a especies con estrategias de vida y formas de crecimiento muy diversas.

En la búsqueda de esos patrones, se han realizado comparaciones a distintos niveles entre los ciclos de vida de diversas especies. Estos niveles son: a) comparaciones entre especies filogenéticamente distantes y que crecen en diversos climas y tipos de vegetación (e.g. Sarukhán 1978; Silvertown et al. 1992); b) entre especies de una misma forma de crecimiento, ya sea en la misma o en distintas localidades (e.g. Watkinson 1981); y c) entre especies emparentadas (especies de un mismo género) en distintos ambientes o en una misma localidad (e.g. Sarukhán y Harper 1973; Solbrig 1981; Fiedler 1987).

Como ya se mencionó, cada una de las especies consideradas en estas comparaciones ha sido caracterizada por el comportamiento encontrado en un estudio particular y considerando el comportamiento promedio de los individuos que constituyen la población.

Algunos autores (e.g. Silvertown 1982; Sarukhán et al. 1984; Harcombe 1987) han hecho énfasis en la necesidad de conocer la variabilidad entre los individuos en un contexto poblacional, los factores que la determinan y la forma como éstos influyen en la estructura y la dinámica de la población. La falta de conocimiento de esta variabilidad y de las diferencias que provoca entre poblaciones de una misma especie puede oscurecer en gran medida las diferencias encontradas al comparar distintas especies (Harcombe 1987). Asimismo, autores como Solbrig y Solbrig (1979), Mack y Pyke (1983) y Harcombe (1987) mencionan que los intentos por

caracterizar grupos de especies con ciertas similitudes en sus historias de vida puede ser prematuro e incluso inapropiado, ya que se requiere un mayor conocimiento de la historia de vida de las especies del que actualmente poseemos. De acuerdo con estos autores, esta caracterización presupone una inflexibilidad en la dinámica de las poblaciones, la cual seguramente la mayoría de las especies no manifiesta.

A pesar de que desde hace algunos años se reconoce la importancia que tendría el conocimiento de esta variabilidad en el análisis de la dinámica de las poblaciones, muy pocos trabajos han logrado explorar la variabilidad en el comportamiento demográfico de una sola especie y comparar poblaciones expuestas a distintas condiciones ambientales. Esto se debe a un conjunto de razones que van desde las limitaciones técnicas para llevar a cabo procedimientos matemáticos complejos, hasta problemas prácticos para desarrollar el estudio de diversas poblaciones en el campo, o bien, debido a la falta de un sistema de estudio adecuado, que permita obtener esta información de las poblaciones bajo estudio. Entre los trabajos que han explorado esta variabilidad están los de Angevine (1983), Mack y Pyke (1983), van Groenendael (1985) y Moloney (1988 y 1990).

Desde hace muchos años existen referencias acerca de la influencia de los factores del medio sobre los individuos de una misma especie, en una escala geográfica. Diversos estudios han destacado la importancia de caracteres morfológicos y fisiológicos que han demostrado conferir a los individuos ventajas bajo

determinadas condiciones ambientales (ver Turner y Kramer 1980; Pearcy et al. 1989). De hecho, gran parte de la literatura ecofisiológica intenta resaltar la importancia de estas características en la exitosa adaptación de las especies a las condiciones ambientales en que se desarrollan. A escala local, también existen trabajos que mencionan las modificaciones que sufren los individuos de una misma especie, en su comportamiento vegetativo y reproductivo, cuando éstos crecen bajo condiciones contrastantes de luz, suelo, humedad, etc. (Read 1968; Hartshorn 1972; Tinoco y Vázquez-Yanes 1983; Piñero et al. 1986; Meave 1987; Pérez-Ishiwara 1990). Asimismo, existen trabajos de tipo experimental que han comparado la variación intraespecífica en diversas características del ciclo de vida de las plantas, los cuales han intentado, además, determinar sus componentes genéticos y ambientales (ver Venable 1984).

A pesar del gran cúmulo de evidencias que se tienen acerca de la influencia del medio en las modificaciones, tanto morfológicas como fisiológicas, que experimentan los individuos expuestos a diferentes condiciones, poco se ha hecho por evaluar la importancia de esta variación en los patrones demográficos de una especie. Como un caso particularmente reconocido, algunos autores (e.g. Hartshorn 1972) han sugerido la existencia de una fuerte relación entre el tiempo requerido por una planta para alcanzar su estado reproductivo y las condiciones lumínicas particulares en que se desarrolle, de manera que una especie capaz de crecer tanto dentro como fuera de un bosque debería presentar tiempos generacionales

muy distintos entre las poblaciones de una y otra condición. Esto podría determinar diferencias importantes en la tasa de crecimiento de las distintas poblaciones y, a más largo plazo, tener un fuerte impacto en la evolución de la historia de vida de la especie.

Considerando los argumentos planteados, resulta necesario preguntarse: ¿Qué tanta validez tiene el tipificar a una especie a partir del comportamiento promedio de los individuos de una población particular?, ¿Qué validez tienen los patrones encontrados cuando se comparan a estas especies en ausencia de información sobre la variabilidad intraespecífica?, o bien, ¿Cómo varían los patrones demográficos de una especie cuando ésta está sometida a condiciones ambientales contrastantes?, ¿Cómo varía el efecto relativo de los distintos procesos, como el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción, sobre la tasa de crecimiento de las distintas poblaciones de una especie?, ¿Cuál es el efecto relativo de los factores ambientales y los factores genéticos en la determinación de los patrones de comportamiento poblacional? y finalmente, ¿Cuál es la importancia de esta variación en la evolución de la historia de vida de las especies?.

Con el fin de poder desarrollar un proyecto cuyo enfoque central fuese la exploración de la variabilidad intraespecífica, se seleccionó como objeto de estudio a la palma Pseudophoenix sargentii Wendl. ex Sarg., la cual presenta un conjunto de atributos que se describen en el siguiente apartado y que la hacen un sistema ideal para el desarrollo del presente estudio.

La especie y su distribución geográfica

Pseudophoenix sargentii es una palma monopódica con un tallo de 15 a 20 cm de diámetro, de color verde, liso, sin espinas y en el cual quedan claramente marcadas las cicatrices de las hojas al caer. La copa está formada por entre 8 y 12 hojas dispuestas en la parte superior del tallo. Los individuos adultos llegan a medir hasta 13 ó 14 m de altura en algunos sitios de selva (Figura 1).

El género Pseudophoenix es típicamente insular, originario de la República Dominicana y Haití (La Española). El género está constituido por cuatro especies, tres de las cuales son endémicas a esta isla y sólo Pseudophoenix sargentii presenta una distribución más amplia (Read 1968). Read (1968) presenta una descripción taxonómica detallada de todas las especies del género Pseudophoenix. La distribución de P. sargentii se limita a la cuenca del Caribe; habita en las islas de La Española, Cuba y Las Bahamas, en algunos cayos de Florida y Belice, y en México (Figura 2). Tiene una distribución prácticamente insular, ya que México constituye el único lugar continental donde se encuentra esta especie y aquí se localiza únicamente en la Península de Yucatán, en los estados de Quintana Roo y Yucatán. Es precisamente en estos estados mexicanos donde las poblaciones de P. sargentii alcanzan su mayor tamaño, ya que en el resto de las localidades sus poblaciones son en general pequeñas (Read 1968).

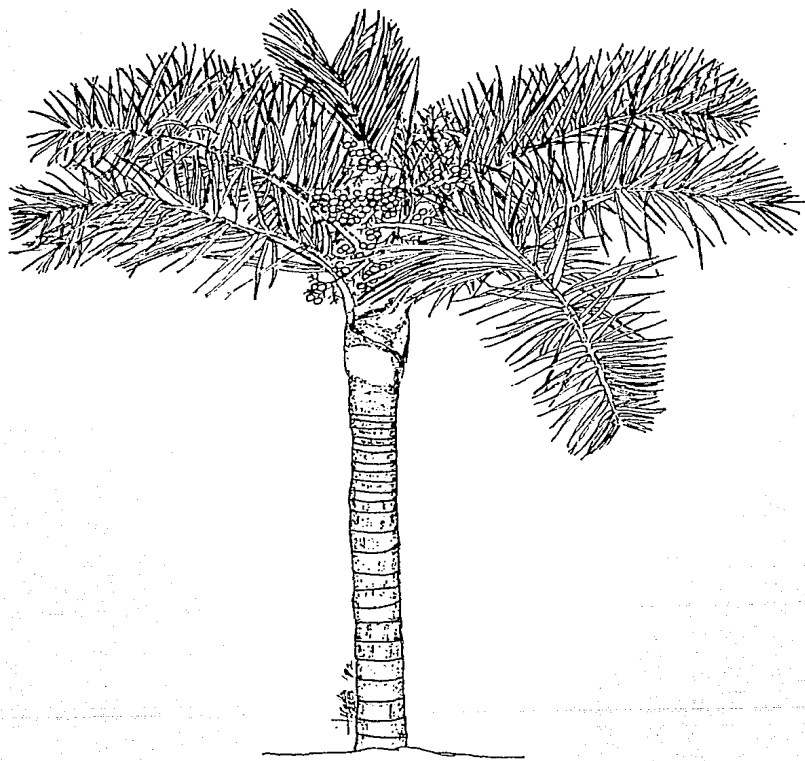


Figura 1. Individuo adulto de Pseudophoenix sargentii. Se aprecia el reducido número de hojas de su copa y las cicatrices marcadas en el tallo.

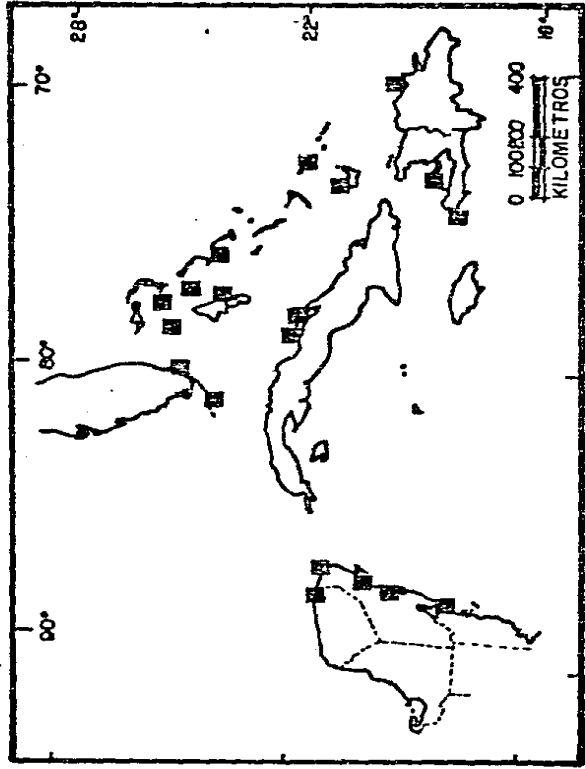


Figura 2. Distribución geográfica de la palma *Pseudophoenix argentei* en la cuenca del Mar Caribe (modificada de Read, 1968).

En la Figura 3 se presentan los sitios en la República Mexicana donde se ha reconocido la presencia de Pseudophoenix sargentii. En términos generales esta especie se distribuye en pequeños manchones a lo largo de toda la costa, desde el poblado de Río Lagartos hasta Mahagual. En la mayoría de estos sitios las poblaciones son muy pequeñas y sólo en seis áreas se han localizado poblaciones de mayor tamaño, donde incluso llega a ser la especie dominante. Las principales poblaciones de esta especie en la Península de Yucatán se muestran en el mapa por medio de números, los cuales corresponden a las localidades de: 1) Ría Lagartos; 2) Cabo Catoche; 3) Cancún; 4) Xel-Ha; 5) Sian Ka'an y 6) Mahagual.

En México Pseudophoenix sargentii se localiza en 3 tipos de comunidades vegetales que difieren en varias características importantes (Quero 1981), y en todas éstas se presenta como una de las especies dominantes (Cuadro 1). En Quintana Roo es una de las especies más importantes de las selvas bajas subcaducifolia y subperennifolia, en tanto que en Yucatán domina en el matorral de dunas costeras. Su distribución en la península está fuertemente ligada a las zonas costeras, ya que siempre ocurre en lugares muy cercanos al mar, o que antiguamente constituyeron líneas de costa. Aunque no se tienen registros completos acerca de la fauna asociada a estas comunidades, es factible esperar diferencias, las cuales pueden tener impacto sobre la dinámica de las poblaciones de Pseudophoenix sargentii.

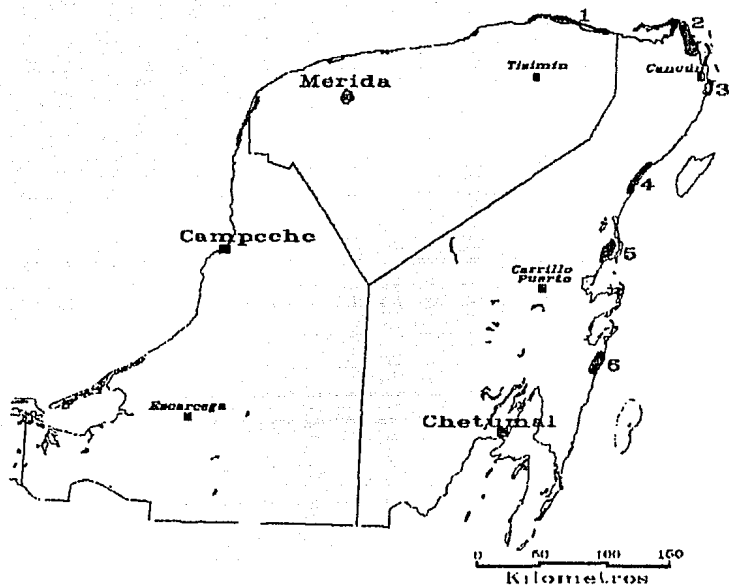


Figura 3. Distribución conocida de *Pseudophoenix sargentii* en la República Mexicana. Se señalan con números a las localidades donde se presentan las principales poblaciones de esta especie. Las localidades corresponden a las poblaciones de: 1 Ría Lagartos; 2 Cabo Catoche; 3 Cancún; 4 Xel-Ha; Sian Ka'an; y 6 Mahagual.

Cuadro 1. Algunas de las características más relevantes de las localidades de estudio.

| CARACTER | LOCALIDAD | | |
|-------------------------|----------------------------|---------------------------|---|
| | RIA LAGARTOS | XEL-HA | SIAN KA'AN |
| Vegetación | Matorral de dunas costeras | Selva baja subcaducifolia | Selva mediana-baja subperennifolia |
| Altura de la vegetación | 6 metros | 9-10 metros | 14-15 metros |
| Clima | Cálido-seco | Cálido-sub húmedo | Cálido-sub húmedo |
| Suelo | Arenoso | Rocoso con oquedades | Rocoso con acumulación de mat. orgánica |
| Fauna | Muy escasa | Escasa | Abundante |

Por su distribución geográfica, Pseudophoenix sargentii nos permite analizar la variabilidad en los patrones demográficos de sus poblaciones a nivel regional, a nivel local (entre poblaciones de una misma localidad), o bien, al interior de cada una de sus poblaciones. Por otra parte, su ocurrencia en comunidades vegetales que presentan grandes diferencias en sus condiciones físicas nos permite explorar cómo los distintos factores del ambiente pueden afectar de forma diferencial a los distintos estadios del ciclo de vida de esta planta. Las diferencias de clima, suelo y vegetación podrían determinar la formación de ecotipos con distintas estrategias en la historia de vida, en cuanto a longevidad, tiempo generacional, edad en alcanzar la madurez sexual, características de la germinación, patrones de sobrevivencia, tasa de crecimiento vegetativo y fecundidad.

Al igual que otras especies de palmas (ver Tomlinson 1963; Sarukhán et al. 1984; De Steven 1986; Vandermeer et al. 1974), Pseudophoenix sargentii tiene un conjunto de atributos que la hacen un objeto de estudio muy práctico, ya que nos permite estimar con cierta facilidad algunas características poblacionales. Entre estos atributos están: a) las cicatrices que dejan sus hojas al caer, las cuales nos brindan la posibilidad de estimar la edad de la planta, al menos a partir del momento en que desarrollan su tallo; b) su arquitectura monopódica, con sólo un meristemo apical y un número determinado de hojas, permite hacer determinaciones confiables de su producción foliar y de la longevidad de cada hoja; c) el desarrollo de un número reducido de inflorescencias en cada periodo reproductivo, lo que permite estimar con mucha confianza la fecundidad de los individuos y correlacionarla con su edad y tamaño; d) la presencia de caracteres morfológicos que permiten una clara diferenciación entre los distintos estadios del ciclo de vida, lo cual facilita la determinación de la estructura poblacional; y e) en el caso particular de P. sargentii, la baja estatura de esta especie permite estimar con facilidad su crecimiento y producción foliar. Además, la gran abundancia de individuos en todos los estadios del ciclo de vida, la hacen ser un objeto de estudio ideal.

Otro aspecto por el cual se seleccionó esta especie como objeto del presente estudio es que P. sargentii está considerada como especie en peligro de extinción y figura en el listado de "Palmas Raras y Amenazadas del Nuevo Mundo" publicado por la Unión

Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 1988). Recientemente la Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología (SEDUE 1991) publicó el listado de especies raras, amenazadas y en peligro de extinción para la República Mexicana, en el cual también se incluye a P. sargentii como especie en peligro.

Sitios de estudio

Para el desarrollo del estudio se eligieron tres localidades, las cuales corresponden a los distintos tipos de vegetación donde esta especie ocurre en la República Mexicana. Todas las localidades se presentan en la franja costera de la Península de Yucatán a menos de 2 km del mar. Cada una de ellas se encuentra separada de las otras por más de 60 km, y se caracteriza por un régimen climático y condiciones edáficas distintas (Figura 3, Cuadro 1).

La primera corresponde a la localidad de Ría Lagartos, situada dentro de la Reserva Especial de la Biósfera de Ría Lagartos, en la porción noreste del estado de Yucatán. El corazón de la reserva lo constituye una laguna costera de aproximadamente 70 km de longitud, la cual se encuentra separada del mar por una barra arenosa formada por sedimentos marinos de reciente origen. La vegetación de la barra está conformada por un matorral de dunas costeras de aproximadamente 4 m de altura, dominado por las palmas Pseudophoenix sargentii, Thrinax radiata y Coccothrinax readii, y por algunas especies de árboles como Metopium brownei y Bumelia americana. El estrato inferior de la comunidad está dominado por Agave angustifolia. Es una comunidad muy diversa y presenta gran

afinidad florística con las islas del Caribe (Espejel 1984). El clima es del tipo $Aw_0(x')i$, cálido subhúmedo (el más seco de los subhúmedos) con lluvias en verano y un porcentaje de lluvia invernal superior al 10.2%, según la clasificación climática de Köppen modificada por García (1973). La precipitación promedio anual oscila, para un periodo de 21 años, alrededor de los 675 mm (INEGI 1981), aún cuando al igual que en el resto de la península el régimen de lluvias es muy variable y altamente impredecible a lo largo de todos los años (ver López-Ornat 1983). La temperatura promedio determinada a partir de 21 años de datos es de 26.3°C (INEGI 1981). Es necesario destacar que esta comunidad se encuentra muy expuesta a los vientos del mar y la consecuente salinidad de los mismos.

La segunda localidad se encuentra dentro de los límites del Parque Nacional Xel-Ha, 120 km al sur de Cancún en el estado de Quintana Roo y colinda directamente con el Mar Caribe. Es una selva baja subcaducifolia de 8 a 10 metros de altura. Esta comunidad es muy diversa, presentando más de 75 especies de plantas leñosas, entre las cuales dominan Pseudophoenix sargentii, Coccoloba cozumelensis, Sebastiania adenophora, Beaucarnea pliantha y Manilkara zapota (Durán 1986). Presenta un suelo muy somero y sumamente heterogéneo, con poca acumulación de materia orgánica y grandes afloramientos rocosos y oquedades. Esta selva se encuentra protegida de los vientos, pues se localiza detrás de la vegetación de dunas costeras y de manglar. Su clima es de tipo $Aw_2(x')g$, cálido-subhúmedo (el más húmedo de los subhúmedos) con lluvias en

verano y con un porcentaje de lluvia invernal mayor del 10.2%, según la clasificación de Köppen modificada por García (INEGI 1981). A partir de los datos de las estaciones más próximas (Tulum y Cozumel) y los mapas de isoyetas e isotermas de la Secretaría de la Presidencia-UNAM (1970) se han determinado en forma aproximada las condiciones particulares del área. Esta presenta una media de precipitación anual de 1500 mm y una temperatura media de 25.5°C (Durán 1986).

La tercera localidad se encuentra en la Reserva de la Biósfera Sian Ka'an, junto a la Bahía del Espíritu Santo, en la porción centro oriental del estado de Quintana Roo. Esta localidad se sitúa aproximadamente 70 km a sur de Xel-Ha. Aquí Pseudophoenix sargentii se presenta en una zona de transición entre una comunidad de selva mediana subperennifolia y una de selva baja subcaducifolia. Al igual que la anterior, es una selva relativamente diversa con 77 especies de plantas leñosas. La vegetación es más alta y el sotobosque más sombrío, alcanzando una altura de hasta 15 m. Las especies dominantes de la vegetación son Manilkara zapota, Pseudophoenix sargentii, Pilocarpus racemosus, Gynanthes lucida y Coccothrinax readii (Durán 1986). Los suelos son más profundos y presentan una considerable acumulación de materia orgánica; la precipitación media anual es de 1300 mm; la temperatura media de 25.3°C y el clima corresponde al tipo Aw₁ (i)g, cálido sub-húmedo (el tipo de humedad intermedia entre los sub-húmedos) con lluvias en verano y un porcentaje de lluvia invernal superior al 10.2%, según la clasificación de Köppen modificada por García (1973).

La diferencias manifiestas en la altura que alcanzan las distintas comunidades podría determinar cuánto tiempo tardan los individuos de P. sargentii en alcanzar el estado reproductivo y con ello, impactar la tasa de crecimiento de las poblaciones. Asimismo, la posibilidad de contar con poblaciones que presenten diferencias en la longevidad de sus individuos nos permite explorar las implicaciones absolutivas de estas diferencias.

OBJETIVOS

Los objetivos generales del presente estudio fueron:

a) Comparar el comportamiento de los patrones demográficos de las poblaciones a nivel regional, local e intrapoblacional.

b) Comparar el efecto de los procesos de crecimiento, fecundidad y sobrevivencia de los distintos estadios del ciclo de vida sobre la tasa finita de incremento poblacional (λ) y determinar cuáles son las etapas del ciclo de vida más sensibles en cada población.

c) Establecer cuáles son los distintos factores del ambiente, tanto bióticos como abióticos que tienen mayor influencia en el crecimiento y en la reproducción de los individuos.

d) Determinar el estado de conservación en que se encuentran las distintas poblaciones bajo estudio, ya que Pseudophoenix sargentii es una especie considerada en peligro de extinción.

DISEÑO GENERAL DEL ESTUDIO

El diseño planteado contempló el estudio de dos poblaciones en cada una de las localidades descritas. En la Reserva de la Biósfera Sian Ka'an, las poblaciones seleccionadas se denominaron Sian Ka'an y Ramonal; en el Parque Nacional Xel-Ha las poblaciones fueron nombradas Xel-Ha y Caleta; en la Reserva de Ría Lagartos las poblaciones se denominaron El Cuyo y Coloradas. Para el monitoreo de cada población se seleccionaron un conjunto de unidades de muestreo de 100 m² cada una (10 x 10 m). En la población Caleta se establecieron 6 parcelas; en Sian Ka an 9 parcelas y en cada una de las demás poblaciones 12 parcelas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Poblaciones seleccionadas para el estudio, número de cuadros considerados en cada población y número de individuos marcados en cada una de ellas.

| Localidad | Población | Parcelas | Individuos marcados |
|--------------|------------|----------|---------------------|
| Sian Ka'an | Sian Ka'an | 9 | 689 |
| | Ramonal | 12 | 384 |
| Xel-Ha | Caleta | 6 | 950 |
| | Tierra | 12 | 923 |
| Ría Lagartos | El Cuyo | 12 | 1109 |
| | Coloradas | 12 | 650 |

CAPITULO II

ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES

Y

PATRONES DEMOGRAFICOS

INTRODUCCION

Como un primer paso en el estudio de la variación demográfica de Pseudophoenix sargentii se decidió analizar y comparar el tamaño y la estructura de seis poblaciones diferentes, ya que tanto el tamaño como la estructura de las poblaciones de una especie pueden variar en el tiempo y en el espacio (Harper 1981; Hubbell y Foster 1987; Moloney 1988). Silvertown (1982) menciona que entre los principales factores que pueden determinar el tamaño de las poblaciones, en un momento dado, se encuentran las condiciones físicas y bióticas particulares del sitio donde se desarrollan. Por esta razón, para entender qué factores, tanto intrínsecos como extrínsecos, determinan el tamaño y la estructura de las poblaciones de una especie es necesario, y posiblemente imprescindible, estudiar sus poblaciones bajo las diversas condiciones ambientales que se presenten a lo largo de su distribución. Este tipo de enfoque también nos puede brindar información acerca de cuáles pueden ser los niveles de variación de estos parámetros.

La estructura y el tamaño de una población en un momento dado es resultado de los procesos de reproducción, establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de sus individuos. Estos procesos están influenciados, y muchas veces determinados, por los factores físicos del ambiente, como son el clima, el suelo, la altitud, etc.. De igual forma, las relaciones bióticas intra e interespecíficas, entre las cuales destacan la competencia, la depredación y las relaciones simbióticas, pueden influir de forma

determinante sobre el curso de estos procesos. Se reconoce que el éxito reproductivo de una especie depende de diversos factores físicos y bióticos. Stephenson (1981) menciona que la disponibilidad de energía por parte de los progenitores, de nutrientes y agua en el suelo, de organismos polinizadores, las condiciones climáticas y la depredación de frutos y semillas juegan un papel importante. Asimismo, se reconoce que la herbivoría puede influir sobre el crecimiento y la sobrevivencia de las plantas (ver Crawley 1983) e incluso afectar la diversidad de especies a nivel microespacial (Janzen 1970; Dirzo y Miranda 1990 y 1991).

Para el caso de especies de larga vida, la estructura poblacional manifiesta el comportamiento de los procesos mencionados a lo largo de numerosas generaciones. Sin embargo, el comportamiento temporal de estos procesos puede ser sumamente variable. Así sucede con la producción de semillas de numerosas especies, las cuales presentan los denominados años semilleros (e.g. Sharp y Sprague 1967). También ocurre con la mortalidad de los individuos en años en que su población es atacada por la incidencia de alguna enfermedad, o es impactada por una catástrofe natural, como es el caso de los huracanes (ver Brokaw y Walker 1991 y Whigham et al. 1991) y los incendios.

El objetivo del presente capítulo es mostrar las diferencias que existen en el tamaño y la estructura de las distintas poblaciones de Pseudophoenix sargentii a lo largo de todo su rango de distribución y en los diferentes ambientes donde se desarrollan. Asimismo, se pretende mostrar como pueden variar los patrones de

crecimiento, sobrevivencia y fecundidad de los individuos pertenecientes a los distintos estadios del ciclo de vida, tanto al interior de una población como entre las distintas poblaciones. Por último, se muestra la variación en la pérdida de semillas del suelo como producto de la depredación. Este último aspecto se incluye por la importancia que este fenómeno tiene en el reclutamiento de nuevos individuos a la población.

METODOLOGIA

Como se mencionó en el capítulo anterior, el estudio se desarrolló en tres tipos de comunidades vegetales, las cuales corresponden a las localidades de Sian Ka'an, Xel-Ha y Ría Lagartos. En cada localidad se seleccionaron dos poblaciones separadas espacialmente, Sian Ka'an y Ramonal en la Reserva de la Biósfera Sian Ka'an; Xel-Ha y Caleta en el Parque Nacional de Xel-Ha; El Cuyo y Coloradas en la Reserva Especial de la Biósfera de Ría Lagartos. Para cada población se establecieron un conjunto de parcelas de muestreo permanentes de 100 m² (10 x 10 m) cada una, con objeto de determinar la estructura poblacional y monitorear el comportamiento de los distintos parámetros demográficos. En la población de Caleta se establecieron 6 parcelas, en la población Sian Ka'an 9, en tanto que en las demás poblaciones se establecieron 12 parcelas (ver Cuadro 2, Capítulo I).

Los individuos se ordenaron en cuatro categorías, de acuerdo con los estadios del ciclo de vida (plántulas, infantiles, juveniles y adultos). En la categoría plántula se incluyó a todos

los individuos pequeños que solamente presentan hojas lanceoladas. En la categoría infantil se consideró a los individuos con hojas pinnadas que no mostraban un evidente desarrollo del tallo. Como juveniles fueron considerados los individuos con tallo desarrollado que no habían alcanzado el estadio reproductivo y como adultos a todos los individuos reproductivos.

En noviembre de 1988 se censó y marcó a los individuos de las categorías infantil, juvenil y adulta presentes en cada uno de los cuadros de 100 m², para monitorear su desarrollo durante un período de 3 años. Las plántulas se marcaron y mapearon en un subcuadro de 25 m², elegido aleatoriamente en una de las cuatro esquinas de cada cuadro. A cada individuo se le midió la altura y se le contó el número de hojas; en el caso de los juveniles y adultos se midió, además, la longitud del tallo.

Cada 3 meses se llevó a cabo el censo de todas las poblaciones con el fin de detectar la posible estacionalidad de los distintos eventos demográficos. Se registró el número de hojas producidas en cada intervalo de tiempo, las cuales se marcaron con pinturas de distintos colores de manera que nos permitieran reconocer el periodo en que fueron producidas. Se tomaron registros de mortalidad de los individuos y cuando fue posible se determinaron sus causas. En cada censo se midió a todos los individuos, con objeto de establecer sus tasas de crecimiento por estación. Finalmente, se registró la presencia de flores y/o frutos y el número de inflorescencias que presentaba cada individuo reproductivo.

Con los datos del censo se estableció la estructura de cada una de las poblaciones mediante dos modalidades, una basada en los estadios del ciclo de vida de la especie y otra con base en la altura de los individuos. En consecuencia, la tasa de transición de los individuos de una categoría a otra se calculó por dos métodos. En el caso de la estructura basada en los estadios del ciclo de vida se contabilizó directamente el número de individuos (C) que transitaron durante los dos años (a) que se incluyen en el análisis y se determinó la tasa anual dividiendo este valor entre el número de años considerados (C/a). Para el caso de la estructura de tamaño se consideró el incremento promedio anual en altura de los individuos pertenecientes a una categoría dada ($dT=T_1-T_0$). Con este valor y el intervalo de altura que incluye esta categoría (I) se estimó el tiempo promedio en años (t) que tarda un individuo en transitar a la siguiente categoría ($t = I/dT$). El inverso de este valor da el porcentaje de individuos que transitan de una categoría a otra en un periodo anual ($\% = 1/t$). Para estimar la tasa de mortalidad se registró el número de individuos de cada categoría que murió (M_i) durante el tiempo de estudio; esta cifra se dividió entre el número total de individuos en esa categoría (N_i) y el número de años (a) considerados ($m = M_i / N_i / a$).

Para determinar la fecundidad de los adultos, en cada localidad se cosecharon 20 infrutescencias de individuos que se encontraban fuera de las parcelas de estudio. A cada infrutescencia se le midió la longitud, el diámetro y el peso, se determinó su volumen y se contó su número de semillas. Con estos datos se

realizó un análisis de regresión que nos permitiera estimar la producción de frutos de todos los individuos de cada una de las poblaciones, sin interferir en los procesos naturales de dispersión, depredación y remoción de las semillas. Aunado a lo anterior, a lo largo de los dos años se registró la producción de infrutescencias por cada individuo, con lo cual se determinó: a) la producción total de inflorescencias de la población censada; b) la producción total de infrutescencias; c) el éxito reproductivo expresado en términos del número de inflorescencias exitosas; d) el número de infrutescencias por individuo adulto y e) el número de semillas por adulto.

Con el fin de estimar la pérdida de semillas provocada por diferentes grupos de animales, se diseñó un experimento de remoción selectiva de semillas del suelo en cada una de las localidades. El diseño contempló cuatro tratamientos, utilizando tres densidades de semillas y considerando la distancia entre las semillas y el árbol progenitor. Para cada uno de los tratamientos se establecieron tres réplicas.

Los tratamientos aplicados fueron: a) semillas expuestas a la acción de cualquier agente depredador; b) semillas expuestas a la depredación por parte de pequeños vertebrados como ardillas y ratones; c) semillas expuestas a la acción de insectos y protegidas de cualquier vertebrado; y d) semillas protegidas de la depredación por cualquier agente.

Para cada uno de los tratamientos se utilizaron densidades de 2, 10 y 100 semillas, las cuales se colocaron tanto bajo la copa

del árbol madre como a una distancia de 5 metros del tronco de la misma planta.

RESULTADOS

Estructura y tamaño de las poblaciones

Existen grandes diferencias entre poblaciones, tanto en la densidad absoluta de cada población como en las densidades de cada uno de los estadios del ciclo de vida (Cuadro 3). La población Ramonal es 12 veces menos densa que la población Caleta y tiene sólo un céntimo del número de plántulas de esta última. Sin embargo, tiene muchos más individuos juveniles y un número similar de individuos infantiles. Entre las poblaciones de Ramonal y Sian Ka'an, que pertenecen a la misma localidad, también existen grandes diferencias en el número de plántulas, juveniles y adultos.

Cuadro 3. Densidad (ind./ha) de cada uno de los estadios del ciclo de vida de Pseudophoenix sargentii en las seis poblaciones estudiadas.

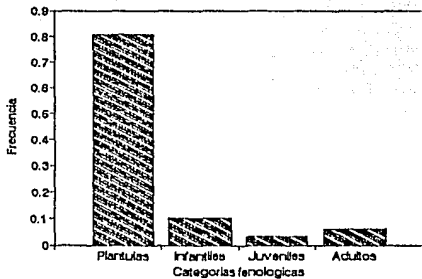
| POBLACION | Plántulas | Infantiles | Juveniles | Adultos | Total |
|------------|-----------|------------|-----------|---------|----------|
| Coloradas | 10966.66 | 1391.66 | 425.00 | 808.33 | 13591.65 |
| El Cuyo | 14200.00 | 4525.00 | 350.00 | 816.66 | 19891.66 |
| Xel-Ha | 31633.33 | 1158.33 | 116.66 | 591.66 | 33499.98 |
| Caleta | 33333.33 | 2200.00 | 0.00 | 1083.33 | 36616.66 |
| Ramonal | 383.33 | 2216.66 | 433.33 | 41.66 | 3074.98 |
| Sian Ka'an | 19066.66 | 2400.00 | 177.78 | 311.11 | 21955.55 |

En cuanto a la densidad total, parece haber cierta similitud entre las poblaciones de una misma localidad y mayores diferencias entre poblaciones de localidades distintas, como ocurre con las poblaciones de Ría Lagartos y de Xel-Ha. No sucede así en el caso de la reserva Sian Ka'an donde ambas poblaciones presentan tamaños muy diferentes.

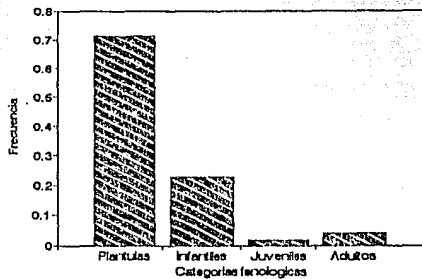
Como resultado de lo anterior, las estructuras poblacionales de acuerdo con los estadios de ciclo de vida muestran una gran variabilidad entre poblaciones, en cuanto a la estructura en su conjunto y en la abundancia relativa de las diferentes categorías (Figura 4).

En cinco de estas poblaciones la categoría de plántula comprende entre el 70 y el 95% de los individuos. La categoría infantil también es numerosa pero varía mucho más en términos proporcionales. De forma muy clara se observa que en estas cinco poblaciones el número de adultos es superior al de juveniles, lo cual es de esperarse debido a la corta duración de esta última categoría. La población de Ramonal está estructurada de forma muy diferente del resto de las poblaciones, ya que en ella la categoría infantil contiene al 70% de los individuos y presenta también un gran número de juveniles. Mientras que las poblaciones de Xel-Ha y Caleta carecen casi por completo de individuos infantiles y juveniles, la población de Ramonal concentra en estas categorías la mayor parte de sus individuos. Por su parte, las poblaciones de Sian Ka'an, El Cuyo y Coloradas presentan una buena representación de individuos en todas las categorías.

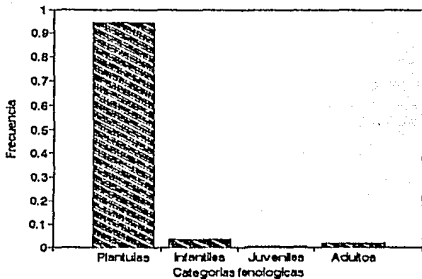
POBLACION COLORADAS



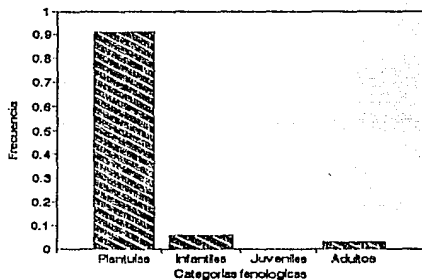
POBLACION EL CUYO



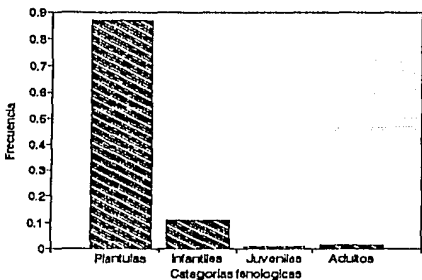
POBLACION XEL-HA



POBLACION CALETA



POBLACION SIAN KA'AN



POBLACION RAMONAL

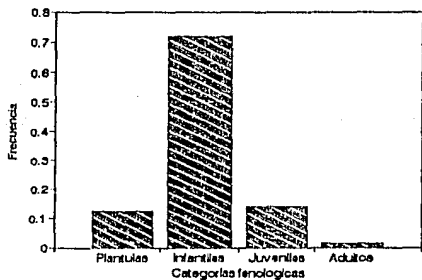


Figura 4. Estructura poblacional de *Pseudophoenix sargentii* para las seis poblaciones estudiadas en la Península de Yucatán, de acuerdo con los diferentes estadios del ciclo de vida de esta especie.

Debido a que cada una de estas categorías es muy amplia y dado que presentan diferente tiempo de duración, se decidió definir con mayor detalle la estructura de cada población mediante categorías de tamaño (Figura 5). Al igual que en el caso anterior, se observa gran variación en la forma de los histogramas. En cinco poblaciones más del 74% de los individuos tienen menos de 50 cm de altura. Esta clase de altura contiene a todas las plántulas y también a un número pequeño de individuos infantiles. En general, estos resultados sugieren la presencia de un elevado reclutamiento de semillas y plántulas. En las demás clases de altura se presentan grandes diferencias en las proporciones de individuos entre las poblaciones.

Con el objeto de probar si existen diferencias significativas en la proporción de individuos de cada una de las categorías entre las distintas poblaciones, se realizó un análisis de contingencia ajustando un modelo de tipo log-lineal, con ayuda del paquete estadístico GLIM (Generalised Linear Interactive Modelling) (Healy 1988). Los Cuadros 4 y 5 muestran los resultados del análisis practicado a las estructuras por estadios del ciclo de vida y por categorías de altura. Estos resultados muestran que: a) existen diferencias entre poblaciones y entre categorías; b) el factor categoría explica una gran parte de la devianza del modelo; y c) la interacción entre ambos factores muestra que en efecto existen diferencias en la proporción de individuos de cada una de las categorías entre las distintas poblaciones (Cuadro 4b y 5b).

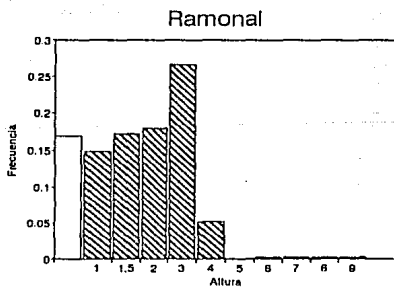
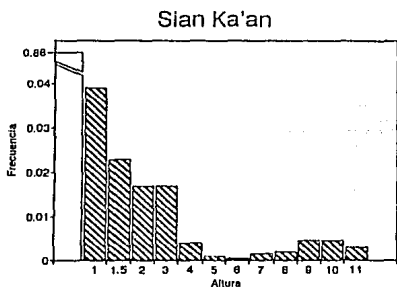
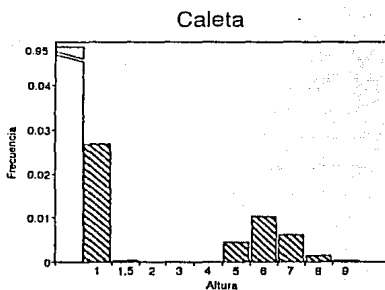
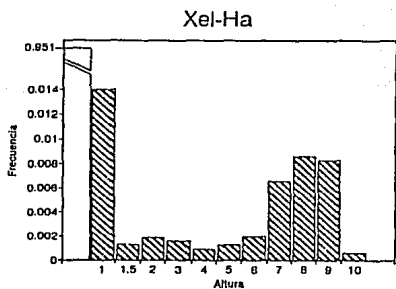
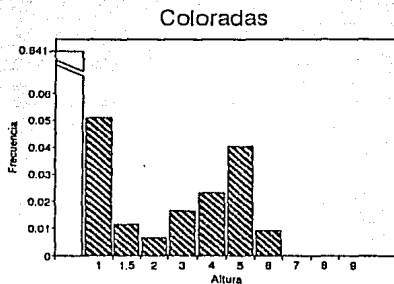
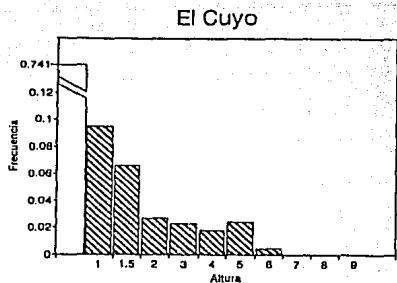


Figura 5. Estructura de las seis poblaciones de Pseudophoenix sargentii estudiadas en la Península de Yucatán, categorizadas de acuerdo con las alturas de los individuos.

Cuadro 4a. Efecto de las diferentes fuentes de variación sobre la estructura de las poblaciones de Pseudophoenix sargentii de acuerdo con los diferentes estadios de su ciclo de vida. El análisis se realizó ajustando un modelo de tipo log-lineal (Healy 1988).

| Fuente | devianza | g.l. | r2 | significancia |
|-----------|----------|------|----------|---------------|
| Población | 4285 | 5 | 0.152687 | p < 0.0001 |
| Categoría | 22028 | 3 | 0.78492 | p < 0.0001 |
| Modelo | 26313 | 8 | 0.937607 | p < 0.0001 |
| Residual | 1751 | 15 | | |
| Total | 28064 | 23 | | |

Cuadro 4b. Análisis log-lineal del efecto de la interacción entre la población y el estadio del ciclo de vida, sobre la estructura de las poblaciones de Pseudophoenix sargentii. Se presentan los valores observados/esperados y debajo de ellos el valor "t" de student y su grado de significancia (*) p < 0.05, (**) p < 0.01 y (***) p < 0.001.

| POBLACION | Estadios del ciclo de vida | | | |
|------------|-------------------------------|-----------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | Plántula | Infantil | Juvenil | Adulto |
| El Cuyo | 14200.0/16945.9 273.47 *** | 4525.0/2148.2 21.193 *** | 350.0/232.5 21.642 *** | 816.6/564.9 25.096 *** |
| Coloradas | 10966.0/11579.2 6.428 ** | 1391.6/1467.8 8.777 ** | 425.0/158.9 1.952 * | 808.3/386.0 1.535 N.S. |
| Caleta | 33333.0/31195.1 26.926 *** | 2200.0/3954.5 17.886 *** | 0.0/428.1 2.119 * | 1083.3/1039.9 3.807 ** |
| Xel-Ha | 31633.0/28539.1 25.078 *** | 1158.3/3617.8 19.871 *** | 116.6/391.6 5.595 ** | 591.6/951.3 6.465 ** |
| Ramonal | 383.3/2619.7 22.064 *** | 2216.6/332.1 15.827 *** | 433.3/35.9 13.659 *** | 41.6/87.3 1.204 N.S. |
| Sian Ka'an | 19066.6/18704.2 8.408 ** | 2400.0/2371.1 10.651 ** | 177.8/256.6 3.314 ** | 311.1/623.5 5.898 ** |

Cuadro 5a. Efecto de las diferentes fuentes de variación sobre la estructura de las poblaciones de *Pseudophoenix sargentii* de acuerdo con las diferentes categorías de tamaño. El análisis se realizó ajustando un modelo de tipo log-lineal (Healy 1988).

| Fuente | devianza | g.l. | r2 | significancia |
|-----------|----------|------|----------|---------------|
| Población | 170 | 5 | 0.000364 | p < 0.0001 |
| Categoría | 402396 | 12 | 0.86164 | p < 0.0001 |
| Modelo | 402566 | 17 | 0.862004 | p < 0.0001 |
| Residual | 64446 | 60 | | |
| Total | 467012 | 77 | | |

Cuadro 5b. Análisis log-lineal del efecto de la interacción entre la población y el estadio del ciclo de vida, sobre la estructura de las poblaciones de *Pseudophoenix sargentii*. Se presentan los valores observados/esperados y bajo de ellos el valor t de student y su grado de significancia. (*) p < 0.05, (**) p < 0.01 y (***) p < 0.001.

| Categoría | El Cuyo | Coloradas | Caleta | Xel-Ha | Ramonal | Sian Ka'a |
|-----------|---------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|
| 1 | 14740/ 15028 24.87 *** | 18465/ 16604 4.51 ** | 20858/ 16614 7.55 ** | 20879/ 16577 7.65 ** | 3727/ 16607 92.06 *** | 19343/ 16579 1372.7 *** |
| 2 | 1890/1231 24.96 *** | 1119/1360 6.75 ** | 539/1361 8.14 ** | 307/1358 16.38 ** | 3226/1360 70.49 *** | 856/1358 89.26 *** |
| 3 | 1313/902 22.94 ** | 254/997 8.25 ** | 7/998 11.43 ** | 28/996 15.27 ** | 3782/997 72.27 *** | 505/996 80.88 *** |
| 4 | 537/774 9.32 ** | 147/855 9.03 ** | 0/856 0.13 N.S. | 41/854 13.86 ** | 3954/856 70.26 *** | 373/854 75.55 *** |
| 5 | 457/1084 6.72 ** | 362/1198 0.22 N.S. | 0/1199 0.13 N.S. | 35/1196 13.79 ** | 5846/1198 78.11 *** | 373/1196 75.55 *** |
| 6 | 358/324 14.05 ** | 502/359 15.56 ** | 0/359 0.12 N.S. | 19/358 6.31 ** | 1147/359 37.52 *** | 87/358 50.27 *** |
| 7 | 477/232 15.34 ** | 887/256 17.32 ** | 99/256 6.06 ** | 28/255 0.58 N.S. | 0/256 0.09 N.S. | 22/255 31.78 *** |
| 8 | 89/96 7.39 ** | 201/106 9.55 ** | 228/106 9.57 ** | 43/106 3.81 ** | 57/106 9.98 *** | 11/106 24.77 *** |
| 9 | 0/56 0.11 N.S. | 0/62 0.11 N.S. | 136/62 6.90 ** | 144/62 7.23 ** | 57/62 9.99 *** | 33/62 36.59 *** |
| 10 | 0/79 0.11 N.S. | 0/54 0.11 N.S. | 30/54 1.93 N.S. | 189/54 8.23 ** | 57/54 9.45 ** | 44/54 40.33 *** |
| 11 | 0/52 0.12 N.S. | 0/58 0.12 N.S. | 7/58 6.96 ** | 182/58 4.25 ** | 57/58 6.55 ** | 99/58 52.33 *** |
| 12 | 0/17 0.12 N.S. | 0/18 0.12 N.S. | 0/18 0.12 N.S. | 13/18 7.14 ** | 0/19 0.11 N.S. | 99/18 52.33 *** |
| 13 | 0/10 0.11 N.S. | 0/11 0.12 N.S. | 0/11 0.12 N.S. | 0/11 0.12 N.S. | 0/11 0.10 N.S. | 66/11 46.06 *** |

Mortalidad

La Figura 6 muestra la tasa de mortalidad de las distintas categorías en las seis poblaciones estudiadas. Es evidente que en todas las poblaciones se manifiesta un comportamiento similar, ya que las curvas resultantes se ajustan a un mismo patrón. Sin embargo, se manifiesta una amplia variación en los valores de mortalidad de los distintos estadios entre todas las poblaciones. Las tasas de mortalidad de plántulas e infantiles más altas se presentaron en la población Xel-Ha, en tanto que la población de Sian Ka'an presentó los valores de mortalidad más bajos para las plántulas y la población Coloradas los más bajos para los adultos. La mortalidad de juveniles fué baja en todas las poblaciones, sugiriendo la superación del periodo crítico de mortalidad correspondiente a las primeras etapas. Por último, en la fase adulta se vuelve a manifestar un incremento en la tasa de mortalidad. Esto posiblemente se deba a que los individuos más viejos y más altos están más expuestos a los vientos de tormentas tropicales y huracanes.

El análisis de la sobrevivencia se realizó mediante un modelo de tipo LOGIT (Healy 1988), el cual considera la proporción de sobrevivientes en relación al número inicial de individuos marcados. Este análisis mostró que hubo diferencias significativas tanto entre poblaciones como entre categorías. De igual forma, mostró que hubo diferencias en la proporción de sobrevivientes de una determinada categoría entre las distintas poblaciones (Cuadro 6).

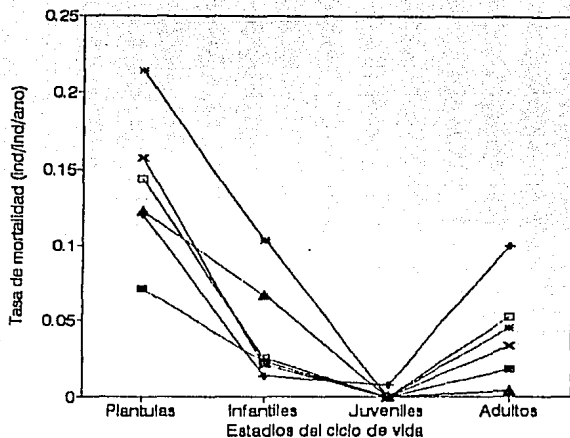


Figura 6. Tasas de mortalidad de cada uno de los estadios del ciclo de vida en las seis poblaciones estudiadas de *Pseudophoenix sargentii*. Los símbolos usados corresponden a las poblaciones de: ■ Sian Ka'an; + Ramonal; * Xel-Ha; □ Caleta; × El Cuyo; ▲ Coloradas.

Cuadro 6. Efecto de las diferentes fuentes de variación sobre la sobrevivencia de los individuos, mediante el ajuste de un moelo de tipo logit (Paquete estadístico GLIM; Healy 1988).

| Fuente | devianza | g.l. | r2 | significancia |
|-----------|----------|------|----------|---------------|
| Población | 193.8 | 5 | 0.455721 | p < 0.0001 |
| Categoría | 200.3 | 3 | 0.471006 | p < 0.0001 |
| Modelo | 394.1 | 8 | 0.926727 | p < 0.0001 |
| Residual | 31.13 | 15 | | |
| Total | 425.26 | 23 | | |

Crecimiento

Por lo que corresponde al paso de individuos de una categoría a la categoría inmediata superior, se obtuvo que el estadio juvenil es una fase de rápida transición, en comparación con los estadios de plántula e infantil (Figura 7). Esto parece ser producto de un incremento en la tasa de producción foliar conforme aumenta el tamaño de los individuos (Figura 8) y del incremento en altura que representa la producción de cada hoja. El análisis de varianza mostró que en todas las poblaciones el estadio adulto presenta una mayor tasa de producción foliar que el estadio juvenil y éste mayor que los estadios infantil y plántula ($p < 0.001$). Entre estos últimos estadios únicamente en las poblaciones Ramonal y El Cuyo hubo diferencias significativas (Cuadro 7).

A pesar de que en el estadio adulto se producen más hojas, cada hoja representa un incremento en altura muy pequeño, en comparación con los juveniles, lo que genera una curva sigmodidal

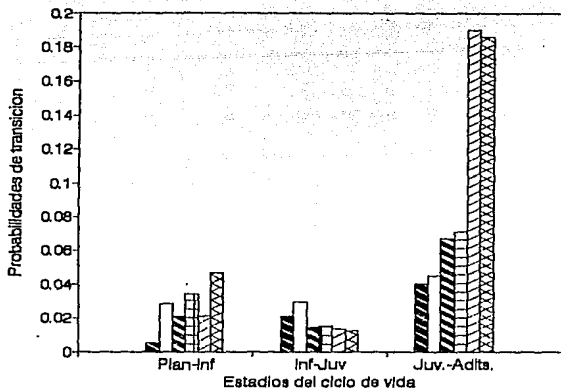


Figura 7. Probabilidades de transición de los individuos de cada uno de los estadios del ciclo de vida al estadio inmediato superior. Las columnas corresponden a las poblaciones de: Sian Ka'an; Ramonal; Xel-Ha; Caleta; El Cuyo; Coloradas.

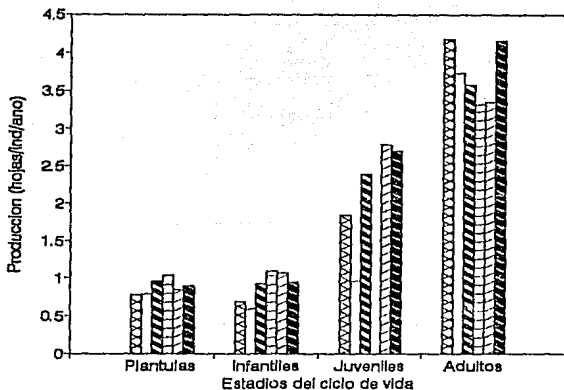


Figura 8. Tasa de producción foliar de los individuos de las distintos estadios del ciclo de vida, en las seis poblaciones de Pseudophoenix sargentii. Las columnas corresponden a las poblaciones de: Sian Ka'an; Ramonal; Xel-Ha; Caleta; El Cuyo; Coloradas.

de crecimiento en altura (Figura 9). La variación entre las curvas de crecimiento de las poblaciones parece estar determinada por las diferencias en la tasa de crecimiento vegetativo y en la altura que debe alcanzar un individuo para llegar al estado reproductivo.

Cuadro 7. Comparaciones pareadas mediante la prueba de Tukey, para comparar la producción foliar entre los distintos estadios del ciclo de vida en las seis poblaciones. Se presenta la diferencia entre los promedios de producción de cada estadio y su nivel de significancia (***) = 0.001). Las categorías corresponden a: plántula (1), infantil (2), juvenil (3) y adulto (4). Las casillas vacías se deben a que en la población Caleta no se encontró ningún individuo de la categoría 3 (juvenil).

| Comparación entre categorías | El Cuyo | Coloradas | Xel-Ha | Caleta | Sian Ka'an | Ramonal |
|------------------------------|---------------|------------------|-----------------|-----------------|------------------|----------------|
| 4 - 3 | 0.8242 *** | 1.5360 *** | 1.1958 *** | ----- | 2.3414 *** | 2.8133 *** |
| 4 - 2 | 2.9253 *** | 3.7468 *** | 2.6648 *** | 2.0513 *** | 3.4980 *** | 3.1478 *** |
| 4 - 1 | 3.1487 *** | 3.7175 *** | 2.6148 *** | 2.0633 *** | 3.4183 *** | 2.9939 *** |
| 3 - 2 | 2.1011 *** | 2.2108 *** | 1.4691 *** | ----- | 1.1566 *** | 0.3344 *** |
| 3 - 1 | 2.3245 *** | 2.1815 *** | 1.4191 *** | ----- | 1.0769 *** | 0.1806 *** |
| 2 - 1 | 0.2233 *** | -0.0294 N. S. | -0.050 N. S. | 0.0121 N. S. | -0.0797 N. S. | -0.1538 *** |

Ahora bien, al analizar el comportamiento de la producción foliar con relación al tamaño de los individuos (esto se hizo

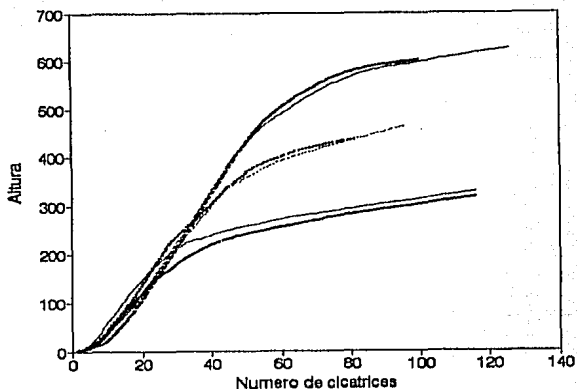


Figura 9. Curvas de crecimiento vegetativo determinadas a partir de las cicatrices presentes en el tallo de las palmas. Se presentan con fines comparativos dos individuos de cada una de las localidades de estudio. Las líneas sólidas corresponden a individuos de Sian Ka'an (), las líneas punteadas a los de Xel-Ha () y las líneas más gruesas a los individuos de Ría Lagartos ().

considerando sólo a los individuos que presentaban un claro desarrollo del tallo) se observó que la tasa se incrementa conforme aumenta la altura de los individuos hasta llegar a un máximo, a partir del cual la tasa se puede mantener constante o incluso declinar (Cuadro 8). El análisis de varianza para cada población indicó que hubo diferencias significativas entre las diferentes categorías de altura en cuanto a su producción foliar.

Cuadro 8. Comportamiento de la tasa de producción foliar de acuerdo al incremento en altura de los individuos de *Pseudophoenix sargentii*. Se presenta la tasa promedio de cada categoría para dos años de producción, el valor de F y su nivel significancia, de acuerdo con un análisis de varianza de una vía.

| CATEGORIA DE ALTURA | POBLACION | | | | | |
|---------------------------|-----------|-----------|--------|--------|---------|------------|
| | El Cuyo | Coloradas | Xel-Ha | Caleta | Ramonal | Sian Ka'an |
| 1 | 2.39 | 1.91 | 1.80 | 2.44 | 0.93 | 1.20 |
| 2 | 3.57 | 2.93 | 2.57 | 2.55 | 1.33 | 3.12 |
| 3 | 3.94 | 3.89 | 3.42 | ---- | ---- | 4.00 |
| 4 | 4.01 | 4.22 | 3.76 | 2.72 | ---- | 4.30 |
| 5 | 3.80 | 4.28 | 3.91 | 2.88 | 3.50 | 3.92 |
| 6 | ---- | ---- | 4.16 | 3.05 | ---- | 4.50 |
| F | 27.003 | 54.721 | 10.658 | 0.589 | 41.678 | 22.979 |
| Significancia | 0.0001 | 0.0001 | 0.0001 | N.S. | 0.0001 | 0.0001 |

Comportamiento reproductivo

El Cuadro 9 muestra los resultados del análisis de regresión del número de semillas producidas sobre la longitud, el diámetro y el volumen de las inflorescencias, para cada localidad. El coeficiente de determinación en todos los casos es muy bajo ($r <$

0.4). Entre éstos, los valores más altos se obtienen siempre entre el volumen y el número de semillas. Sin embargo, en todos estos casos la pendiente es muy cercana a cero, lo cual nos indica la relación entre ambas variables es muy débil. Ante la aparente inexistencia de una relación directa entre el tamaño de las infrutescencias y el número de frutos y semillas producidos, se decidió utilizar el promedio del número de semillas de cada muestra para estimar la fecundidad de todos los individuos adultos, tomando en consideración el número de infrutescencias que produce cada individuo durante la temporada de reproducción.

Cuadro 9. Valores promedio del número de semillas por infrutescencia (± 1 D.E.) y los coeficientes de determinación (r^2) de los análisis de regresión entre la longitud, el diámetro y el volumen de las infrutescencias y el número de semillas producidas. En todos los casos $n = 20$.

| | LOCALIDAD | | |
|--|-----------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| | Ría Lagartos | Xel-Ha | Sian Ka'an |
| Promedio del número de semillas por infrutescencia | 1255.1 ± 305.6 | 1359.3 ± 607.9 | 1390.7 ± 710.4 |
| Longitud vs Número de semillas | 0.146 $p > 0.05$ N.S. | 0.161 $p > 0.05$ N.S. | 0.183 $p > 0.05$ N.S. |
| Diámetro vs Número de semillas | 0.060 $p > 0.05$ N.S. | 0.183 $p > 0.05$ N.S. | 0.182 $p > 0.05$ N.S. |
| Volumen vs Número de semillas | 0.186 $p > 0.05$ N.S. | 0.266 $0.05 > p > 0.01$ * | 0.265 $0.05 > p > 0.01$ * |

Otro componente importante de la fecundidad de los adultos es el calendario reproductivo, ya que no todos los individuos en edad y con la capacidad de reproducirse lo hacen todos los años. Lamentablemente este aspecto ha sido poco considerado en la mayoría de los estudios poblacionales.

El Cuadro 10 muestra el comportamiento reproductivo de las distintas poblaciones de adultos de Pseudophoenix sargentii. Al igual que en algunos otros aspectos del comportamiento demográfico, se presentó una gran variación entre las distintas poblaciones. Además, se puede observar una gran variación en el comportamiento reproductivo de una misma población entre un año y otro. Por ejemplo, en 1989 el porcentaje de individuos reproductivos fue inferior al 40% y el número de infrutescencias producidas por cada adulto menor de 0.5, para 4 de las 6 poblaciones. En 1990, por lo contrario, el porcentaje de adultos que se reprodujeron fue superior al 70% y el número de inflorescencias producidas por cada adulto fue mayor de 1.0, en todas las poblaciones. Ahora bien, dentro de un mismo año también se presentan marcadas diferencias entre poblaciones. En 1989 más del 68% de los individuos adultos se reprodujo en las poblaciones de Xel-Ha y Caleta, produciendo 0.88 y 0.98 inflorescencias por adulto respectivamente. En Coloradas se reprodujo sólo el 20% del total de adultos, con un promedio de 0.25 inflorescencias por cada uno y en El Cuyo sólo el 3.3% de los adultos se reprodujo, produciendo en promedio 0.033 inflorescencias por adulto.

Cuadro 10. Comportamiento reproductivo de las poblaciones de *Pseudophoenix sargentii*, durante tres años de observaciones. Como éxito reproductivo se considera en este caso a la proporción de racimos florales que produjeron frutos exitosamente.

| | POBLACION | | | | | |
|--------------------|-----------|-----------|--------|--------|---------|------------|
| | El Cuyo | Coloradas | Xel-Ha | Caleta | Ramonal | Sian Ka'an |
| Año de 1988 | | | | | | |
| Num. de adultos | 98 | 98 | 72 | 65 | 3 | 28 |
| Reproductivos (%) | 0.673 | 0.816 | 0.8 | 0.923 | 0 | 0.928 |
| Inflor./adulto | 0.857 | 1.0 | 1.71 | 1.60 | 0 | 1.71 |
| Año de 1989 | | | | | | |
| Num. de adultos | 91 | 98 | 72 | 60 | 3 | 28 |
| Reproductivos (%) | 0.033 | 0.204 | 0.68 | 0.783 | 0.33 | 0.393 |
| Inflor./adulto | 0.033 | 0.255 | 0.888 | 0.983 | 0.33 | 0.536 |
| Infru./adulto | 0.022 | 0.204 | 0.625 | 0.683 | 0.33 | 0.50 |
| Exito reproductivo | 0.667 | 0.80 | 0.703 | 0.695 | 1.0 | 0.923 |
| Año de 1990 | | | | | | |
| Num. de adultos | 109 | 119 | 66 | 59 | 3 | 27 |
| Reproductivos (%) | 0.76 | 1.0 | 0.86 | 0.70 | 1.0 | 0.93 |
| Inflor./adulto | 1.01 | 1.91 | 1.51 | 1.07 | 1.67 | 1.41 |
| Infru./adulto | 0.899 | 1.74 | 1.39 | 1.03 | 1.67 | 1.25 |
| Exito reproductivo | 0.891 | 0.91 | 0.92 | 0.963 | 1.0 | 0.895 |

Remoción de semillas

En cuanto a la remoción de semillas del suelo, los resultados muestran que hubo grandes diferencias entre las localidades. La permanencia de las semillas expuestas a la acción de pequeños y grandes mamíferos varió grandemente. En aquellos sitios donde al parecer la fauna aún se conserva en buen estado, como es el caso de Sian Ka'an, la remoción de semillas parece ser una importante causa de mortalidad. Ahí la remoción de semillas fue casi inmediata, incluyendo a las semillas de los tratamientos en que se pretendía excluir a los vertebrados (tratamientos c y d). Por esta razón, los resultados que se presentan para cada localidad sólo muestran los tratamientos "a" (semillas expuestas a la acción de cualquier

agente depredador) y "b" (semillas expuestas a pequeños vertebrados), excluyendo a los tratamientos "c" (Semillas expuestas a insectos y protegidas de todo vertebrado) y "d" (semillas protegidas de todo agente depredador). En otras localidades, como en la población de El Cuyo, las semillas permanecieron intactas por largos periodos de tiempo (Figura 10). La acción de hongos e insectos también puede ser un factor importante en la pérdida de semillas. En los tratamientos donde se impidió la remoción de las semillas por parte de los vertebrados (en Xel-Ha y El Cuyo), una gran proporción de semillas fue depredada in situ por los insectos (en particular de la familia Curculionidae) y/o afectada por hongos y algunos patógenos que provocan su pudrición.

Mediante un análisis de tipo log-lineal se confirma la idea de que existen fuertes diferencias entre las localidades (Cuadro 11). Aún cuando las diferencias entre tratamientos no son tan marcadas, la prueba nos indica que sí son significativas. Por su parte, el tiempo de exposición a los diferentes agentes también tuvo un fuerte efecto en la pérdida de las semillas.

Cuadro 11. Efecto de las diferentes fuentes de variación sobre la permanencia de las semillas en el suelo. El análisis se realizó mediante el ajuste de un modelo de tipo log-lineal (Healy 1988).

| Fuente | devianza | g.l. | r2 | significancia |
|-------------|----------|------|----------|---------------|
| Población | 2242 | 2 | 0.342029 | p < 0.0001 |
| Tratamiento | 36 | 1 | 0.005492 | p < 0.0001 |
| Tiempo | 1320 | 3 | 0.201373 | p < 0.0001 |
| Modelo | 3598 | 6 | 0.548894 | p < 0.0001 |
| Residual | 2957 | 17 | | |
| Total | 6555 | 23 | | |

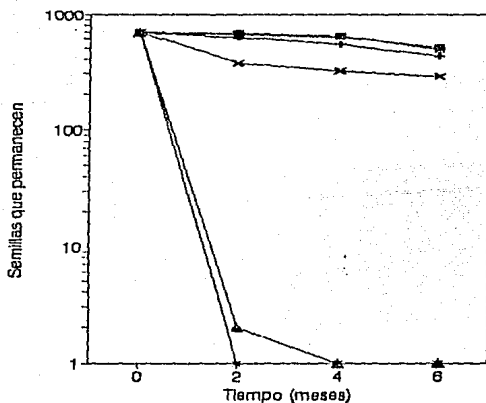


Figura 10. Remoción de semillas del suelo, con exclusiones selectivas de agentes depredadores. Los símbolos empleados corresponden a los tratamientos de: (—■—) El Cuyo, semillas expuestas a todos los agentes depredadores incluyendo grandes vertebrados; (—□—) El Cuyo, semillas expuestas solo a pequeños vertebrados e insectos excluyendo a los de grandes vertebrados; (—+—) Xel-Ha, semillas expuestas a la actividad de todos los agentes; (—x—) Xel-Ha, expuestas solamente a insectos y pequeños vertebrados; (—*—) Sian Ka'an, expuestas a la acción de todos los depredadores; y (—▲—) Sian Ka'an, semillas expuestas únicamente a la acción de pequeños vertebrados e insectos.

DISCUSION

Las estructuras poblacionales descritas para las diferentes poblaciones de Pseudophoenix sargentii muestran grandes diferencias en cuanto a la proporción de individuos de las distintas categorías que constituyen su ciclo de vida. Esto demuestra que una misma especie puede presentar una gran variedad de estructuras poblacionales, en función de las condiciones físicas y bióticas particulares de los sitios donde se desarrollen.

Algunos autores (e.g. Hartshorn 1980) han caracterizado a las especies arbóreas de una comunidad con base en la estructura de tamaños de las poblaciones, clasificándolas como tolerantes o intolerantes a la sombra, suponiendo que las especies intolerantes presentan distribuciones seniles, en tanto que las especies tolerantes presentan distribuciones jóvenes. Otros autores, como Knight (1975) en la Isla de Barro Colorado en Panamá, han analizado la estructura de las poblaciones de árboles incluyendo información de diversos sitios y contruyendo con esta información una estructura poblacional que caracteriza a cada especie. Sin embargo, al igual que lo que ocurre con las poblaciones de Pseudophoenix sargentii en la Península de Yucatán, Hubbell y Foster (1987) han encontrado que existe una enorme variación espacial en la estructura de las poblaciones de árboles de la Isla Barro Colorado, de una hectárea a otra, de manera que es posible encontrar ejemplos de distribuciones tan diversas entre las poblaciones locales de una misma especie, como las que se encontrarían entre especies con historias de vida muy diferentes.

Para especies con otras formas de vida también se ha reportado la existencia de una gran variación tanto espacial como temporal en la estructura de las poblaciones. Por ejemplo, Moloney (1988) muestra que existe una gran variación en la estructura de las poblaciones de la gramínea Danthonia sericea. Estos resultados nos sugieren que no es posible caracterizar a una especie únicamente en función de la estructura de la población de un sitio determinado, y que no es adecuado mezclar información de sitios diversos y distantes, ya que es posible esperar una gran variación tanto espacial como temporal en sus poblaciones.

Para el caso de Pseudophoenix sargentii es necesario considerar además la ocurrencia de eventos naturales como huracanes y tormentas tropicales, ya que, ésta como muchas otras especies, está expuesta en gran parte de su distribución natural a la acción recurrente de estos fenómenos, los cuales pueden modificar súbitamente la estructura de sus poblaciones.

Los patrones de mortalidad encontrados en todas las poblaciones parecen ajustarse al mismo modelo. A pesar de las diferencias en los valores absolutos, todas presentan curvas en forma de U. Esto indica que: a) existe una gran pérdida de individuos en las primeras fases del ciclo de vida; b) la tasa de mortalidad disminuye conforme crecen los individuos hasta llegar a un momento donde la sobrevivencia alcanza su máximo; y c) se presenta un nuevo incremento en la mortalidad durante las fases más tardías del ciclo de vida, sugiriendo la posible presencia de un periodo de senectud. Estos resultados concuerdan con lo expresado

por Harcombe (1987), quien menciona que la curva de mortalidad para los árboles de larga vida probablemente sea en forma de U. También Goff y West (1975) sostienen que las poblaciones de individuos del sotobosque experimentan altas tasas de mortalidad, los individuos de tamaño mediano presentan tasas de mortalidad más bajas y los árboles grandes vuelven a experimentar una alta mortalidad debido a que disminuye su velocidad de crecimiento conforme se aproximan a su edad máxima. Con ello, estos autores sostienen que los adultos se vuelven más vulnerables a las enfermedades, los vientos y a otros factores de mortalidad.

La tasa de producción foliar también presentó algunas diferencias entre poblaciones y entre los estadios del ciclo de vida. Se presenta, sin embargo, un patrón claramente definido donde ésta se incrementa conforme los individuos transitan de un estadio del ciclo de vida al estadio inmediato superior. En todas las poblaciones los adultos tienen una mayor producción foliar que el resto de las categorías.

Al analizar la producción foliar en relación a la altura de los individuos, considerando únicamente a los juveniles y adultos de las diversas poblaciones, se observa que el patrón de producción puede ser variable. En algunos casos se mantiene la tendencia al incremento de la producción conforme aumenta el tamaño de los individuos; sin embargo, en algunas poblaciones la producción se incrementa hasta alcanzar un máximo y en otras incluso declina con los individuos más grandes. Este último fenómeno sugiere nuevamente la probable existencia de un periodo de senectud en algunas

poblaciones.

Al parecer, la pérdida de frutos maduros en la planta no fue muy importante (observación personal), en tanto que la remoción de semillas del suelo varió enormemente entre las poblaciones estudiadas. A juzgar por los resultados encontrados, el estado de conservación de la fauna asociada a estas comunidades es muy heterogéneo y por consecuencia su impacto sobre fenómenos como la depredación de semillas se manifiesta en forma muy distinta. Los experimentos de remoción de semillas muestran que aquellas poblaciones que están más distantes y por tanto han sufrido en menor grado la perturbación humana tienen una mayor fauna de depredadores de semillas. En la localidad de Sian Ka'an la remoción de las semillas fue casi inmediata. Asimismo, las dos poblaciones de esta localidad, Sian Ka'an y Ramonal, fueron las únicas donde se detectaron plántulas e individuos infantiles dañados por los herbívoros. En las otras dos localidades, gran parte de las semillas permanecieron intactas por más de un año, lo cual sugiere que la fauna de estos sitios está muy disminuida numéricamente. Estos resultados no son de extrañar ya que en la franja costera de Ría Lagartos se encuentran establecidos desde hace mucho tiempo varias poblaciones humanas, en tanto que Xel-Ha, en los últimos años se ha convertido en un Parque Nacional con gran afluencia turística. Indudablemente estas actividades han podido provocar una drástica disminución de la fauna.

La estructura poblacional de P. sargentii en los diversos sitios de estudio parece estar acorde con los patrones de

mortalidad y crecimiento que se detectaron en cada uno. La alta mortalidad de plántulas e infantiles en Xel-ha podría explicar la total o casi total ausencia de individuos juveniles. Aquí, la pronunciada sequía del verano de 1989, aunada a la baja retención de humedad en un suelo sumamente somero y rocoso, provocó la muerte de gran número de plántulas. En una región como la Península de Yucatán con suelos delgados de muy poca retención de humedad y con un clima tan impredecible, con frecuentes periodos de sequía, es factible esperar una alta mortalidad de individuos en proceso de establecimiento. Por otra parte, la población de Ramonal, la cual está constituida por un reducido número de individuos adultos, presentó una enorme pérdida de semillas del suelo como producto de la depredación. La conjunción de ambos fenómenos nos explica porqué el limitado número de reclutas. A pesar de las dificultades para establecerse, los individuos que lo logran tienen altas probabilidades de sobrevivencia.

La información obtenida hasta ahora no permite explorar si existen fenómenos de denso-dependencia en estos patrones. Sin embargo, en poblaciones como Ramonal, donde el número de plántulas es mucho menor a las demás poblaciones, se presenta una menor mortalidad de las mismas. Es importante considerar que estos patrones varían con el tiempo y que procesos como la producción de semillas y el reclutamiento de nuevos individuos, puede fluctuar fuertemente de un año a otro.

Los resultados expuestos manifiestan la existencia de grandes diferencias en la estructura de las poblaciones entre sitios. Los

patrones de comportamiento demográfico como la mortalidad, el crecimiento y la fecundidad nos ayudan a explicar las estructuras presentes; sin embargo, es necesario considerar además la variación espacio-temporal de estos patrones. Es necesario explorar el efecto de factores como el suelo, el clima, la luz y la exposición al viento marino sobre los patrones de crecimiento y mortalidad de las poblaciones. Asimismo, es necesario determinar como afectan estos factores el reclutamiento de nuevos individuos a la población.

Por otra parte, el estado de conservación de las diferentes comunidades puede tener gran influencia en la acción de los distintos factores que determinan los patrones encontrados. El grado de conservación de la fauna asociada a estas comunidades tiene una fuerte influencia en fenómenos como el éxito en la polinización, la depredación de semillas y la herbivoría.

A pesar de haber seleccionado las localidades de estudio por su relativo estado de conservación, éstas han sufrido en diferente grado el impacto de las actividades humanas, por lo que la situación de conservación de cada una de ellas es muy distinta. En Cancún, la población de Pseudophoenix sargentii prácticamente ha desaparecido, debido al desarrollo turístico. En Xel-Ha existen muchas zonas donde se han extraído gran cantidad de individuos juveniles y adultos con el objeto de comercializarlos en las ciudades. Lo mismo ocurre en Ría Lagartos donde, además, gran parte de la duna costera ha sido perturbada por las actividades de una industria salinera. En Sian Ka'an la población de P. sargentii ha permanecido prácticamente intacta.

CAPITULO III

**DINAMICA POBLACIONAL Y ESTRATEGIAS
DE HISTORIA DE VIDA**

INTRODUCCION

El uso de los modelos matriciales en el campo de la ecología es relativamente reciente, ya que éstos se empiezan a adoptar a partir de los años 70's (Caswell 1989). No obstante, éstos han tenido ya una importante contribución en el estudio de la dinámica y la estructura de las poblaciones tanto de animales como de plantas. A la fecha se han desarrollado numerosos trabajos demográficos en plantas que hacen uso de esta poderosa herramienta matemática (Hartshorn 1972; Enright & Ogden 1979; Bullock 1980; Law 1983; Mack & Pyke 1983; Piñero et al. 1984; van Groenendael 1985; Peters 1986; Oyama 1987; Moloney 1988; Enright & Watson 1992). Desafortunadamente una suposición general de muchos de estos análisis es que los parámetros demográficos considerados en el modelo (sobrevivencia, crecimiento y fecundidad) son invariables en el tiempo y en el espacio (Moloney 1988), por lo que se desconoce el nivel de variación que puede existir entre poblaciones por efecto de variaciones en el ambiente tanto a una escala espacial como temporal. Por otra parte, tampoco se ha puesto mucho énfasis en estimar el error debido a los problemas de muestreo por lo que en raras ocasiones se han asignado límites de confianza a la estimación de la tasa finita de incremento (λ) de las poblaciones (Alvarez-Buylla & Slatkin 1991).

Hace casi una década, Sarukhán et al. (1984) plantearon la necesidad de investigar la variabilidad en el comportamiento de los individuos en un contexto poblacional, los factores que la determinan y la forma como estos factores impactan la estructura de

la población. Esto se debe al reconocimiento de que la estructura demográfica de una especie puede variar tanto en el espacio como en el tiempo (Jain & Bradshaw 1966; Sarukhán & Harper 1973; Louda 1982a; Moloney 1988) como producto de las condiciones particulares de los sitios donde se desarrollen (Silvertown 1982).

Una posible consecuencia de que individuos de una misma especie se desarrollen bajo diferentes condiciones climáticas y edáficas es que varíen sus tasas de crecimiento vegetativo y, por tanto, difieran en el tiempo requerido para alcanzar el estado reproductivo. Este hecho pueden tener importantes repercusiones en la estructura y en la tasa de crecimiento de la población. En un contexto poblacional, esto conduciría a que poblaciones que crecen en ambientes contrastantes presenten diferencias en su estrategia de historia de vida, ya que se modificarían los montos de energía y recursos destinados a los distintos procesos biológicos como son el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción.

Un aspecto ampliamente reconocido es el papel que puede jugar la luz en el crecimiento y la reproducción de las plantas. En particular, Hartshorn (1972) ha sugerido la existencia de una fuerte relación entre el tiempo necesario para que una planta alcance su estado reproductivo y las condiciones lumínicas particulares en que se encuentre.

En la Península de Yucatán, Pseudophoenix sargentii crece en comunidades que difieren grandemente en la altura de la vegetación y por tanto en las condiciones lumínicas a nivel del sotobosque (ver Capítulo V). Cabría esperar que como resultado de estas

diferencias ambientales las distintas poblaciones de P. sargentii manifiesten diferencias en sus tiempos generacionales y por tanto en su estructura y en la dinámica de cada una de las poblaciones.

En el presente capítulo se analiza la variación de la tasa finita de incremento poblacional (λ) de P. sargentii cuando se modifican las características del ciclo de vida (sobrevivencia, germinación, crecimiento y fecundidad), considerando para ello el comportamiento demográfico de seis poblaciones. Asimismo, se explora cuáles pueden ser las implicaciones ecológicas y evolutivas de esta variación.

METODOS

Un aspecto importante para entender de la dinámica de las poblaciones es el tiempo de duración de cada uno de los estadios que constituyen el ciclo de vida de la especie. La edad a la cual los individuos juveniles alcanzan su primera reproducción y la longevidad total que pueden alcanzar están determinadas en gran medida por la velocidad de crecimiento de los individuos en sus primeras fases de desarrollo. Para estimar el tiempo de duración de los estadios del ciclo de vida considerados en este estudio (semillas (1), plántulas (2), infantiles (3), juveniles (4) y adultos (5)) para cada población, se utilizaron los valores de producción foliar y de crecimiento vegetativo de cada uno (con excepción de las semillas). Para las plántulas se estimó el incremento anual que en promedio experimenta cada individuo de esta

categoría. Considerando el tamaño promedio que debe alcanzar una plántula para empezar a desarrollar hojas pinnadas, se determinó el tiempo que tarda un individuo desde el momento de la germinación hasta alcanzar el estadio infantil. Para la categoría infantil se procedió de la misma manera, sólo que en este caso se determinó el tiempo desde el momento que el individuo produce hojas compuestas hasta el momento en que empieza a desarrollar un tronco bien definido. Para los juveniles y adultos se estimó la tasa anual de producción foliar en individuos de diferentes alturas. A través del conteo de cicatrices del tronco para diferentes niveles de altura y de la tasa de producción foliar se determinó el tiempo de duración del estadio juvenil, considerando la altura que requiere un individuo para alcanzar su estado reproductivo. En los adultos se consideró la altura a la cual ocurre la primera reproducción y el tamaño máximo que alcanzan los individuos en cada localidad. Con la tasa de producción foliar y el número de cicatrices en el intervalo de altura mencionado se puede determinar el tiempo de duración de este estadio.

Para analizar del comportamiento demográfico de Pseudophoenix sargentii, se construyó una matriz de transición del tipo de Lefkovitch (1965) para cada una de las poblaciones, basada en los cinco estadios del ciclo de vida definidos en este estudio (ver Apéndice I). Esta matriz sintetiza las probabilidades de sobrevivencia, de crecimiento y de fecundidad de los individuos pertenecientes a los distintos estadios de desarrollo (Figura 11). Sobre la diagonal principal de la matriz se presenta la

probabilidad que tienen los individuos de una determinada categoría de permanecer en ella de un tiempo t a un tiempo $t+1$, donde la unidad representa el tiempo de iteración de la matriz, en este caso de un año. La permanencia de los individuos en la misma categoría es proporcional al tiempo de duración de dicha categoría e inversamente proporcional a la tasa de crecimiento de los individuos.

Figura 11. Matriz de transición del tipo de Lefkovitch. Las únicas celdas diferentes de 0 se representan con letras (a_{ij}), y significan la contribución promedio que tiene cada individuo del estadio "j" al estadio "i".

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix}
 a_{11} & 0 & 0 & 0 & a_{15} \\
 a_{21} & a_{22} & 0 & 0 & 0 \\
 0 & a_{32} & a_{33} & 0 & 0 \\
 0 & 0 & a_{43} & a_{44} & 0 \\
 0 & 0 & 0 & a_{54} & a_{55}
 \end{bmatrix}$$

La subdiagonal contiene las probabilidades de transición de cada uno de los estadios al estadio inmediato superior. La transición de semilla a plántula se determinó considerando tanto la

sobrevivencia de las semillas (la cual depende en gran medida de la intensidad de la depredación), como su probabilidad de germinación. La transición de los demás estadios al siguiente depende de la sobrevivencia y de la velocidad de crecimiento de los individuos (lo cual depende, a su vez, de la tasa de producción foliar y de la longitud de sus entrenudos). Por último, el primer renglón contiene las contribuciones de cada uno de los estadios a la categoría de semillas, por lo que representa a las fecundidades. En este caso sólo el estadio de adulto contribuye a la producción de semillas. Sin embargo, en otros casos la categoría de adultos puede ser subdividida en varias clases de altura y/o edad.

Si multiplicamos la matriz de transición por el vector que contiene las abundancias de cada uno de los estadios del ciclo de vida al tiempo t ($n_t = [n_1, n_2, \dots, n_5]$) obtendremos las abundancias de estos mismos estadios al siguiente tiempo.

$$n_{t+1} = A n_t$$

Una propiedad de estas matrices es que si se multiplican reiteradamente por cada uno de los vectores resultantes, el sistema tiende a producir una estructura estable de abundancias relativas. Es decir, que cada estadio contendría la misma proporción de individuos a lo largo del tiempo, independientemente de su abundancia absoluta. Cuando esto ocurre, la población cambia numéricamente en el tiempo a una tasa constante, la cual se define

sobrevivencia de las semillas (la cual depende en gran medida de la intensidad de la depredación), como su probabilidad de germinación. La transición de los demás estadios al siguiente depende de la sobrevivencia y de la velocidad de crecimiento de los individuos (lo cual depende, a su vez, de la tasa de producción foliar y de la longitud de sus entrenudos). Por último, el primer renglón contiene las contribuciones de cada uno de los estadios a la categoría de semillas, por lo que representa a las fecundidades. En este caso sólo el estadio de adulto contribuye a la producción de semillas. Sin embargo, en otros casos la categoría de adultos puede ser subdividida en varias clases de altura y/o edad.

Si multiplicamos la matriz de transición por el vector que contiene las abundancias de cada uno de los estadios del ciclo de vida al tiempo t ($n_t = [n_1, n_2, \dots, n_5]$) obtendremos las abundancias de estos mismos estadios al siguiente tiempo.

$$n_{t+1} = A n_t$$

Una propiedad de estas matrices es que si se multiplican reiteradamente por cada uno de los vectores resultantes, el sistema tiende a producir una estructura estable de abundancias relativas. Es decir, que cada estadio contendría la misma proporción de individuos a lo largo del tiempo, independientemente de su abundancia absoluta. Cuando esto ocurre, la población cambia numéricamente en el tiempo a una tasa constante, la cual se define

como la tasa finita de incremento poblacional (λ), de manera que el tamaño de la población al tiempo $t+1$ es igual al tamaño inicial multiplicado por la tasa finita de incremento ($n_{t+1} = \lambda n_t$). Esto permite conocer si la población está creciendo ($\lambda > 1$), disminuyendo en tamaño ($\lambda < 1$) o bien, si se encuentra en equilibrio ($\lambda = 1$). También nos indica cuál sería la estructura estable de la población si consideramos que la matriz de transición es representativa del comportamiento poblacional a lo largo de muchos años. Por último, permite conocer qué tan lejos de dicho equilibrio se encuentra la población estudiada.

Una limitación del modelo es que al suponer que los coeficientes de la matriz son constantes, no se tiene información acerca de la variación de la tasa de crecimiento poblacional como producto de los cambios que pueden experimentar los distintos coeficientes. Una forma de aminorar este problema es, al menos, estimar el error de la tasa de crecimiento debido a los posibles errores de muestreo. Para ello se utilizó el método analítico desarrollado por Alvarez-Buylla y Slatkin (1991) y la prueba de Montecarlo propuesta por estos mismos autores (Alvarez-Buylla y Slatkin en prensa). Para mayor detalle en cuanto al análisis matricial, sus bondades y sus limitaciones ver Caswell (1989).

Para la construcción de las matrices de las distintas poblaciones se utilizaron los datos recabados a lo largo de dos años de muestreo, desde octubre de 1988 hasta diciembre de 1990. Como se mencionó en los capítulos anteriores, el trabajo se desarrolló en tres localidades con distintos tipos de vegetación:

matorral de dunas costeras, selva baja subcaducifolia y selva mediana-baja subperennifolia. En cada localidad se seleccionaron dos poblaciones separadas espacialmente, donde se establecieron diversas parcelas de muestreo (ver Capítulo I). Cada tres meses se llevó a cabo el censo de las poblaciones a fin de estimar el crecimiento de los individuos, su producción foliar, su sobrevivencia y su fecundidad.

Las probabilidades de sobrevivencia y de transición de los individuos de cada categoría se determinaron de forma directa a partir de las mediciones periódicas. A partir del número inicial (n_0) de individuos marcados y del número de éstos que sobrevivió a los dos años (n_s) se determinó la proporción de sobrevivientes ($p_s = n_s / n_0$); este cociente se dividió entre el número de años para determinar la sobrevivencia anual ($S = p_s / \text{años}$). Para determinar las probabilidades de transición se cuantificó el número de individuos (n_t) de la categoría c_i que transitaron a la categoría inmediata superior durante los dos años de observaciones, y este número se dividió entre el número inicial (n_0) de dicha categoría, lo que nos da la proporción de individuos (p_t) que transitaron durante el estudio ($p_t = n_t / n_0$). A su vez, este valor se divide entre el número de años para determinar la probabilidad de transición anual ($T = p_t / \text{años}$). La probabilidad de permanencia (P) en cada categoría es igual a la probabilidad de sobrevivencia de los individuos de cada categoría menos su probabilidad de transición ($P = S - T$).

La fecundidad de un individuo adulto de *P. sargentii* está determinada por la cantidad de semillas que puede producir en cada infrutescencia y por el número de infrutescencias que el individuo puede desarrollar durante una estación reproductiva. La estimación de la contribución promedio anual que tiene cada individuo adulto a la fase de semilla se determinó de la siguiente manera. Primero se determinó el número promedio de infrutescencias por cada individuo adulto ($I_{med} = I_{tot} / n_{adultos}$), donde I_{tot} corresponde al total de infrutescencias producidas por la población en el periodo de un año y $n_{adultos}$ es el total de individuos adultos de la población. Segundo, el número promedio de semillas por infrutescencias se determinó contabilizando el total de semillas producidas en 20 infrutescencias, en cada población, y dividiendo entre el número de infrutescencias ($S_{med} = S_{tot} / n_{infrut}$). El producto de ambos factores nos determina la contribución promedio de cada individuo adulto a la fase de semillas ($F = I_{med} * S_{med}$).

Con el fin de comparar el modelo descrito con un modelo más detallado, se elaboró la matriz de transición con base en la estructura de tamaños para cada población (ver Apéndice II). En este caso se consideró de forma separada el comportamiento de la población durante cada año (88-89 y 89-90), con el fin de obtener información acerca de la variación temporal. Cada población se subdividió en categorías de altura, de manera que a los estadios infantil, juvenil y adulto corresponden varias clases de tamaño. En la categoría más pequeña (de 0 a 50 cm) se incluyen todas las plántulas y además los individuos infantiles más pequeños.

Las probabilidades de permanencia y/o de transición de plántulas e infantiles se calcularon de forma directa, por medio de los datos de altura de los individuos y su incremento durante cada año. En el caso de las categorías que incluyen individuos juveniles y adultos, las probabilidades de transición se determinaron con base en la tasa de producción foliar y el número de cicatrices foliares presentes en el tallo. Es importante considerar que el tamaño de los entrenudos disminuye conforme aumenta la altura de los individuos.

En cuanto a las estimaciones de fecundidad, se determinó el número de infrutescencias por individuo adulto para cada una de las categorías de tamaño y se multiplicó por el número promedio de semillas producidas por cada infrutescencia.

Finalmente, para determinar cuáles estadios del ciclo de vida tienen un mayor impacto sobre la tasa de crecimiento de cada población se realizó un análisis de elasticidad de las matrices (de Kroon et al. 1986). Este análisis consiste en determinar el efecto relativo que tiene un cambio proporcional en cualquiera de los elementos de la matriz sobre la tasa de crecimiento poblacional. Como resultado se obtiene una matriz con los valores de elasticidad de cada uno de los elementos de la matriz original. En este estudio, los valores de elasticidad se sumaron por columnas para mostrar de forma global la participación relativa de cada uno de los estadios del ciclo de vida en la tasa de crecimiento poblacional.

RESULTADOS

Estimaciones de edad

En el Cuadro 12 se muestra la duración de los diferentes estadios del ciclo de vida para las distintas poblaciones. Los estadios de plántula e infantil mostraron poca variación entre las poblaciones, en tanto que en los estadios juvenil y adulto se presentó una variación mucho mayor. Sin embargo, las diferencias en la duración del estadio adulto pueden ser debidas al tipo de muestra, ya que para ello sólo se consideró a los individuos adultos que se encontraron dentro del conjunto de parcelas estudiadas. Es factible que fuera de las parcelas de estudio se encuentren algunos individuos más altos, lo cual seguramente nos produciría resultados diferentes.

Cuadro 12. Tiempo promedio de duración (años) de los estadios del ciclo de vida de *Pseudophoenix sargentii*, edad en alcanzar la primera reproducción y longevidad máxima estimada, para las seis poblaciones estudiadas.

| ESTADIOS | POBLACION | | | | | |
|----------------------------|-----------|-----------|--------|--------|---------|------------|
| | El Cuyo | Coloradas | Xel-Ha | Caleta | Ramonal | Sian Ka'an |
| Plántula | 8.92 | 9.52 | 8.17 | 8.21 | 9.39 | 13.60 |
| Infantil | 20.87 | 20.80 | 23.40 | 27.58 | 25.41 | 25.05 |
| Juvenil | 9.80 | 17.23 | 31.47 | 27.30 | 47.53 | 47.85 |
| Adulto | 68.97 | 39.98 | 75.00 | 80.76 | 59.80 | 83.60 |
| Edad a la 1a. reproducción | 39.59 | 47.55 | 63.04 | 63.09 | 82.33 | 86.50 |
| Longevidad máxima | 108.56 | 87.53 | 138.04 | 143.85 | 142.13 | 170.10 |

En términos generales se observa que en las poblaciones de El Cuyo y Coloradas, las cuales corresponden al matorral de dunas costeras, se alcanza en menos tiempo el estado reproductivo, en tanto que en las poblaciones de Ramonal y Sian Ka'an, que corresponden a la selva mediana, es donde los individuos tardan el mayor tiempo. Se encontró una relación altamente significativa entre la altura promedio a la cual los individuos de las distintas poblaciones alcanzan el estado reproductivo y la edad promedio de los mismos ($r^2 = 0.934$, 4 g.l. $p < 0.01$). De igual forma, la longevidad máxima sigue esta tendencia, es menor en las dunas y mayor en la selva mediana. Por otra parte, los estadios de plántula e infantil parecen comportarse de forma similar en todas las poblaciones, lo cual sugiere que están menos influenciados en su duración por el tipo de ambiente donde se desarrollan.

La variabilidad en el tiempo de duración del estadio juvenil parece tener una gran influencia en el tiempo que tardan los individuos en alcanzar el estado reproductivo. La regresión entre la duración de este estadio para cada población y la edad de los individuos a la primera reproducción lo confirma ($r^2 = 0.988$ y g.l.=4). Mediante comparaciones de varianza (pruebas de F) entre la duración de los diferentes estadios se confirma nuevamente este resultado, ya que no existen diferencias entre la variación de los estadios de plántula e infantil, en tanto que ambos difieren significativamente del estadio juvenil. Asimismo, se obtiene que no hay diferencias entre la variación del estadio juvenil y la de la edad en alcanzar la primera reproducción (Cuadro 13).

Cuadro 13. Cocientes de varianza (valores de F) entre la duración de los distintos estadios del ciclo de vida y la edad en alcanzar la primera reproducción. Bajo la diagonal se presentan los valores de significancia.

| ESTADIOS | Plántula | Infantil | Juvenil | Edad a la 1a. rep. |
|--------------------|-------------------|-------------------|------------------|--------------------|
| Plántula | ----- | 1.7659 | 58.8918 | 83.4777 |
| Infantil | p > 0.05 N.S. | ----- | 33.3478 | 47.2697 |
| Juvenil | p < 0.0005 *** | p < 0.001 *** | ----- | 1.4174 |
| Edad a la 1a. rep. | p < 0.0005 *** | p < 0.0005 *** | p > 0.05 N.S. | ----- |

Matrices de transición

La simulación matricial del comportamiento numérico de las poblaciones, a partir de los diferentes estadios del ciclo de vida para dos años de estudio, reveló que la tasa de crecimiento de todas las poblaciones de *Pseudophoenix sargentii* fue superior a la unidad ($\lambda > 1$), lo cual indica que si los coeficientes de la matriz se mantuvieran constantes, el tamaño de todas las poblaciones crecería (Cuadro 14).

El análisis de regresión lineal entre la edad en alcanzar el estadio reproductivo y la tasa de crecimiento de las poblaciones muestra una relación inversa entre ambas variables ($r^2 = 0.747$, g.l.=4 $p < 0.05$). Es decir, que en aquellas poblaciones donde los individuos tardan menos tiempo en alcanzar el estadio adulto se manifiesta una mayor tasa de crecimiento de las poblaciones.

Cuadro 14. Tasa de crecimiento de las poblaciones (λ), edad y altura promedio de los individuos al alcanzar el estado reproductivo.

| Población | Tasa de crecimiento (λ) | Edad a la 1a. reproducción (años) | Altura promedio (m) |
|------------|--------------------------------------|--------------------------------------|------------------------|
| Sian Ka'an | 1.00796 | 76.89 | 6.50 |
| Ramonal | 1.00092 | 77.90 | 6.50 |
| Xel-Ha | 1.08387 | 61.41 | 6.06 |
| Caleta | 1.14768 | 55.36 | 5.25 |
| El Cuyo | 1.12043 | 34.65 | 2.75 |
| Coloradas | 1.19951 | 39.83 | 3.37 |

El análisis de las matrices de transición basadas en la estructura de tamaños de las poblaciones manifestó un comportamiento similar al encontrado en las matrices por estadios del ciclo de vida (Cuadro 15). Los datos sugieren que no existen grandes diferencias entre los resultados obtenidos a partir de ambos métodos. No obstante, se aprecia que la tasa de crecimiento de una misma población puede variar de un año a otro. Cabe destacar que aun cuando la fecundidad de los adultos varió fuertemente entre años, ésto no tiene gran influencia en la tasa de crecimiento de las poblaciones.

Cuadro 15. Tasa de crecimiento de las seis poblaciones de Pseudophoenix sargentii de acuerdo con las estructuras poblacionales desarrolladas a partir de las diferentes categorías de altura. Se presenta el valor de lambda, para cada uno de los dos años de estudio.

| Población | λ 1989 | λ 1990 |
|------------|-------------------|-------------------|
| Sian ka'an | 1.02636 | 1.03465 |
| Ramonal | 1.03317 | 0.99714 |
| Xel-Ha | 1.06439 | 1.07547 |
| Caleta | 1.11458 | 1.14265 |
| El Cuyo | 1.16136 | 1.17577 |
| Coloradas | 1.05281 | 1.22198 |

Análisis de elasticidad

La Figura 12 muestra los resultados de las matrices de elasticidad de las diferentes poblaciones, de acuerdo con los estadios del ciclo de vida. Se presenta globalmente la participación relativa de cada estadio en la determinación de la tasa de crecimiento poblacional. Es decir, se considera tanto el valor de elasticidad del crecimiento como de la sobrevivencia para cada estadio, y para el caso de los adultos también el valor de elasticidad de su fecundidad. En términos generales se observa que existe una mayor sensibilidad de la tasa de crecimiento de la población a los cambios que experimentan los estadios más avanzados del ciclo de vida. Sin embargo, se presentan dos patrones distintos: en el primero, el valor de elasticidad de los estadios es mayor conforme aumenta la edad de los mismos (Figura 12a); en el

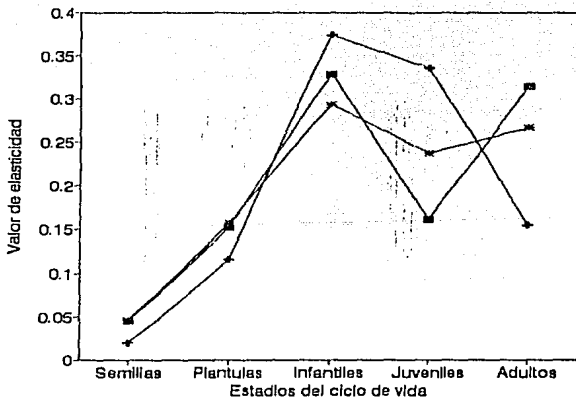
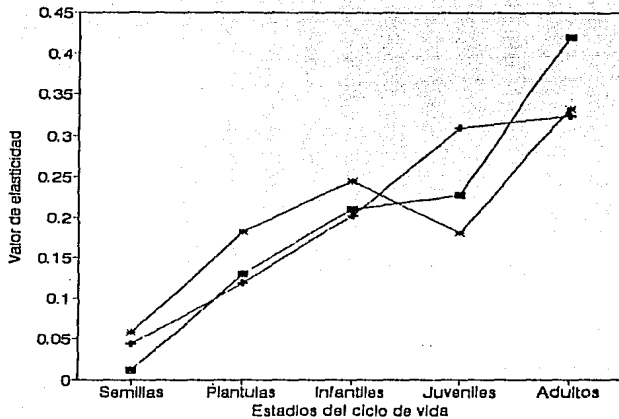


Figura 12. Elasticidad de los diferentes estadios del ciclo de vida, para las seis poblaciones estudiadas. La gráfica superior presenta las poblaciones que muestran una tendencia ascendente de la elasticidad conforme se avanza de un estadio al estadio inmediato superior, las cuales corresponden a Sian Ka'an ■ ; Xel-Ha + ; y Coloradas * . La gráfica inferior presenta las poblaciones donde el estadio infantil manifiesta la mayor sensibilidad. Estas corresponden a las poblaciones de: El Cuyo ■ ; Ramonal + ; y Caleta * .

segundo, el máximo valor de elasticidad se alcanza con el estadio infantil y decrece o se estabiliza posteriormente (Figura 12b).

Para determinar cual de los procesos biológicos tiene mayor influencia en el mantenimiento y crecimiento de las poblaciones se sumaron por grupos; los valores de la diagonal principal se sumaron para determinar la participación de la permanencia, los de la subdiagonal para determinar la transición y los del primer reglón para determinar la influencia de la fecundidad. Esto se realizó siguiendo los criterios planteados por Silvertown et al. (1992). Se encontró que en todas las poblaciones la permanencia de los individuos en el mismo estadio tiene mayor importancia que el crecimiento (la transición al estadio siguiente) y éste tiene mayor importancia que la fecundidad en la tasa de crecimiento poblacional (Figura 13). Asimismo, se encontró que la importancia de la permanencia disminuyó de las poblaciones más longevas y que se establecen en las comunidades vegetales más altas, a las poblaciones menos longevas, las cuales crecen en las comunidades más bajas y abiertas. Conforme disminuye la importancia relativa de la permanencia aumenta la importancia del crecimiento y la fecundidad.

DISCUSION

La tasa de crecimiento poblacional (λ) mostró gran variación entre las diferentes poblaciones, tanto a partir de las matrices basadas en los estadios del ciclo de vida como de las elaboradas con base en la estructura de tamaños. Sin embargo, la información

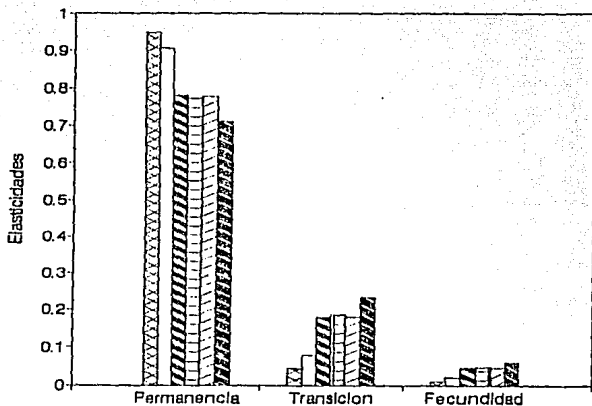


Figura 13. Contribución relativa de los distintos procesos biológicos en el mantenimiento y crecimiento de las poblaciones, determinado esto a través de la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional (λ) a los cambios en los coeficientes de la matriz. Las columnas corresponden a las poblaciones de **XXXX** Sian Ka'an; **□** Ramonal; **//** Xel-Ha; **≡** Caleta; **//** El Cuyo; **■** Coloradas.

obtenida a través de las matrices por categorías de tamaño requirió de un esfuerzo mucho mayor y en términos generales no presenta grandes diferencias con la obtenida de las matrices por estadios del ciclo de vida. Mediante las matrices por categorías de tamaño, no obstante, se pudo observar cómo fluctuó la tasa de crecimiento poblacional de un año a otro, como producto de las variaciones tanto en la sobrevivencia y mortalidad de los individuos como en el comportamiento reproductivo. De acuerdo con los resultados obtenidos para los tres estadios prereproductivos (plántula, infantil y juvenil) el estadio que determina el momento en el cual los individuos alcanzan la madurez fisiológica y pueden entonces llevar a cabo el proceso de reproducción es el estadio juvenil. La duración de este periodo varía fuertemente de acuerdo con el tipo de ambiente donde se desarrolle la población. Al parecer, la altura de la vegetación y los niveles de luminosidad en el sotobosque juegan un importante papel en determinar la duración de este estadio. En las comunidades más bajas los individuos juveniles alcanzan el estadio reproductivo en menos tiempo que en las comunidades más altas. Los niveles de luz pueden ser importantes en este sentido. Sin embargo, si el evento reproductivo está asociado con un determinado umbral de luminosidad el cual se alcanza al llegar al dosel de la comunidad, entonces es razonable pensar que los individuos que habitan en comunidades más bajas alcancen en menos tiempo el dosel de la vegetación que los individuos que habitan en las comunidades más altas. Esto determina el retraso de estos últimos en incorporarse a la población de adultos.

Las repercusiones de este hecho pueden ser importantes en la determinación de la dinámica de las poblaciones. En las poblaciones de El Cuyo y Coloradas, donde los individuos alcanzan la edad reproductiva a los 39 y 47 años, se obtuvieron valores de λ de 1.120 y 1.199, respectivamente, en tanto que las poblaciones de Ramonal y de Sian Ka'an, donde los individuos tardan entre 82 y 86 años en alcanzar el estado reproductivo, presentaron valores de λ de 1.0009 y 1.0079, respectivamente. Aún no sabemos si existen diferencias estadísticas entre estos valores, no obstante, estos resultados parecen apoyar la idea de que una reducción en el tiempo generacional provoca un incremento en la tasa de crecimiento de las poblaciones. Al respecto Harper (1977) menciona, haciendo referencia a los trabajos de Cole (1954) y Lewontin (1965), la importancia que puede tener la precocidad en la reproducción sobre la tasa de incremento de las poblaciones, sobre todo cuando el valor reproductivo de los individuos adultos es mayor en sus estadios más jóvenes. Asimismo, él plantea que cuando el riesgo de muerte disminuye conforme aumenta la edad del individuo, la importancia de la precocidad se ve disminuída. En todas las poblaciones de P. sargentii se observó que en efecto el riesgo de muerte disminuye conforme crecen los individuos, hasta alcanzar grandes tallas. El riesgo de muerte sólo vuelve a aumentar cuando los adultos llegan a un estado de aparente senectud.

Es necesario destacar es que la tasa de crecimiento de todas las poblaciones de Pseudophoenix sargentii está determinada principalmente por la permanencia de los individuos en la misma

categoría de edad. La transición de los individuos de una categoría a la categoría inmediata superior resultó menos importante que la permanencia y la fecundidad resultó ser aún menos importante que la transición. Esto sugiere que para esta especie la sobrevivencia resulta más importante que el crecimiento y la reproducción en el mantenimiento de las poblaciones. Estos resultados son congruentes con los resultados encontrados en otros trabajos demográficos de especies de larga vida (ver Silvertown et al. en prensa). Estos autores encontraron que en términos generales para las especies de vida corta (hierbas) la transición es más importante que para las especies de larga vida (leñosas) y que, por lo contrario, en éstas últimas la permanencia es más importante que en las primeras. La fecundidad también fue más importante para las hierbas que para las especies leñosas.

Una aportación importante de este estudio es el mostrar que dentro de una misma especie la estrategia de vida puede sufrir modificaciones y la importancia relativa de los diferentes parámetros demográficos (sobrevivencia, crecimiento y fecundidad) cambiar, en función del ambiente donde crece cada población. Al parecer, para las poblaciones más precoces la fecundidad y el crecimiento son fenómenos más importantes que para las poblaciones longevas, las cuales depende en mucha mayor medida de la sobrevivencia de sus individuos y en menor medida de la fecundidad. Es necesario considerar aquí que, dado que los valores de elasticidad de los diferentes procesos demográficos suman la unidad, hay un conflicto entre los valores de permanencia y

transición (Silvertown et al. en prensa). Por tanto, si el valor de permanencia aumenta en una población, consecuentemente disminuirá el valor de la transición y con él, el valor de la fecundidad.

Por otra parte, Silvertown et al. encontraron que los valores de permanencia y transición pueden verse afectados por la dimensionalidad de la matriz, ya que las categorías se puede subdividir de diferentes formas y con diferente amplitud, ya sea por tamaños o por edades. En este estudio no se presenta este problema, ya que se trabaja con una sola especie y se dividen sus poblaciones con los mismos criterios, cosa que no ocurre cuando se trata de comparar especies con distintas formas de crecimiento.

En P. sargentii encontramos que las poblaciones más precoces efectivamente presentan una tasa finita de incremento mayor que las demás poblaciones. Sin embargo, en esta especie la tasa de crecimiento de las distintas poblaciones está sustentada principalmente en la sobrevivencia de los individuos, para los cuales el riesgo de muerte disminuye conforme se avanza hacia estadios posteriores del ciclo de vida. Quizá por esta razón es que aun cuando los individuos tarden muchos años en alcanzar el estadio reproductivo o aunque varíe fuertemente el valor de fecundidad de un año a otro, las poblaciones más longevas pueden mantener una tasa de crecimiento cercana a la unidad.

Los resultados anteriores pueden tener importantes implicaciones evolutivas: a) si las especies son capaces de modificar su estrategia de vida en función de las condiciones ambientales donde crecen; y b) si estas especies están expuestas

frecuentemente a establecerse en ambientes contrastantes, entonces es factible esperar a mediano y largo plazo la formación de ecotipos, variedades o polimorfismos que permitan a la especie enfrentar las restricciones del medio con distintas estrategias de vida. Por ejemplo, si la comunidad donde una planta prospera se mantiene cerrada y sombría la mejor estrategia puede ser destinar toda la energía adquirida a garantizar la sobrevivencia de los individuos. La velocidad de crecimiento en este caso, se vería disminuída, por lo que el tiempo requerido para llegar al estado adulto podría representar un periodo de muchos años. El mantenimiento de esta condición en una escala de tiempo evolutiva puede tender a favorecer una mayor longevidad en la especie. Por el contrario, si el ambiente donde la planta prospera tiene una gran disponibilidad de energía luminica y no existen restricciones para la adquisición de recursos, la mejor estrategia puede ser destinar la mayor cantidad posible de energía al crecimiento y con ello alcanzar en el menor tiempo posible el estado reproductivo.

Finalmente, los resultados expuestos muestran que existe una gran variación entre las poblaciones de Pseudophoenix sargentii. Esto puede ser producto del tipo de vegetación donde prosperan y de las condiciones climáticas y edáficas a las cuales están sometidas. Lo anterior sugiere que no es conveniente caracterizar a esta especie en función del comportamiento de una sola de sus poblaciones, ya que cada una de ellas está sometida a condiciones físicas y bióticas muy particulares. Además es notorio que existe una gran variabilidad en el comportamiento vegetativo y

reproductivo de las poblaciones, tanto en el espacio como en el tiempo. Estos resultados apoyan las ideas de Mack & Pyke (1983) y de Harcombe (1987) en el sentido de que no se pueden comparar distintas especies o caracterizar grupos de especies con ciertas similitudes en sus historias de vida, en ausencia de conocimiento acerca de la variabilidad demográfica de cada una.

En términos generales se aprecia que el comportamiento de las poblaciones en relación a los distintos parámetros estudiados, como son la producción foliar, la edad en alcanzar la primera reproducción, la tasa de crecimiento poblacional, el comportamiento reproductivo, etc., es más parecido entre poblaciones de una misma localidad que entre poblaciones de localidades distintas. Esto sugiere que existe una fuerte influencia de las condiciones del medio en la determinación del comportamiento vegetativo y reproductivo de los individuos. No obstante, algunos aspectos parecen tener un fuerte determinante genético, como es el caso de la producción foliar de cada uno de los estadios del ciclo de vida y el tamaño de las infrutescencias, y este puede ser un promisorio campo de investigación para el futuro.

CAPITULO IV

DEMOGRAFIA FLORAL DE PSEUDOPHOENIX SARGENTII

INTRODUCCION

El estudio de las especies de plantas a partir de la dinámica de sus poblaciones ha sido una herramienta muy útil en el entendimiento de las distintas fases que conforman su ciclo de vida, de los factores tanto físicos como bióticos que les afectan y de la forma como éstos actúan para determinar el tamaño de las poblaciones en un momento específico (Silvertown 1982; Harcombe 1987).

Desafortunadamente los estudios demográficos en general requieren de observaciones llevadas a cabo durante varios ciclos anuales y en muchas ocasiones en diversas condiciones ambientales, para que las estimaciones de los parámetros demográficos, como la sobrevivencia, el crecimiento y la fecundidad sean representativos del comportamiento poblacional durante numerosas generaciones. Asimismo, estos estudios requieren del marcaje y seguimiento de un gran número de individuos de los distintos estadios del ciclo de vida, ya que así se minimizan los posibles errores de muestreo en las estimaciones de los distintos parámetros demográficos.

Uno de los principales problemas del enfoque demográfico es la dificultad que representa el estudiar todas las fases que constituyen el ciclo de vida de la especie, debido a la desigual duración y a las características particulares de cada una de estas etapas. Por esta razón, el estudio de cada fase requiere de una metodología específica. En particular, la fase reproductiva de las especies de plantas, estudiadas hasta ahora por medio del enfoque demográfico, ha sido analizada con mucha menor profundidad que las

fases de establecimiento y crecimiento de los individuos. Más aún, son pocos los estudios en que hayan intentado integrar el análisis del periodo reproductivo de una especie a la dinámica general de sus poblaciones (e.g. Louda 1982a y 1982b).

El proceso reproductivo en las plantas con flores comprende desde la formación de los botones florales hasta la producción y madurez de frutos y semillas. Durante este periodo se presenta una enorme pérdida de unidades genómicas, ya sean éstas óvulos, botones, flores, frutos inmaduros, frutos maduros o semillas. Esta pérdida no ha sido aún bien documentada de manera integral y en conjunto con la dinámica de las poblaciones, por lo que constituye, en muchos casos, el periodo del ciclo de vida donde las estimaciones poblacionales presentan un mayor grado de error. Asimismo, durante el periodo reproductivo se presentan diversos tipos de interacciones entre las plantas y los animales, a través de los fenómenos de polinización, depredación de flores y semillas, dispersión de frutos, etc., lo cual hace aún más difícil el estudio de esta fase del ciclo de vida.

Existen algunos estudios que sugieren que la pérdida de semillas por la acción de insectos y mamíferos, tanto antes como después de la dispersión, puede ser un factor importante en la determinación del tamaño y la dinámica de las poblaciones (Janzen 1971a; Boucher 1981; Louda 1982a). Lamentablemente, la mayoría de estos trabajos son fragmentarios y contemplan sólo una pequeña parte del proceso reproductivo.

En este capítulo se presentan los resultados de un estudio acerca de la pérdida de "unidades genómicas" a lo largo de todo el proceso reproductivo de Pseudophoenix sargentii. Por la dificultad que representa el trabajar a nivel de las copas de los árboles, esta parte del trabajo se llevó a cabo únicamente en una de las tres localidades estudiadas.

El objetivo fundamental del trabajo fue caracterizar los cambios numéricos ocurridos en el conjunto de unidades genómicas a lo largo del proceso reproductivo, analizar cuáles son los fenómenos responsables de su pérdida en cada una de las fases del proceso y cuáles son los factores que determinan la producción final de frutos y semillas de la población.

La especie

Pseudophoenix sargentii es la especie dominante del matorral de dunas costeras. Es una palma monopódica con un tallo de 15 a 20 cm de diámetro, de color verde, liso, sin espinas y en el cual quedan claramente marcadas las cicatrices de las hojas al caer (ver Figura 1, Capítulo I). La copa está formada por sólo 8 a 12 hojas, dispuestas en la parte superior del tallo. Los individuos más grandes en esta comunidad llegan a alcanzar hasta 6 ó 7 m de altura, por lo que resultan ser muy conspicuos, ya que constituyen el principal elemento emergente en la vegetación.

La formación de inflorescencias en P. sargentii da inicio al final de la época de secas y principio de las lluvias (entre mayo

y junio). Presenta flores hermafroditas en panículas sumamente ramificadas, con ramificaciones hasta de cuarto orden. Cada individuo reproductivo es capaz de producir hasta tres inflorescencias de manera asincrónica y cada inflorescencia puede florecer durante tres semanas, llegando a producir del orden de veinticinco mil flores. El periodo de floración puede durar más de un mes (de agosto a septiembre). Cada boton contiene tres óvulos y dependiendo del éxito del proceso de polinización los frutos presentan de una a tres semillas. Los frutos alcanzan su madurez después de dos meses, tornándose de color rojo intenso, lo que al parecer los hace ser muy aparentes para los diferentes agentes dispersores. Es razonable pensar que las aves sean importantes agentes dispersores de esta especie.

A través de observaciones de campo hemos constatado que en particular, Ortalis vetula (chachalaca), un ave de la familia Cracidae, consume los frutos de P. sargentii y posiblemente sea un importante agente dispersor de estas semillas.

Sitio de estudio

Esta parte del estudio se desarrolló únicamente en la Reserva Especial de la Biósfera de Ría Lagartos en la porción noreste del estado de Yucatán. El corazón de la reserva lo constituye una laguna costera de aproximadamente 70 km de longitud, la cual se encuentra separada del mar por una isla de barrera arenosa (Edwards 1954, citado por Isphording 1975) formada por sedimentos marinos y

pedacería de molluscos (Isphording 1975). La vegetación de la barra costera está conformada por un matorral de dunas de aproximadamente 4 m de altura, dominado por las palmas Pseudophoenix sargentii, Thrinax radiata y Coccothrinax readii, y por algunas especies de árboles como Metopium brownei y Bumelia americana. El estrato inferior de la comunidad esta dominado por Agave angustifolia, Bravaisia tubiflora y Jacquinia aurantiaca. Es una comunidad muy diversa y presenta gran afinidad florística con las islas del Caribe (Espejel 1984, 1987). El clima es del tipo Aw₀ cálido subhúmedo, según la clasificación climática de Köppen modificada por García (1973). La precipitación anual oscila alrededor de los 675 mm y la temperatura media es de 26.3 °C (INEGI 1981).

METODOS

En junio de 1989, al principio del periodo reproductivo de este año, cuando las inflorescencias estaban totalmente formadas pero los botones florales se encontraban aun en desarrollo, se seleccionaron de forma aleatoria 25 inflorescencias de P. sargentii correspondientes a igual número de individuos. En cada inflorescencia se seleccionaron al azar 10 ramas terminales (las cuales cargan entre 15 y 30 botones florales) que se marcaron mediante bandas de colores, para su identificación posterior. En cada rama se contó el número de botones. De esta forma, quedaron marcadas 250 ramas terminales, con un total de 5537 botones.

Cada 15 días se realizó el conteo de unidades florales en las ramas marcadas, con el objeto de registrar los cambios numéricos a

lo largo de todo el proceso reproductivo y poder estimar las pérdidas entre las fases de botón, flores abiertas, flores fecundadas, frutos inmaduros y frutos maduros. Todos estos estadios se reconocen con facilidad a simple vista y sólo la estimación del número de flores fecundadas genera pequeñas dificultades. Se consideró como flores fecundadas a aquellas que presentaron una clara inflamación del ovario acompañada de la caída de los pétalos y los estambres. En la mayoría de las especies hay muy poco crecimiento del ovario durante la antesis y la deposición del polen sobre el estigma provee el estímulo para renovar el crecimiento del ovario a través de sus hormonas (Crane 1964; Coombe 1976; Stephenson 1981).

En julio de 1990 se repitió el mismo procedimiento para cotejar la información con los resultados obtenidos durante el año anterior y así obtener información acerca de la variación temporal del proceso reproductivo. En este caso se seleccionaron únicamente 10 inflorescencias, con 10 ramas terminales por inflorescencia y un total de 1439 botones marcados.

De forma independiente, al final del periodo reproductivo de cada año se colectaron 20 infrutescencias con objeto de realizar las estimaciones de fecundidad a nivel de la población. Se contó el número de frutos y semillas de cada infrutescencia y se tomaron medidas de longitud, peso y volumen de cada una, para llevar a cabo algunos análisis de regresión. Asimismo, con el fin de estimar el número de óvulos que no son fecundados durante la polinización, se contó el número de frutos que presentaron una, dos o tres semillas.

Mediante observaciones preliminares se detectó que los frutos maduros de diversas infrutescencias no se presentaban distribuidos de forma regular a lo largo de las ramas de toda la estructura floral sino que tendían a presentarse en la base de las ramificaciones, por lo cual se decidió analizar su disposición espacial. Para ello se seleccionaron 10 infrutescencias y en cada una se eligieron 5 ramas principales, donde se contó el número total de frutos y se registró su disposición en las ramas terminales.

Finalmente, para probar si las chachalacas pueden ser un buen dispersor de semillas de esta especie, en enero de 1990 se dió de comer frutos de P. sargentii a los individuos de O. vetula que se encuentran en el Parque Zoológico El Centenario, de la ciudad de Mérida, y se recogieron las heces para analizar el nivel de daño que las semillas sufren durante su paso por el tracto digestivo del ave. En total se dieron de comer 200 semillas a seis aves en dos periodos.

RESULTADOS

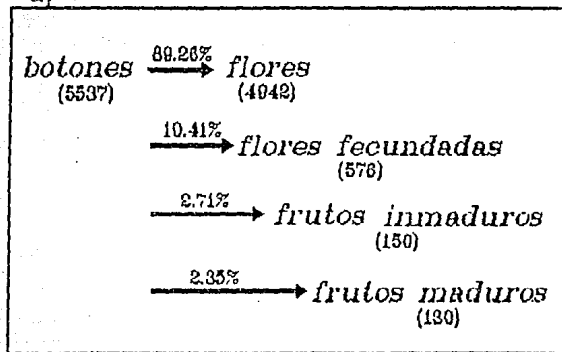
De los 5537 botones marcados en agosto de 1989, 4942 (89.3%) alcanzaron la fase de flor, ya que durante el periodo de maduración de los botones se abortó o desprendió el 10.7%. Del total de flores que se abrieron, sólo 576 (11.7%) mostraron signos de fecundación, es decir, que presentaron una clara inflamación del ovario. Esta cantidad corresponde al 10.4% del total de botones marcados. Sin embargo, para el final del periodo de floración sólo quedaban en la

inflorescencia 150 frutos inmaduros, lo que corresponde al 26.0% de las flores fecundadas y al 2.7% del total de botones. Durante la maduración de los frutos también se presentan algunas pérdidas, ya que para noviembre solamente 130 frutos habían alcanzado la madurez, lo que representó el 86.7% de los frutos inmaduros y el 2.4% del total de botones marcados.

En 1990, de los 1439 botones marcados, 1240 (86.2%) abrieron como flores. De éstas sólo el 71 (5.7%) alcanzaron la fase de fruto inmaduro, lo que corresponde al 4.9% de los 1439 botones. Al final, únicamente 55 frutos alcanzaron la madurez, lo cual representó el 77.5% de los frutos inmaduros y sólo el 3.8% del total de botones marcados al inicio del experimento. La Figura 14 muestra de forma esquemática el destino de los botones a lo largo del proceso reproductivo para los dos años de estudio.

Por lo que corresponde a las estimaciones de fecundidad realizadas con base en el análisis de 20 infrutescencias, se encontró que existe una gran variación en el número de semillas producido por cada infrutescencia. En 1989 el número de semillas por infrutescencia fluctuó entre 235 y 2100 ($X = 1005.8$, D.E. = 449.7). Durante 1990 la producción de semillas varió de 597 semillas para la infrutescencia menos productiva hasta un total de 1667 ($X = 1255.1$, D.E. = 305.8). Por otra parte, en cuanto al número de semillas por fruto, se encontró que la mayor cantidad correspondió a los frutos de una sola semilla (67.9% del total de frutos), los frutos con dos semillas sumaron el 28.8% y sólo el 3.2% correspondió a frutos de tres semillas.

a)



b)

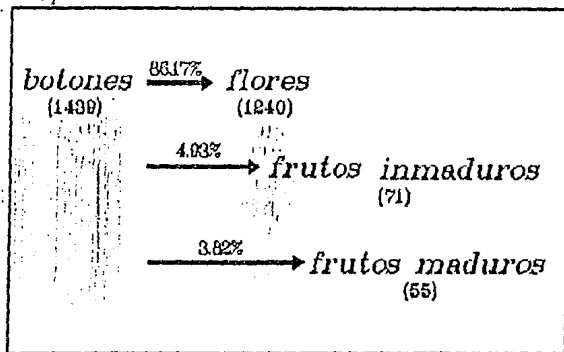


Figura 14. Cambios numéricos ocurridos a lo largo del proceso reproductivo en las inflorescencias de Pseudophoenix sargentii. La gráfica de la parte superior corresponde al desarrollo del proceso durante 1989, en tanto que la gráfica inferior corresponde a lo ocurrido durante el año de 1990.

Al hacer el análisis de la disposición de los frutos exitosos en las ramas de la inflorescencia se encontró que el 41.5% de éstos fueron producidos por la flor que se sitúa en la base de la ramificación; el 70.9% de los frutos lo produjeron las dos primeras flores basales; el 85.9% fue producido por las tres primeras flores basales; en tanto que el 94.6% de los frutos fue producido por las cuatro flores más cercanas a la base (Figura 15).

Con el fin de comprobar si las flores dispuestas en la parte apical eran fértiles, en un pequeño experimento se removieron las 5 flores basales de algunas ramas, dejando intactas las flores de la parte apical. Ninguna de las ramas experimentales presentó frutos maduros y sólo algunas presentaron una o dos flores fecundadas, las cuales con el paso del tiempo se abortaron.

Finalmente, al dar de comer los frutos de P. sargentii a las chachalacas del zoológico se obtuvo como resultado que todas las semillas fueron consumidas por las aves (100 semillas diarias para un total de 6 chachalacas) el mismo día en que se les ofrecieron. Las excretadas fueron recogidas al día siguiente y se separaron las semillas para su análisis. Todas las semillas de los frutos consumidos fueron excretadas sin que sufrieran daño alguno, únicamente fue manifiesto el consumo del mesocarpio, en tanto que el endocarpio (que forma una cubierta sumamente rígida) fue fracturado visiblemente. No se pudo determinar el tiempo exacto que tardan las semillas en el tracto digestivo de O. vetula, sin embargo este tiempo no es mayor de 24 horas.

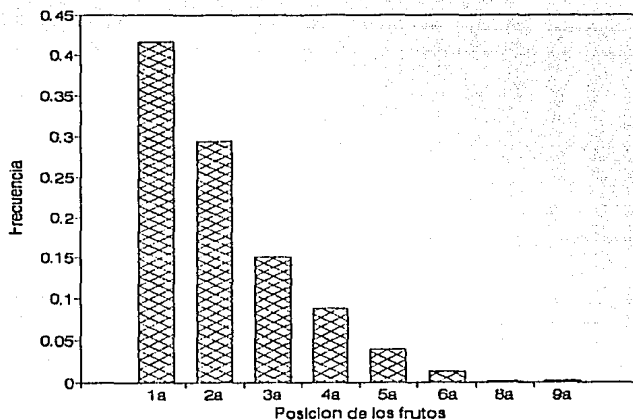


Figura 15. Posición de los frutos de Pseudophoenix sargentii en las ramas terminales de las infrutescencias. La primera posición corresponde a los frutos dispuestos en la base de las ramas, en tanto que las octava, novena y demás posiciones corresponderían a los frutos de la porción apical de las ramas.

DISCUSION

Los resultados muestran una serie de aspectos que son necesarios de destacar. Como primer punto se puede apreciar que durante los dos años de estudio se presentó una gran pérdida de unidades genómicas, ya que se perdieron el 97.65% y el 96.18% de los botones producidos originalmente durante los periodos reproductivos de 1989 y 1990, respectivamente. Además, no todos los óvulos presentes en ca²a boton son fecundados aún cuando el boton sea exitoso, pues la gran mayoría de los frutos producidos corresponden a frutos con una sola semilla. De esta manera, se observa que sólo el 45% de los óvulos presentes en los botones que produjeron frutos fue exitoso. En suma, prácticamente el 98 ó 99% de los óvulos producidos por la población durante el periodo reproductivo de ambos años se pierde a lo largo del proceso. Asimismo, es notable que en ambos años de estudio se manifiesta un comportamiento muy similar a lo largo de todo el proceso; de la formación de los botones a la apertura de las flores se pierde sólo entre el 10 y el 14% de los botones, en tanto que de las flores abiertas a la producción de frutos inmaduros se pierden del 94 al 97% de las unidades. Durante la maduración de los frutos las pérdidas no son muy grandes, pues del total de frutos inmaduros entre el 77 y el 86% alcanzaron la madurez.

Diversos estudios han mostrado que una gran variedad de especies de plantas producen sólo una proporción muy pequeña de frutos maduros en relación al número de flores que exhiben en un periodo reproductivo (Stephenson 1981; Charlesworth 1989); incluso

los frutos desarrollados producen muchas menos semillas que el número de óvulos disponibles para la fertilización (Charlesworth 1989). Sin embargo, se reconoce que puede haber una gran variación en la aborción de flores y frutos entre especies, entre poblaciones de una misma especie, entre individuos de una misma población y de un año a otro para los individuos de especies iteróparas (Stephenson 1981).

El máximo del número de frutos que una planta puede producir está determinado por el número de flores, en tanto que el número máximo de semillas que puede producir está determinado por el número de óvulos que presenten esas flores (Stephenson 1981). Los factores que limitan o determinan la producción de frutos, a partir del número inicial de flores, son diversos e incluyen factores intrínsecos como la disponibilidad de recursos por parte de la planta progenitora y factores extrínsecos como el éxito de la polinización, las condiciones climáticas y la depredación de frutos y semillas.

Como puede observarse para el caso de P. sargentii, la fase del proceso reproductivo donde se presentan las mayores pérdidas numéricas es durante la polinización, ya que al parecer únicamente alrededor del 11% de las flores son fecundadas. Además, gran cantidad de estas flores fecundadas se pierden con la misma actividad de los insectos polinizadores, los cuales en muchas ocasiones se posan sobre ellas provocando su desprendimiento (observación personal). Estos resultados parecen apoyar la hipótesis de que el éxito reproductivo de esta especie está

limitado por el proceso de polinización, ya sea por la ausencia de polinizadores o por una polinización ineficiente. Sin embargo, con la información disponible hasta ahora, es difícil probar esta hipótesis, ya que los insectos polinizadores potenciales de P. sargentii no sólo son numerosos, sino que además existe una gran diversidad de especies visitadoras de las flores. Entre éstas destacan varias especies de abejas de los géneros Melipona y Trigona, además de Apis melifera que es sin duda la especie visitadora más abundante. Por otra parte, se desconoce aun si todos estas especies visitadoras son verdaderos polinizadores. Para conocer esto se requiere realizar experimentos específicos que nos permitan probar la efectividad de cada una de las especies visitadoras.

El hecho de que el 99% de la producción de frutos se concentre en las 5 flores basales, sugiere que las únicas flores que tiene la posibilidad de desarrollar frutos exitosos son las que se encuentran en la porción basal de las ramas terminales. De manera que, por principio de cuentas, sólo del 20 al 25% de las flores producidas en cada temporada tendrían la posibilidad de desarrollar frutos de forma exitosa. Este hecho no es exclusivo de P. sargentii sino que es sumamente aparente en numerosas especies de la familia Palmae (Observación personal).

Un par de preguntas que surgen de estos datos son, ¿Por qué sólo las flores basales producen frutos exitosos? y ¿Qué función cumplen las flores que no son capaces de producir frutos?. Si sólo el 25% de las flores que produce un individuo de P. sargentii tiene la

posibilidad de fructificar, el 75% restante al menos debe cumplir un importante papel en cuanto a la aportación de polen. Esto implica que las estas flores están funcionando únicamente como flores masculinas, aun cuando tengan la posibilidad de ser fecundadas exitosamente. En términos generales las flores dispuestas en las porciones media y apical de las ramas terminales que son fecundadas durante la actividad de los insectos polinizadores, posteriormente son abortadas por la planta (observación personal).

Según Charlesworth (1989), la pérdida total de la función femenina en flores hermafroditas podría ser desventajosa para la especie, dada la incertidumbre del proceso de polinización. Esto significa que las flores de la porción apical que sean exitosamente fecundadas pueden desarrollarse completamente y no ser abortadas durante el proceso de maduración, si el total del número de flores fecundadas es bajo o si no existe limitación de recursos por parte de la planta progenitora.

Otro aspecto que sobresale de los resultados es que durante el periodo de maduración de los frutos se presenta un proceso de aborción que provoca la pérdida de entre el 14 y el 23% de los frutos. Stephenson (1981) plantea que la producción excesiva de flores femeninas, en relación al número de frutos que una planta es capaz de desarrollar hasta la madurez, puede representar una estrategia que le permita tener cierto grado de control sobre el volumen de la producción de frutos y sobre la calidad de la progenie. Esto se sostiene en el hecho de que existe un conjunto de

fenómenos altamente impredecibles como son el éxito de la polinización, la depredación de frutos y semillas, e incluso las condiciones ambientales. Según este autor, la aborción de flores fecundadas y de frutos inmaduros es un proceso selectivo, donde la planta tiene la posibilidad de distribuir los recursos disponibles a la reproducción de forma selectiva. Esto lo realiza en función del número de frutos, del número de semillas de cada fruto y del estado de salud y desarrollo del embrión, ya que los frutos y/o semillas que sufren algún daño durante su maduración son abortados preferencialmente.

El hecho de que en P. sargentii se presente un alto porcentaje de aborción de flores fecundadas y frutos inmaduros sugiere la existencia de un proceso selectivo determinado, al parecer, por la disponibilidad de recursos por parte de la planta progenitora.

Por último, la sobreproducción de flores hermafroditas puede, además, ser un elemento de suma importancia en la atracción de los agentes polinizadores y eventualmente en el éxito de la fecundación de las flores. Algunos autores sugieren que la floración masiva podría ser ventajosa, sobretodo en años con baja disponibilidad de polinizadores (Augspurger 1980, Udovic 1981). Aunado a lo anterior, mediante la producción masiva de frutos la planta puede saciar a los depredadores de frutos y semillas, logrando con ésto que algunos frutos escapen a la depredación (Janzen 1971b y 1971c).

Por la duración del periodo reproductivo y la masividad de la floración, en el caso de P. sargentii es factible que las flores hermafroditas que cumplen sólo la función masculina, además de

donar polen, sean importantes en la atracción de los agentes polinizadores.

La pérdida de semillas del suelo como producto de la depredación parece ser cuantiosa, de acuerdo con los experimentos de remoción expuestos en los capítulos anteriores. Sin embargo, no tenemos elementos suficientes para sostener si existe o no un fenómeno de saciación de depredadores.

Por último, los resultados encontrados en el experimento realizado con O. vetula sugieren que esta especie puede actuar como un eficiente agente dispersor, ya que las semillas pasan por su tracto digestivo sin sufrir daño. Además, por el tiempo que tardan las semillas en pasar por el tracto digestivo, éstas tienen la posibilidad de ser depositadas lejos de la planta progenitora. Esto sugiere que, a pesar de que la depredación de frutos directamente de la infrutescencia parece no ser muy importante (ver Capítulo II) en términos numéricos, es posible que las semillas que son removidas directamente de infrutescencia se vean beneficiadas por dos razones: a) las semillas dispersadas tendrán mayores probabilidades de escapar a la depredación si existen fenómenos de depredación denso-dependiente; y b) al ser dispersadas lejos de la planta progenitora estas semillas evitarán al menos la competencia con sus hermanas.

No tenemos ningún elemento para suponer que las semillas transportadas tengan mayores probabilidades de establecerse en un ambiente adecuado para el posterior desarrollo de la planta, que las semillas que caen directamente debajo de la planta madre. Sin

embargo, las ventajas selectivas de la dispersión tienen que contemplarse tanto desde el punto de vista de la planta madre como desde el punto de vista de las semillas, ya que en este tipo de fenómenos comunmente existe un conflicto de intereses entre ambas partes. Quizá una semilla que es dispersada tenga muy bajas probabilidades de encontrar un ambiente propicio y por tanto sus probabilidades de sobrevivir sean muy bajas; sin embargo, para la planta progenitora la dispersión de algunas semillas permite abatir la competencia entre parientes cercanos, y representa la posibilidad de explorar nuevos ambientes, aun cuando sus probabilidades de establecerse sean muy remotas.

Los estudios acerca de las ventajas selectivas de la producción excesiva de flores en relación al número de frutos que un planta puede producir con éxito y de la dispersión de un determinado volumen de la cosecha de frutos, pueden brindar información valiosa para entender la dinámica de las poblaciones y posiblemente para entender más acerca del mantenimiento de la diversidad genética de las estas poblaciones.

CAPITULO V

EL COMPONENTE LUMINICO Y SU EFECTO EN LA VARIACION INTER E INTRAPOBLACIONAL DEL COMPORTAMIENTO DE LOS INDIVIDUOS DEL SOTOBOSQUE

INTRODUCCION

Los principales factores del medio que limitan la distribución geográfica de las especies animales y vegetales son la temperatura y la humedad (Krebs 1978). Sin embargo, es necesario considerar que estos factores dependen en gran medida de otros, como son la altitud, la precipitación, la insolación y la distribución de las masas de tierra y agua (Rzedowski 1978). Para el caso particular de las plantas y a nivel local, la luz y el tipo de suelo son reconocidos como otros de los factores más importantes que determinan su distribución.

Según Krebs (1978) la luz es importante para los organismos por dos razones fundamentales. Primero, constituye un estímulo para la periodicidad de los ritmos diarios y estacionales de los organismos. Aquí cabe destacar la importancia del fotoperiodo en la determinación del comportamiento vegetativo y reproductivo de numerosas especies, cuyos ciclos están ajustados a los cambios en la duración del día y la noche. En segundo lugar, la luz es la fuente de energía para llevar a cabo el fenómeno de la fotosíntesis. La radiación solar es la única fuente de energía que puede ser utilizada en actividades metabólicas por las plantas verdes (Begon et al. 1986), las cuales la transforman en energía química dando inicio al flujo de energía en el ecosistema a través de la red trófica.

Diferentes especies de plantas pueden tener distintas capacidades para aprovechar la energía lumínica y, por tanto, muestran diferencias en cuanto a su tasa fotosintética. Existen

plantas adaptadas a crecer en ambientes abiertos, de alta incidencia de luz, y plantas adaptadas a crecer en condiciones de sombra, en el interior de las comunidades boscosas. Cabe esperar que estas diferencias se reflejen en la velocidad de crecimiento de las distintas especies (Krebs 1978). Grime (1966) menciona que las plántulas de especies que crecen en lugares abiertos presentan algunas características adaptativas entre las que destaca su potencial para alcanzar elevadas tasas fotosintéticas y procesos de crecimiento acordes con esto. Para las plántulas de especies que crecen en bosques densos menciona bajas tasas fotosintéticas, índices respiratorios bajos y tasas de crecimiento también bajas.

Aún entre individuos de la misma especie es de esperar diferencias en su tasa fotosintética y por tanto en sus velocidades de crecimiento, como producto de las condiciones lumínicas particulares en que se encuentren creciendo. Algunos estudios sugieren importantes diferencias en la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos de una misma especie, cuando éstos se encuentran en distintas condiciones de luminosidad (Read 1968, Hartshorn 1972, Piñero & Sarukhán 1982, Nuñez-Farfán 1985, Alvarez-Buylla 1986, De Steven et al. 1987, Martínez Ramos et al. 1988, Palomeque 1988, Pérez-Ishiwara 1990).

Es razonable esperar que las especies que crecen tanto en ambientes abiertos como cerrados, o aquellas que germinan en claros del bosque y sobreviven durante todo el proceso de recuperación de la vegetación, posean mecanismos fisiológicos que les permitan desarrollarse con éxito en ambientes altamente variables en cuanto

a las condiciones de luminosidad, a través de cambios en la eficiencia en el uso de la energía disponible (Walters & Field 1987). Estos autores mencionan algunos de estos mecanismos, entre los que destacan la producción de hojas fisiológicamente acordes para ambientes de luz contrastantes; la reorientación de sus hojas con objeto de controlar la intercepción de la luz; la modificación de la asignación de energía y materia de acuerdo con la adquisición de los recursos limitantes; y la modificación de la arquitectura de la copa, modulando la eficiencia en la intercepción de la luz. Por último, es necesario destacar que las diferencias que resultan de crecer en distintas condiciones, ya sean climáticas, lumínicas o edáficas, se pueden expresar a diferentes niveles como pueden ser el morfológico, el fisiológico e incluso el bioquímico (Tinoco & Vázquez-Yanes 1983).

Pseudophoenix sargentii es una especie que se desarrolla en comunidades vegetales con grandes diferencias en cuanto a la estructura de la vegetación. A simple vista estas comunidades difieren grandemente en la cantidad de luz que penetra a través del dosel y llega hasta el suelo de la comunidad. Es de esperarse que estas diferencias en la cantidad de irradiación que reciben los individuos de distintas comunidades, en particular los individuos pequeños que ocupan el sotobosque, tenga repercusión en el comportamiento vegetativo de éstos, expresado en su sobrevivencia y su crecimiento, a través de su tasa de producción foliar y la elongación de su tallo.

Debido a que al parecer existe una fuerte variabilidad en las condiciones lumínicas a nivel del sotobosque, tanto entre las diferentes comunidades vegetales como dentro de cada una de éstas, en el presente capítulo se pretende caracterizar el ambiente lumínico al cual se encuentran expuestos los individuos del sotobosque (plántulas e infantiles) y tratar de evaluar la importancia de la intensidad de la luz y de su variación espacial en el crecimiento y la mortalidad de los individuos.

Un muestreo de tipo poblacional en cada uno de los estadios del ciclo de vida de la especie, en particular a nivel de los individuos pequeños de cada comunidad, permite explorar diversos aspectos acerca de la influencia de la luz. Entre estos aspectos tres son los objetivos fundamentales del presente apartado.

1.- Conocer, en términos generales, cuál es la cantidad de luz de la cual disponen las plántulas e individuos infantiles de Pseudophoenix sargentii en las comunidades vegetales estudiadas. Es decir, describir cómo es el ambiente lumínico dentro del sotobosque en los distintos tipos de vegetación.

2.- Estimar la variabilidad de las condiciones de luminosidad dentro de una misma comunidad.

3.- Conocer el efecto que tiene la incidencia de una mayor o menor cantidad de luz sobre el comportamiento vegetativo y reproductivo de los individuos, tanto en forma de radiación directa como de luz difusa.

METODOS

Fotografías hemisféricas

Con el fin de caracterizar el ambiente lumínico de las comunidades se utilizó el método de fotografías hemisféricas (Pope y Lloyd 1975; Chadzon y Field 1987; Rich 1989). Este método consiste en tomar una impresión fotográfica de la bóveda celeste por encima de la copa de los individuos en cuestión, lo que representaría la forma como la planta "ve el cielo".

Utilizando una cámara reflex de 35 mm (Pentax Asahi) y un lente ojo de pescado de 8 mm (Sigma), el cual cubre aproximadamente 180 grados de campo visual, se obtuvieron impresiones fotográficas de alto contraste en papel blanco y negro (película Kodak Tri-X, 400 ASA). La cámara se colocó sobre la copa del individuo con la ayuda de un tripié y se dirigió de forma completamente vertical hacia el Cenit, para lo cual se utilizó un nivel manual. La parte superior de la cámara se colocó hacia el norte, de manera que todas las fotografías tengan el mismo punto cardinal como referencia, para lo cual se utilizó una brújula para vehículos (Airguide 79C).

Al momento de tomar la fotografía se puso especial atención a dos aspectos fundamentales: 1) que no hubiese demasiado viento, ya que esto podría modificar la posición del follaje y provocar la apertura o cierre de claros en el dosel; y 2) que no incidieran rayos de luz directa sobre la lente, ya que esto provoca reflejos que distorsionan la imagen. Por esta última razón las fotografías se tomaron al amanecer, antes de la salida del sol.

Todos estos aspectos son de particular importancia para que el análisis de las fotografías sea confiable, ya que es necesario disminuir al máximo los errores en la obtención de las imágenes, pues éstos pueden alterar los resultados obtenidos. Rich (1988 y 1989) presenta un conjunto de sugerencias prácticas para evitar la ocurrencia de errores en los aspectos técnicos de esta metodología.

Hasta hace pocos años el análisis de las fotografías se realizaba en forma manual con la ayuda de una gradilla. Ahora, con la ayuda de la computación y la digitalización de imágenes, el análisis se desarrolla en forma computarizada (Rich 1989). Las imágenes fueron digitalizadas en una computadora MacIntosh SE/30 con la ayuda de un lector óptico (Thunder-Scan) con un rango de precisión de 0.7 a 11.3 píxeles. Una vez capturada la imagen se empleó el programa SOLARCALC (Chazdon & Field 1987) para llevar a cabo el análisis. El programa determina la proporción de cielo abierto de la imagen con base en el número de puntos (píxeles) blancos y en relación al número total de píxeles blancos que se tendrían en un cielo sin interferencia por el follaje. Con la simulación de un conjunto de trayectorias solares a lo largo del año, dada la posición latitudinal del sitio de la fotografía, el programa puede estimar la radiación fotosintéticamente activa diaria (PPFD, por su nombre en inglés), la densidad de flujo fotónico directo por día (PFD), los minutos de luz directa diaria sobre ese punto (Tiempo), el número de haces de luz diarios y la duración de cada uno. Todos estos parámetros son estimados para cinco diferentes épocas del año y para el promedio diario de todo

el año (ver Chazdon & Field 1987).

La estimación de la cantidad de luz fotosintéticamente activa que llega hasta un punto se basa en la cantidad de luz directa, la cual incide como haces de luz, y la cantidad de luz difusa que es reflejada por el cielo. Ambos parámetros se estiman por medio del Factor Directo del Sitio (DSF) y el Factor Indirecto del Sitio (ISF), respectivamente. Estos se determinan a partir de la distribución de las aperturas del dosel en las diferentes regiones de la imagen fotográfica (Figura 16). El ISF se calcula en cada una de las 160 regiones en que se divide el total de la imagen, lo que representa el total de aperturas del dosel. El DSF se calcula a partir de las 168 regiones de la fotografía por donde puede cruzar la trayectoria del sol (ver Rich 1988 y 1989), que es la zona por donde es posible la incidencia directa de los rayos solares.

El programa SOLARCalc considera la posición de la imagen respecto al norte magnético y la latitud a la cual fue tomada la fotografía para simular la trayectoria solar diaria durante diferentes épocas del año y así determinar la penetración de la luz, ya que para ello es necesario tomar en cuenta la inclinación de los rayos solares.

Diseño del muestreo.

Con el fin de caracterizar el ambiente lumínico a nivel del sotobosque se diseñó un muestreo que contemplara la toma de imágenes en cada uno de los cuadros permanentes de muestreo, donde se llevó a cabo el estudio demográfico.

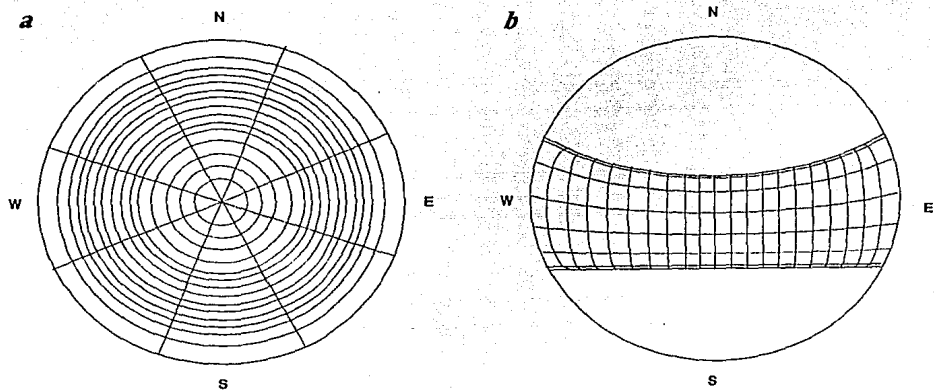


Figura 16. Zonificación de las imágenes a partir de la cual se determina la cantidad de luz que penetra hasta el sotobosque de las comunidades. a) La luz difusa se estima a partir de 160 regiones del total de la imagen. b) La luz directa se estima a partir de 168 regiones de la trayectoria solar, para una latitud dada (tomado de Rich 1989).

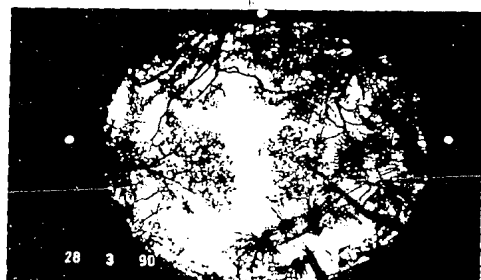
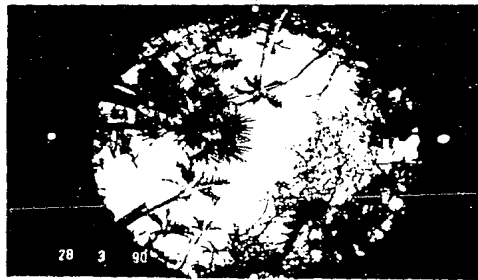
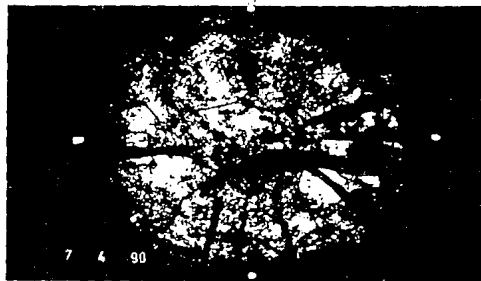
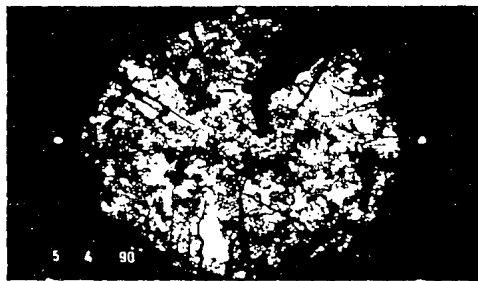
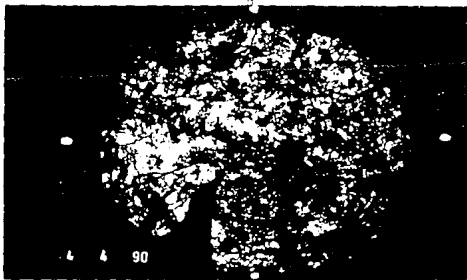
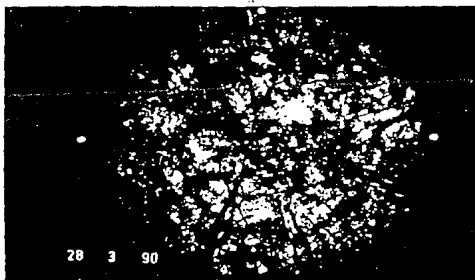


Figura 17. Fotografías hemisféricas. Se muestra un ejemplo de las imágenes fotográficas de cada una de las comunidades estudiadas. El orden corresponde a las poblaciones de A Sian Kan; B Ramonal; C Xel-Ha; D Caleta; E El Cuyo; y F Coloradas

Originalmente se planteó la toma de una muestra poblacional de imágenes fotográficas para cada uno de los estadios del ciclo de vida en cada población, con objeto de determinar si existen diferencias en la cantidad de luz que reciben los individuos correspondientes a los distintos estadios. Debido a la dificultad que representa el situar la cámara por encima de la copa de los individuos juveniles y adultos no se pudo obtener la muestra de fotografías correspondientes a estas categorías. No obstante, es necesario considerar que los individuos adultos están prácticamente exentos de interferencia lumínica, ya que son los elementos emergentes de la comunidad de dunas y alcanzan el dosel en las comunidades de selva. Indudablemente sería de gran utilidad poder contar, en el futuro, con las fotografías correspondientes a estos dos estadios del ciclo de vida, sobre todo si queremos explorar la importancia del factor luz en el comportamiento reproductivo de los individuos en las distintas comunidades.

En total se seleccionaron de forma aleatoria en cada población 18 individuos de la categoría de plántulas y 18 de la categoría infantil, lo que representa un total de 36 fotografías en cada una de las poblaciones. Sin embargo, no todas las imágenes fueron lo suficientemente buenas desde el punto de vista técnico como para ser incluidas en el análisis. El Cuadro 16 presenta el número de fotografías que fueron utilizadas para llevar a cabo el análisis en cada una de las poblaciones (Figura 17).

Cuadro 16. Localidades, poblaciones y número de fotografías hemisféricas consideradas en el análisis de las condiciones lumínicas, a nivel del sotobosque.

| LOCALIDAD | POBLACION | IMAGENES |
|--------------|------------|----------|
| Sian Ka'an | Sian Ka'an | 32 |
| | Ramonal | 35 |
| Xel-Ha | Caleta | 34 |
| | Xel-Ha | 31 |
| Riá Lagartos | El Cuyo | 29 |
| | Colaradas | 32 |

Para la toma de cada fotografía se registró: a) la localidad y su posición latitudinal; b) el número del individuo; c) su altura; y d) el estadio del ciclo de vida correspondiente. La mayoría de las fotografías fueron tomadas con una apertura del diafragma de 8. Sin embargo, en los sitios más cerrados se usó una apertura de 5.6, en tanto que en los sitios casi totalmente abiertos una apertura de 11. Todas las fotografías se tomaron a una velocidad de 1/125 de segundo.

El análisis estadístico de los resultados se realizó mediante un Análisis de Varianza Multivariado Anidado (MANOVA) ya que el diseño de muestreo comprendió dos poblaciones anidadas dentro de cada una de las tres localidades estudiadas y dos categorías (plántula e infantil) anidadas en cada una de las poblaciones. De manera que el análisis comprendió tres niveles para la variable "Localidad", dos niveles para la variable "Población" y dos niveles para la variable "Categoría".

RESULTADOS

Ambiente lumínico a nivel del sotobosque.

A partir del análisis de las fotografías se puede estimar un conjunto de parámetros que permiten caracterizar el ambiente lumínico que prevalece en el sotobosque de cada una de las comunidades vegetales. Se determinó es el porcentaje de cielo abierto en cada imagen (Cielo), el tiempo de iluminación directa diaria (Tiempo), la densidad del flujo fotónico directo (PFDir), la cantidad de luz fotosintéticamente activa de que disponen los individuos diariamente (PPFD_{día}) y el porcentaje de luz directa en relación al total (%LUZ_{dir}).

Ya que la estimación de todos estos parámetros se realiza a partir de la presencia de aberturas en el dosel, éstos pueden estar correlacionados. El Cuadro 17 muestra la matriz de correlación entre estas variables. Se observa que existen valores de correlación muy altos entre el porcentaje de cielo abierto, el tiempo de iluminación directa, la densidad de flujo fotónico directo y la luz fotosintéticamente activa. Por otro lado, aunque significativas, las correlaciones entre el porcentaje de luz directa y los cuatro parámetros antes mencionados son mucho más débiles (Figura 18).

Estos resultados parecen lógicos, ya que dependiendo de la proporción de cielo sin obstrucción por el follaje del dosel será la cantidad de tiempo que los rayos del sol incidan directamente sobre las plantas muestreadas y de ello dependerán en gran medida

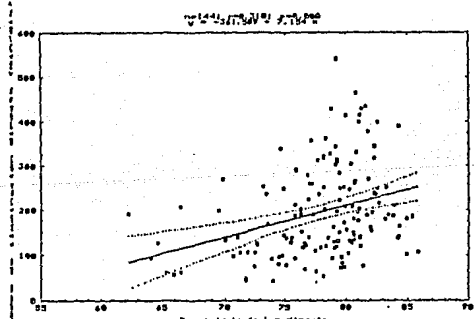
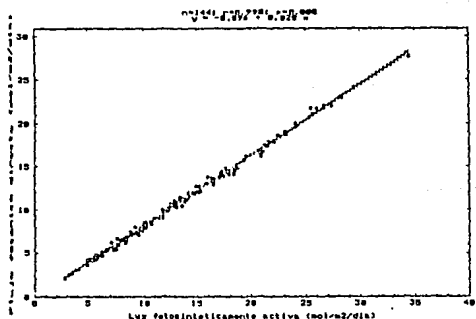
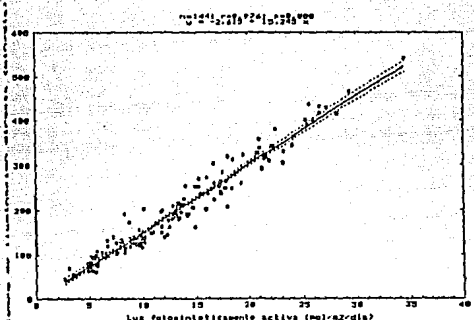
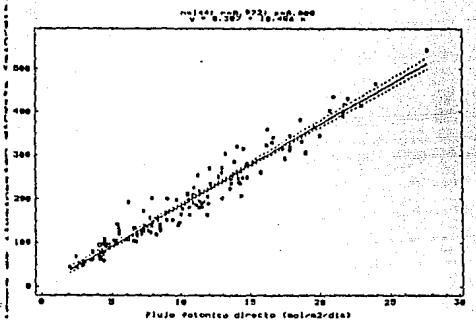
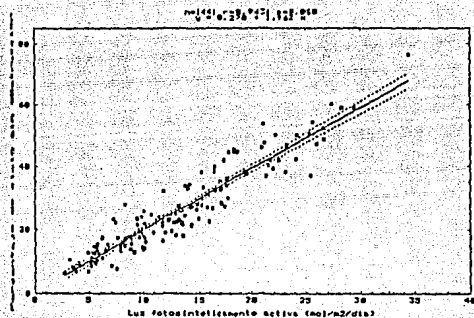
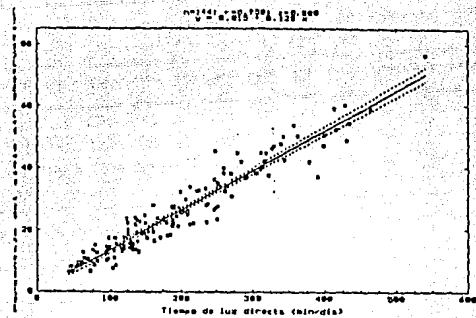


Figura 18. Gráficos que muestran la correlación existente entre las variables estimadas a partir del análisis de las fotografías hemisféricas. Se presentan seis de las diez correlaciones ensayadas (ver Cuadro 17).

la densidad de flujo fotónico directo y la luz fotosintéticamente activa. Sin embargo, no es claro por qué el porcentaje de luz directa en relación al total presenta correlaciones menos fuertes.

Cuadro 17. Valores de correlación entre los distintos parámetros estimados a partir de las fotografías hemisféricas. En todos los casos n=194.

| | Cielo | Tiempo | PFDDir | PPFDDia | % LUZdir |
|---------|-------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| Cielo | ----- | 0.9644 p<0.001 | 0.9339 p<0.001 | 0.9499 p<0.001 | 0.2095 p<0.003 |
| Tiempo | | ----- | 0.9750 p<0.001 | 0.9786 p<0.001 | 0.3539 p<0.001 |
| PFDDir | | | ----- | 0.9986 p<0.001 | 0.4089 p<0.001 |
| PPFDDia | | | | ----- | 0.3792 p<0.001 |
| %LUZdir | | | | | ----- |

Mediante un análisis de componentes principales se corroboró el hecho de que varios de estos parámetros resultan redundantes. El Factor 1 del análisis, el cual explica el 81.01% de la variación, está determinado principalmente y de forma casi equitativa por los cuatro primeros parámetros. Por su parte, el Factor 2, el cual explica el 17.52% de la variación, está determinado principalmente por el porcentaje de luz directa (Cuadro 18 y 19; Figura 19).

Debido a que varios parámetros resultan ser redundantes, en los siguientes análisis se decidió utilizar únicamente a la luz fotosintéticamente activa diaria y al porcentaje de luz directa.

Coefficientes normalizados obtenidos
de la matriz de correlacion

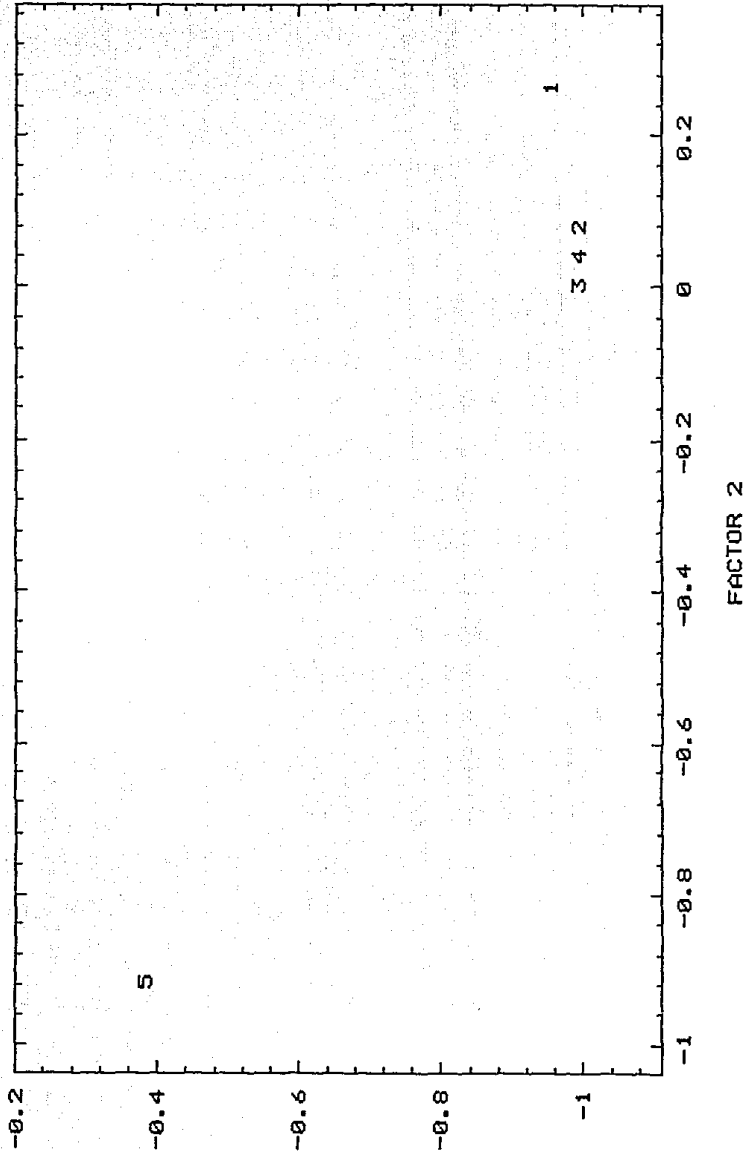


Figura 19. Resultados del análisis de componentes principales. Los números corresponden a las distintas variables involucradas, las cuales corresponden a: 1) cielo; 2) tiempo; 3) PFDdir; 4) PPFDDir; y 5) % LUZdir.

Cuadro 18. Porcentaje de la varianza explicada por cada uno de los factores resultantes del análisis de componentes principales.

| | Valores Simples de r | % de varianza explicada | % de varianza acumulada |
|----------|----------------------|-------------------------|-------------------------|
| Factor 1 | 4.0508 | 0.8101 | 0.8101 |
| Factor 2 | 0.8760 | 0.1752 | 0.9853 |
| Factor 3 | 0.0534 | 0.0106 | 0.9960 |
| Factor 4 | 0.0195 | 0.0039 | 0.9999 |
| Factor 5 | 0.0001 | 0.0000 | 1.0000 |

Cuadro 19. Pesos normalizados de cada una de las variables involucradas en los cuatro primeros factores del análisis.

| VARIABLE | Factor 1 | Factor 2 | Factor 3 | Factor 4 |
|----------|----------|----------|----------|----------|
| Cielo | 0.9553 | 0.2385 | 0.1629 | 0.0624 |
| Tiempo | 0.9882 | 0.0871 | 0.0418 | 0.1181 |
| PPFdir | 0.9919 | 0.0218 | 0.1233 | 0.0177 |
| PPFdia | 0.9934 | 0.0570 | 0.0921 | 0.0363 |
| %LUZdir | 0.4366 | 0.8987 | 0.0384 | 0.0078 |

Con el objeto de determinar si existen diferencias en el ambiente lumínico al cual se encuentran sometidos los individuos del sotobosque de las distintas poblaciones se practicó un análisis de varianza multivariado anidado (MANOVA), utilizando como variables de respuesta a la luz fotosintéticamente activa diaria y al porcentaje de luz directa. Para ello se utilizó el paquete estadístico CSS:Statistica.

El análisis de varianza reveló diferencias significativas entre localidades y entre poblaciones de una misma localidad, pero que no se manifiestan diferencias en la luz que reciben los individuos de las dos categorías analizadas (Cuadro 20).

Cuadro 20. Resumen de análisis de varianza anidado (MANOVA) para la luz fotosintéticamente activa (PPFD_{dia}) y porcentaje de luz directa (% LUZ_{dir}), considerando la anidación de las poblaciones dentro de las localidades y las categorías dentro de las poblaciones.

| | | Efectos a nivel Localidad | | G.L. 2, 182 | |
|----------------------|-------------|---------------------------|--------|-------------|--|
| EFFECTOS | C.M. efecto | C.M. error | F | p | |
| PPFD _{dia} | 1805.885 | 26.349 | 68.536 | 0.0000 | |
| % LUZ _{dir} | 2.121 | 25.158 | 0.084 | 0.9192 | |
| | | Efectos a nivel Población | | G.L. 3, 182 | |
| EFFECTOS | C.M. efecto | C.M. error | F | p | |
| PPFD _{dia} | 161.841 | 26.349 | 6.142 | 0.0005 | |
| % LUZ _{dir} | 29.416 | 25.158 | 1.169 | 0.3228 | |
| | | Efectos a nivel Categoría | | G.L. 6, 182 | |
| EFFECTOS | C.M. efecto | C.M. error | F | p | |
| PPFD _{dia} | 14.073 | 26.349 | 0.534 | 0.7818 | |
| % LUZ _{dir} | 34.679 | 25.158 | 1.378 | 0.2254 | |

El análisis también indicó que la luz fotosintéticamente activa (PPFD) presentó grandes diferencias entre localidades ($p < 0.0001$) y entre poblaciones ($p < 0.0005$), en tanto que para el porcentaje de luz directa (%LUZdir) no hubo diferencias significativas entre localidades ($p = 0.919$), ni entre poblaciones ($p = 0.322$). A nivel de categorías ninguna de estas dos variables manifiesta diferencias significativas ($p = 0.718$ y $p = 0.225$, respectivamente).

Los individuos del sotobosque (plántulas e infantiles) que presentaron menores niveles en la incidencia de luz fotosintéticamente activa fueron los de la Reserva de Sian Ka'an (8.64 ± 3.56 y 7.67 ± 3.92 mol/m²/día para Ramonal y Sian Ka'an, respectivamente), en tanto que los que presentaron valores más altos fueron los de la localidad de Ría Lagartos (20.44 ± 5.34 y 16.77 ± 8.3 mol/m²/día para Coloradas y El Cuyo). Los individuos de la localidad de Xel-Ha presentaron valores intermedios (13.60 ± 4.11 y 9.38 ± 3.82 mol/m²/día para Xel-Ha y Caleta, respectivamente).

Para probar si la luz fotosintéticamente activa tiene algún efecto sobre el crecimiento de los individuos se aplicó un análisis de varianza anidado, tomado como variables de respuesta al incremento en altura y la producción foliar. Como covariable se consideró a la luz fotosintéticamente activa y como factores a la localidad, la población y la categoría. Los resultados de este análisis se muestran en el cuadro 21.

Cuadro 21. Resumen de análisis de varianza anidado (MANOVA) para las variables incremento en altura (INC.ALT.) y producción foliar, considerando la anidación de las poblaciones dentro de las localidades y las categorías dentro de poblaciones. Como covariable se utilizó a la luz fotosintéticamente activa predicha.

| | | Efectos a nivel Localidad | | G.L. 2, 181 | |
|----------|-------------|---------------------------|--------|-------------|--|
| EFFECTOS | C.M. efecto | C.M. error | F | p | |
| INC.ALT. | 29.475 | 44.170 | 0.667 | 0.5143 | |
| HOJAS | 2.583 | 0.148 | 17.487 | 0.0000 | |

| | | Efectos a nivel Población | | G.L. 3, 181 | |
|----------|-------------|---------------------------|-------|-------------|--|
| EFFECTOS | C.M. efecto | C.M. error | F | p | |
| INC.ALT. | 158.960 | 44.170 | 3.599 | 0.0146 | |
| HOJAS | 0.218 | 0.148 | 1.474 | 0.2230 | |

| | | Efectos a nivel Categoría | | G.L. 6, 181 | |
|----------|-------------|---------------------------|-------|-------------|--|
| EFFECTOS | C.M. efecto | C.M. error | F | p | |
| INC.ALT. | 275.391 | 44.170 | 6.234 | 0.0000 | |
| HOJAS | 0.296 | 0.148 | 2.004 | 0.0673 | |

En este caso se presentaron diferencias significativas a todos los niveles: entre localidades, entre poblaciones y entre categorías. Sin embargo, las variables de respuesta se comportaron de diferentes maneras. En cuanto al incremento en la altura de los individuos (INC.ALT.) no se observaron diferencias significativas entre localidades ($p=0.514$). No obstante, entre poblaciones si se presentaron diferencias ($p<0.05$) y entre la categoría de plántulas y la de individuos infantiles estas diferencias fueron altamente significativas ($p<0.0001$). Por lo que corresponde a la producción foliar se presentaron grandes diferencias entre las localidades estudiadas ($p<0.0001$), pero no se observaron diferencias entre

poblaciones ($p=0.223$) ni entre las categorías consideradas en el estudio ($p=0.067$) (ver cuadro 22).

Cuadro 22. Valores promedio de luz fotosintéticamente activa (PPFDdía), incremento en altura (INC.ALT.), producción foliar (HOJAS) y tasa de mortalidad para las diferentes categorías.

| POBLACION | CATEGORIA | PPFDdía | INC.ALT. | HOJAS | MORTAL. |
|------------|-----------|---------|----------|-------|---------|
| Sian Ka'an | plántula | 8.343 | 2.928 | 0.661 | 0.071 |
| | infantil | 7.071 | 11.408 | 0.583 | 0.023 |
| Ramonal | plántula | 7.764 | 4.194 | 0.805 | 0.121 |
| | infantil | 9.523 | 2.000 | 0.472 | 0.013 |
| Xel-Ha | plántula | 13.099 | 4.165 | 1.303 | 0.214 |
| | infantil | 13.922 | 11.949 | 1.046 | 0.104 |
| Caleta | plántula | 9.128 | 2.731 | 0.960 | 0.144 |
| | infantil | 9.633 | 6.551 | 0.919 | 0.025 |
| El Cuyo | plántula | 17.693 | 3.873 | 1.082 | 0.158 |
| | infantil | 15.905 | 8.411 | 1.043 | 0.021 |
| Coloradas | plántula | 19.794 | 2.437 | 1.125 | 0.123 |
| | infantil | 21.088 | 8.781 | 1.000 | 0.067 |

Para determinar el grado de correlación entre la luz (PPFDdía y % LUZdir) y el crecimiento de las plantas (INC.ALT. y HOJAS) se realizó un análisis de correlación canónica entre estos dos pares de variables para cada una de las categorías (plántula e infantil). Los resultados (Cuadro 23) muestran que a nivel de plántulas el coeficiente de correlación no fue significativo a una p de 0.05 ($p=0.068$). La correlación simple entre el incremento en altura y las variables lumínicas (PPFDdía y % LUZdir) fue muy baja e incluso

negativa, en tanto que la producción de hojas y la luz fotosintéticamente activa presentaron un coeficiente de correlación significativo ($p < 0.001$). Por otro lado, a nivel de individuos infantiles la correlación canónica resultó altamente significativa ($p < 0.001$). Al igual que en el caso anterior, la correlación simple entre la producción foliar y la luz fotosintéticamente activa también resultó altamente significativa ($p < 0.001$).

Cuadro 23. Resultados de los análisis de correlación canónica entre la luz (PPFD_{dia} y % LUZ_{dir}) y el crecimiento de las plantas (INC.ALT. y HOJAS), para las categorías de plántulas e infantiles de manera independiente.

| CATEGORIA | R Canónica | Chi-cuadrada | G.L. | p |
|------------|------------|--------------|------|--------|
| Plántulas | 0.270 | 8.740 | 4 | 0.0679 |
| Infantiles | 0.417 | 19.454 | 4 | 0.0006 |

Ahora bien, al intentar correlacionar dentro de cada una de las poblaciones la cantidad promedio de luz que los individuos de cada categoría perciben con su incremento en altura promedio y con su producción foliar media se encontró que en casi todos los casos las correlaciones obtenidas no fueron significativas. En algunos casos incluso se presentaron resultados ilógicos, como es el caso de la categoría de plántulas en la población de Xel-Ha, donde al parecer la producción foliar disminuye conforme aumenta la cantidad

de luz (Cuadro 24). Únicamente la categoría infantil de la población Caleta, en el caso del incremento en altura y la categoría infantil de la población Coloradas, en el caso de la producción foliar, mostraron una correlación significativa con la cantidad de luz ($p < 0.05$).

Cuadro 24. Coeficientes de correlación entre la luz fotosintéticamente activa promedio y las medias en el incremento en altura (INC.ALT.) y la producción foliar (HOJAS), para cada una de las categorías estudiadas en las diferentes poblaciones.

| POBLACION | CATEGORIA | Coeficiente r PPFDdía-INC.ALT | | Coeficiente r PPFDdía-HOJAS | | G.L. |
|------------|-----------|----------------------------------|------|--------------------------------|------|------|
| Sian Ka'an | plántula | -0.26 | N.S. | -0.20 | N.S. | 13 |
| | infantil | -0.11 | N.S. | -0.22 | N.S. | 15 |
| Ramonal | plántula | 0.03 | N.S. | 0.11 | N.S. | 16 |
| | infantil | 0.06 | N.S. | 0.12 | N.S. | 16 |
| Xel-Ha | plántula | -0.40 | N.S. | -0.67 | * | 10 |
| | infantil | -0.48 | N.S. | 0.31 | N.S. | 17 |
| Caleta | plántula | -0.16 | N.S. | 0.06 | N.S. | 15 |
| | infantil | 0.57 | * | 0.12 | N.S. | 15 |
| El Cuyo | plántula | 0.22 | N.S. | 0.15 | N.S. | 14 |
| | infantil | 0.14 | N.S. | 0.30 | N.S. | 14 |
| Coloradas | plántula | -0.31 | N.S. | 0.22 | N.S. | 12 |
| | infantil | -0.17 | N.S. | 0.56 | * | 13 |

* efecto significativo a un nivel de $p < 0.05$

Por último se determinó la relación existente entre las condiciones lumínicas de los diferentes sitios y la tasa de mortalidad de plántulas e infantiles. Para ello se ensayó una

prueba de correlación entre el promedio de luz fotosintéticamente activa que reciben los individuos de una determinada categoría y la tasa de mortalidad anual para dicha categoría en cada población (ver valores en el cuadro 22).

Los resultados indican que no hay una clara relación entre la luz y la mortalidad de plántulas ($r=0.311$ g.l.=4 N.S.), ni entre la luz y la mortalidad de individuos infantiles ($r=0.505$ g.l.=4 N.S.). Sin embargo, el signo del coeficiente de correlación indica que a mayor luminocidad se presentó una mayor mortalidad tanto de plántulas como de infantiles.

DISCUSION

Los resultados expuestos confirman la idea de que las localidades donde habita Pseudophoenix sargentii, las cuales sostienen diferentes tipos de vegetación, presentan fuertes diferencias en cuanto a la estructura del dosel, lo que determina que presenten marcadas diferencias en la cantidad de luz que penetra hasta el sotobosque de cada una.

La tendencia general que se observa indica que el porcentaje de cielo abierto y por tanto el tiempo de exposición a la luz directa, la densidad del flujo fotónico directo y la luz fotosintéticamente activa predicha, aumentan de las comunidades que sostiene una vegetación más alta y de tipo selvática (Sian Ka'an) hacia las comunidades que presentan una vegetación más baja y de tipo matorral (Ría Lagartos).

El porcentaje de luz directa en relación al total parece no mostrar diferencias entre localidades ni entre poblaciones. Un aspecto interesante es que aun cuando todas las poblaciones presentan valores similares, las que presentaron los valores promedio más altos fueron Xel-Ha y Sian Ka'an. Esta última es la población que presentó el dosel más cerrado y los valores más bajos de luz fotosintéticamente activa, lo cual indica que aun cuando se incrementa la cantidad de radiación que penetra hasta el suelo de la comunidad no necesariamente se incrementa la proporción que representa la luz directa en relación al total de luz.

En cuanto a la influencia de la luz en la determinación del comportamiento vegetativo de los individuos del sotobosque los resultados son poco claros e incluso contradictorios. Aún cuando se manifiesta una mayor producción foliar en las localidades que reciben mayor incidencia de luz (Ría Lagartos y Xel-Ha) este hecho no se corrobora cuando se ensaya la correlación a nivel de los individuos. Al menos durante el tiempo en que duró el estudio no se observa que los individuos que reciben más luz sean los que producen más hojas o los que manifiesten un crecimiento en altura más acelerado.

Aunado a lo anterior, a pesar de que existen diferencias entre las localidades en cuanto a la cantidad de luz que reciben esto no se manifiesta en el incremento en altura de sus individuos. Sin embargo, si se manifiesta una clara diferencia en el crecimiento entre los individuos de las diferentes categorías (plántulas e infantiles) a pesar de que no existen diferencias en la cantidad de

luz que éstas perciben. A nivel de poblaciones también se manifiestan diferencias en el incremento de altura, sin embargo esto no muestra ninguna relación con la cantidad de luz que las diferentes poblaciones reciben.

Lo anterior no necesariamente contradice los resultados de otros trabajos donde se sugiere que el factor luz tiene un fuerte efecto ya sea en la sobrevivencia o mortalidad de los individuos del sotobosque y en su crecimiento (Read 1968, Piñero & Sarukhán 1982, Nuñez-Farfán 1985, Alvarez-Buylla 1986, De Steven et al. 1987, Martínez-Ramos et al. 1988, Palomeque 1988). Para unas especies que característicamente crecen en el interior del bosque, algunos trabajos sugieren que el porcentaje de mortalidad de las plántulas se incrementa cuando éstas están expuestas a altos niveles de insolación, por ejemplo en los claros que generan las perturbaciones naturales (Córdoba 1979; Martínez-Ramos et al. 1988; Palomeque 1988). Por el contrario, para especies que característicamente se desarrollan en los claros del bosque o en demás áreas abiertas, algunos autores mencionan que el incremento en la cantidad de luz es importante en determinar un mayor reclutamiento de plántulas (Nuñez-Farfán 1985; Alvarez-Buylla 1986), y que el número de plántulas se incrementa conforme aumenta el tamaño del claro.

Nuestros resultados sugieren que en efecto la luz puede jugar un importante papel en la sobrevivencia y el crecimiento de los individuos. Por ejemplo, se muestra una fuerte correlación entre la cantidad de luz fotosintéticamente activa que los individuos

muestreados reciben y su producción foliar. Sin embargo, también sugieren que es necesario considerar la participación de otros factores que pueden tener efectos importantes. El lento crecimiento de los individuos de Pseudophoenix sargentii puede ser una razón que no permitió, en un periodo de estudio tan corto, detectar diferencias entre los individuos que se encuentran en diferentes condiciones de luz dentro de una misma comunidad. Al principio de este estudio el Huracán Gilberto impactó sobre la Península de Yucatán y provocó la muerte de numerosos individuos pequeños de P. sargentii. Asimismo, provocó la pérdida de hojas y un "decrecimiento en la altura" de muchos individuos infantiles y plántulas. De manera que el periodo de estudio pudo constituir un periodo de recuperación de los individuos afectados por este evento natural.

Por otra parte, el tipo de suelo puede jugar un papel importante. En muchas ocasiones los suelos pueden aminorar el efecto que tiene la ocurrencia de diferentes condiciones climáticas, por ejemplo diferencias en la cantidad y en la distribución de la precipitación pluvial, ya que "pueden suplir la escasez de agua, al tener una mayor capacidad de almacenarla y ponerla a disposición de las plantas" (Rzedowski 1978).

En la población de Xel-Ha, por ejemplo, se presentó una mayor mortalidad de plántulas e infantiles que en las poblaciones de Coloradas y El Cuyo, a pesar de que estas últimas mostraron valores más altos de incidencia de la luz y presentan un dosel vegetal más abierto. Esto sugiere que las plántulas e infantiles de estas

poblaciones están en condiciones más expuestas a los cambios climáticos relacionados con la apertura del dosel, como son la pérdida de humedad ambiental y cambios de temperatura más acentuados. Posiblemente la explicación a estos resultados se encuentre en la estructura y la capacidad de retención de los suelos, ya que si bien los suelos de la duna parecen estar más expuestos, los suelos de la selva baja en Xel-Ha son mucho más someros y se concentran en las oquedades y grietas de la roca madre, lo que determina una gran heterogeneidad en cuanto al espesor y calidad del suelo.

En cuanto al efecto de la luz en el fenómeno de reproducción, se ha sugerido que los individuos incrementan sus probabilidades anuales de reproducción conforme aumenta la cantidad de luz que reciben (Martínez-Ramos et al. 1988, Pérez-Ishiwara 1991). En el caso de *P. sargentii* no pudimos realizar el muestreo que nos permitiera comprobar si lo mismo ocurre en esta especie, sin embargo, a decir por el comportamiento de los adultos, los cuales alcanzan el estado reproductivo cuando alcanzan el dosel de la comunidad, al parecer requieren de cruzar un determinado umbral de luz que les permita además recuperar la energía destinada a este evento sin menoscabo para su sobrevivencia y mantenimiento. Indudablemente un siguiente paso en este estudio es el muestreo de las condiciones lumínicas a las que están sometidos los individuos juveniles y adultos de esta especie.

CAPITULO VI

CONCLUSIONES GENERALES

CONCLUSIONES GENERALES

A lo largo del presente trabajo se han mostrado una serie de resultados que describen el comportamiento demográfico de las seis poblaciones de Pseudophoenix sargentii estudiadas en la Península de Yucatán. Entre éstos se encuentran algunos aspectos que son necesarios de destacar a manera de conclusiones.

Variación entre poblaciones

Se presenta una gran variación entre las distintas poblaciones estudiadas, tanto en la estructura poblacional como en los patrones de comportamiento demográfico. Se observa que el crecimiento y la sobrevivencia de los individuos en cada una de las poblaciones explican en buena parte las estructuras encontradas.

Las diferencias manifiestas en los patrones de comportamiento demográfico determinan que se presenten marcadas diferencias en la dinámica de las distintas poblaciones. La tasa de crecimiento poblacional fue mayor en aquellas poblaciones donde los individuos tardan menos tiempo en alcanzar el estado reproductivo, es decir, que la precocidad está directamente relacionada con la tasa de crecimiento de las poblaciones.

Las diferencias existentes entre las localidades en cuanto a los factores físicos del medio parecen explicar en buena parte las diferencias en el crecimiento y sobrevivencia de los individuos. Los individuos infantiles y las plántulas de las comunidades que reciben una mayor cantidad de luz, a nivel del sotobosque, presentan un mayor crecimiento que los de las comunidades más sombrías.

Estrategias de historia de vida

Todas las poblaciones de Pseudophoenix sargentii muestran en forma consistente una estrategia general en cuanto a su historia de vida. En todas éstas la tasa de crecimiento poblacional está determinada principalmente por la sobrevivencia de los individuos ya establecidos. No obstante, se observó que existe un gradiente dentro de esta estrategia general donde la importancia relativa de los distintos procesos demográficos (permanencia, progresión y fecundidad) en la determinación de la tasa de crecimiento poblacional varió de acuerdo con el tipo de ambiente donde se establece cada una de ellas. Para las poblaciones de comunidades abiertas (matorral de dunas costeras) el crecimiento y la fecundidad tienen una mayor importancia relativa que para las poblaciones de selva baja. A su vez, para las poblaciones de selvas bajas estos procesos demográficos tienen mayor importancia relativa que para las poblaciones de selva mediana.

Vistos en una escala de tiempo evolutivo, estos resultados nos brindan una idea de cómo los atributos en la historia de vida de las especies son producto de las presiones selectivas predominantes en cada ambiente. Estudios con un enfoque comparativo, como el presente, pueden brindar información que ayude a elucidar la evolución de la historia de vida de las especies.

Al ubicar a esta especie en la ordenación triangular de estrategias demográficas propuesta por Silvertown et al. (1992) se observa que a pesar de la variación que existe entre las

poblaciones estudiadas, todas éstas se ubican en la esquina de baja fecundidad y alta sobrevivencia o permanencia (Figura 20).

Especie en peligro de extinción

Pseudophoenix sargentii es considerada como una especie en peligro de extinción en las penínsulas de Yucatán y Florida, y como vulnerable para las poblaciones de las islas del Caribe donde se distribuye (IUCN 1988; SEDUE 1991). Es indudable que el nivel de riesgo en que se encuentran diferentes especies consideradas raras o en peligro de extinción depende en gran medida de la distribución y abundancia local de éstas y de los factores que afectan tanto el habitat que ocupan, como a las mismas poblaciones de forma directa.

Los resultados de este estudio muestran que los valores en la tasa de crecimiento de todas las poblaciones estudiadas fueron mayores o iguales a uno. Ello indica que, con excepción de la población del Ramonal, la cual se encuentra muy cercana al equilibrio, las demás poblaciones están en un claro proceso de crecimiento. Es necesario considerar, sin embargo, que esto es cierto solamente en la medida que los parámetros poblacionales determinados sean representativos del comportamiento demográfico a largo plazo. De ser así, estos resultados confirman la idea de que el factor que ha puesto en riesgo la sobrevivencia de esta especie es la destrucción o modificación radical de su habitat por el hombre. En condiciones naturales las poblaciones tenderían a crecer o al menos se mantendrían estables.

El análisis de elasticidad de las matrices mostró que la cosecha de individuos juveniles y adultos tiene un efecto muy grande sobre la capacidad de crecimiento y recuperación de las poblaciones. Por tanto es necesario modificar las formas de aprovechamiento de esta especie, ya que el uso que se ha hecho de ésta es precisamente la cosecha de individuos con un tallo bien desarrollado, y los resultados muestran que esta práctica pone en riesgo la subsistencia de estas poblaciones. La cosecha de individuos infantiles, o mejor aún la propagación artificial por medio de semillas en viveros sería una alternativa viable de uso sustentable de esta especie.

BIBLIOGRAFIA

- Alvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, Mexico. Tesis de Maestría Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Alvarez-Buylla, E. y M. Slatkin. 1991. Finding confidence limits on population growth rates. Trends in Ecology and Evolution, 6:221-224.
- Alvarez-Buylla, E. y M. Slatkin. manuscrito. Performance of an analytic method for finding confidence limits on population growth rates: Idealized and real examples.
- Angevine, M.W. 1983. Variations in the demography of natural populations of the wild strawberries Fragaria vesca and Fragaria virginiana. Journal of Ecology, 71:959-974.
- Augsburger, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (Hybanthus prunifolius): Influence on pollinator attraction and movement. Evolution, 34:475-488.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1981. Population Ecology: A unified study of animals and plants. Sinauer. Sunderland, Mass., EUA.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell. Oxford, Inglaterra.
- Boucher, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by Quercus oleoides a tropical lowland oak. Oecologia, 49:409-414.
- Brokaw, N.V.L. y L.R. Walker. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. Biotropica, 23:442-447.
- Bullock, S.H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. Biotropica, 12:247-255.
- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models: Construction, analysis and interpretation. Sinauer, Sunderland, Mass., EUA.
- Charlesworth, D. 1989. Why do plants produce so many more ovules than seeds?. Nature, 338:21-22.
- Chazdon, R.L. y C.B. Field. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. Oecologia, 73:525-532.

- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Q. Rev. Biol.*, 29:103-137.
- Coombe, B.G. 1976. The development of fleshy fruits. *Annual Review in Plant Physiology*, 27:507-528.
- Córdoba, B. 1979. Efectos de la densidad, la distancia al árbol progenitor y la depredación en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de Nectandra ambigens (Blake). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Córdoba, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. In: Gómez Pompa A. & Del Amo, S. Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Alhambra. México, D.F. México.
- Crane, J.C. 1964. Growth substances in fruit setting and development. *Annual Review in Plant Physiology*, 15:303-326.
- Crawley, M.J. 1983. Herbivory; The Dynamics of Animal-Plant Interactions. *Studies in Ecology*, vol. 10. Univ. Calif. Press, Berkeley, EUA.
- de Kroon, H., A. Plaiser, J. van Groenendael y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67:1427-1431.
- De Steven, D. 1986. Comparative demography of a clonal palm (Oenocarpus mapora subsp. mapora) in Panama. *Principes*, 30:100-104.
- De Steven, D., D.M. Windsor, F.E. Putz y B. De León. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panamá. *Biotropica*, 4:342-356.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity: A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*, 4:444-447.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. In: Price, P., T.M. Lewinsachn, G. Wilson & W. Benson. *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. pp. 273-287. Wiley. Nueva York, EUA.
- Durán, R. 1986. Estudio de la vegetación de la selva baja subcaducifolia de Pseudophoenix sargentii. Tesis Profesional, Fac. Ciencias, UNAM, México.

- Durán, R. y M. Franco, en prensa. La contribución de la ecología de poblaciones: El caso de Pseudophoenix sargentii en la Península de Yucatán. Memorias del Simposio sobre evaluación, recuperación, propagación y mantenimiento de plantas en peligro de extinción. México, D.F., México.
- Enright, N.J. y G. Hartshorn. 1981. The demography of tree species in undisturbed tropical rain forest. In: Borman, F. & G. Berlyn eds. Age and Growth Rate of Tropical Trees; new directions for research. Yale Univ. New Haven, EUA.
- Enright, N.J. y J. Ogden. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in Papua New Guinea and Nothofagus in New Zealand. Australian Journal of Ecology, 4:3-23.
- Enright, N.J. y A.D. Watson. 1992. Population dynamics of the nikau palm, Rhopalostylis sapida (Wendl. et Drune) in a temperate forest remnant near Auckland, New Zealand. New Zealand Journal of Botany, 30:29-43.
- Enright, N.J. 1992. Factors affecting reproductive behaviour in New Zealand nikau palm, Rhopalostylis sapida Wendl. et Drune. New Zealand Journal of Botany, 30:69-80.
- Espejel, I. 1984. La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. I. Análisis florístico del estado de Yucatán. Biotica, 9:183-210.
- Espejel, I. 1987. A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. Journal of Biogeography, 14:449-519.
- Fiedler, P.L. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lillies (Calochortus Pursh: Liliaceae). Journal of Ecology, 75:977-995.
- Franco, M. y J. Silvertown. 1990. Plant demography: What do we know? Evolutionary Trends in Plants, 4:74-76.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana. Larios. México, D.F., México.
- Goff, F.G. y D. West. 1975. Canopy-understory interactions effect on forest population structure. Forestry Science, 21:98-108.
- Grime, J.P. 1966. Shade avoidance and tolerance in flowering plants. In: R. Bainbridge, G.C. Evans & O. Rackham (Eds.) Light as an Ecological Factor. Blackwell. Oxford, Inglaterra.

- Harcombe, P.A. 1987. Tree life tables. Simple birth, growth and death data encapsulate life histories and ecological roles. *BioScience*, 37:557-567.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. Londres, Inglaterra.
- Harper, J.L. 1981. The meanings of rarity. In: Synge, H. (ed.) *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. pp. 189-203. John Wiley. Nueva York, EUA.
- Harper, J.L. y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review in Ecology and Systematic*, 5:419-463.
- Hartshorn, G.S. 1972. The ecological life history and population dynamics of Pentaclethra macroloba, a tropical wet forest dominant and Stryphnodendron excelsum, an occasional associate. Ph.D. dissertation, Univ. of Washington. Seattle, EUA.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12:23-30.
- Healy, M.J.R. 1988. *GLIM: An Introduction*. Clarendon Press. Oxford, Inglaterra.
- Henderson A., M. Aubry, J.M. Timyan y M. Bakick. 1990. Conservation status of Haitian palms. *Principes*, 34:134-142.
- Hnatiuk, R.J. 1977. Population structure of Livistona eastonii Gardn., Mitchell Plateau, Western Australia. *Australian Journal of Ecology*, 2:461-466.
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. In: Clark, D., R. Dirzo & N. Fetcher, eds. *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Revista de Biología Tropical* 35:7-22.
- INEGI. 1981. Carta de climas Mérida 1:1.000,000 Secretaría de Programación y Presupuesto. Coordinación General de Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F. México.
- Isphording, W.C. 1975. The physical geology of Yucatan. *Transaction Gulf. Coast Association of Geological Societies*. 25:231-262.
- IUCN. 1988. *Rare and Threatened Palms of the New World*. Botanic Gardens Conservation Secretariat.

- IUCN. 1989. Rare and Threatened Plants of Central America. Botanic Gardens Conservation Secretariat.
- Jain, S. y A. Bradshaw. 1966. Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity*, 21:407-411.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, 104:501-528.
- Janzen, D.H. 1971a. Escape of juvenile Dioclea megacarpa (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. *American Naturalist*, 105:97-112.
- Janzen, D.H. 1971b. Seed predation by animals. *Annual Review in Ecology and Systematic*, 2:465-492.
- Janzen, D.H. 1971c. Escape of Cassia grandis L. beans from predators in time and space. *Ecology*, 52:964-979.
- Kiew, R. 1972. The natural history of Iguanura geonomaeformis Martius, A Malayan undergrowth palmet. *Principes*, 16:3-10.
- Knight, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs*, 45:259-284.
- Krebs, C. 1978. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper & Row, Nueva York, EUA.
- Law, R. 1983. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size. *Ecology*, 64:224-231.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21:1-18.
- Lewontin, R.C. 1965. Selection for colonizing ability. In: Baker, H.G. y G.L. Stebbins, eds. *The Genetics of Colonizing Species*. pp 77-91. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Liew, T.C. y F. Wong. 1973. Density, recruitment, mortality and growth of dipterocarp seedlings in virgin and logged-over forests in Sabah. *Malaysian Forester*, 36:3-15.
- López-Ornat, A. 1983. Localización y medio físico. In: Sian Ka'an; Estudios preliminares de una zona propuesta como Reserva de la Biosfera. CIQRO-SEDUE eds. Quintana Roo. México.

- Louda, S.M. 1982a. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological Monographs*, 52:25-41.
- Louda, S.M. 1982b. Limitation of the recruitment of the shrub Haplopappus squarrosus (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. *Journal of Ecology*, 70:43-53.
- Mack, R.N. y D. A. Pyke. 1983. The demography of Bromus tectorum: variation in time and space. *Journal of Ecology*, 71:69-93.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: Gómez-Pompa, A. & Del Amo, S. Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz México. Ed. Alhambra.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of Astrocaryum mexicanum at Los Tuxtlas tropical rain forest. In: Davy, A.J., M.J. Hutchings y A.R. Watkinson (Eds.). *Plant Population Ecology*. Blackwell. Oxford. Inglaterra.
- Moloney, K.A. 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecology*, 69:1588-1598.
- Moloney, K.A. 1990. Shifting demographic control of a perennial bunchgrass along a natural habitat gradient. *Ecology*, 71:1133-1143.
- Núñez-Farfán, J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Oyama, A.K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de Chamaedorea tepejilote Liebm. (Palmae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Maestría Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Palomeque, R. 1988. Demografía y herbivoría de Omphalea oleifera (Euphorbiaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Pearcy, R.W., J. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel (Eds.). 1989. *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall. Londres, Inglaterra.
- Peet, R. & N.L. Christensen, 1987. Competition and tree death. *BioScience*, Vol. 37 No. 8: 586-595.

- Pérez-Ishiwara, J.R. 1990. Caracterización del microclima lumínico y sus efectos en el comportamiento reproductivo de una palma tropical. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM. México.
- Peters, C.M. 1986. Reproduction, growth and the population dynamics of Brosimum alicastrum Sw. in a moist tropical forest of central Veracruz, México. PhD thesis Yale University, EUA.
- Piñero D. y J. Sarukhán, 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. Journal of Ecology, 70:461-472.
- Piñero, D., J. Sarukhán y P. Alberdi, 1982. The cost of reproduction in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. Journal of Ecology, 70:473-481.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán, 1984. A population model of Astrocaryum mexicanum and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. Journal of Ecology, 72:977-991.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos, A. Mendoza, E. Alvarez-Buylla y J. Sarukhán. 1986. Demographic studies in Astrocaryum mexicanum and their use in understanding community dynamics. Principes, 30:108-116.
- Pope, D.J. y Lloyd. 1974. Hemispherical photography, topography and plant distribution. In: G. Evans, R. Bainbridge, y O. Rackham (Eds.) Light as an Ecological Factor: II. Blackwell. Oxford, Inglaterra.
- Quero, H.J. 1981. Pseudophoenix sargentii in the Yucatan Peninsula. Principes, 25:63-72.
- Read, R. 1968. A study of Pseudophoenix (Palmae). Gentes Herbarum, 10:169-213.
- Rich, P.M. 1988. Video image analysis of hemispherical canopy photography. In: P.W. Mausel (ed). First Special Workshop on Videography. Terre Haute, Indiana. American Society for Photogrammetry and Remote Sensing.
- Rich, P. M. 1989. A manual for analysis of Hemispherical Canopy Photography. Los Alamos National Laboratory, U.C. 80 p.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. LIMUSA. México, D.F. 432 p.

- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees
In: Tomlinson, P. & N. Zimmermann eds. Tropical Trees as
Living Systems. Cambridge Univ. Press. Cambridge,
Inglaterra.
- Sarukhán, J. & J. Harper, 1973. Studies on plant demography:
Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. I.
Population flux and survivorship. Journal of Ecology,
62:921-936.
- Sarukhán, J., M. Martínez-Ramos & D. Piñero, 1984. The
analysis of demographic variability at the individual
level and its population consequences. In: Dirzo, R. & J.
Sarukhán eds. Plant Population Ecology. Sinauer.
Sunderland, Mass. EUA.
- Secretaría de la Presidencia-UNAM. 1970. Carta de Climas
1:500,000 Cozumel 16Q-IV. Comisión de Estudios del
Territorio Nacional y Planeación-Instituto de Geografía,
UNAM. México.
- SEDUE, 1991. Especies raras, amenazadas, en peligro de
extinción o sujetas a protección especial y sus
endemismos, de la flora y fauna terrestres y acuáticas en
la República Mexicana. Diario Oficial de la Federación;
7-35; México, D.F. México.
- Sharp, W.M. & V.G. Sprague, 1967. Flowering and fruiting in
the white oaks. Pistillate flowering acorn development,
weather and yields. Ecology, 48: 243-251.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to Plant Population
Ecology. Longman. Londres, Inglaterra.
- Silvertown, J., M. Franco y K. McConway, 1992. A demographic
interpretation of Grime's triangle. Functional Ecology,
6:130-136.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza, en prensa.
Comparative plant demography: Relative importance of life
cycle components to the finite rate of increase in woody
and herbaceous perennials. Para publicación en ????
- Solbrig, O.T. 1980. Demography and natural selection In:
Solbrig, O.T. (Ed.) Demography and Evolution in Plant
Populations. Botanical Monographs, Vol. 15. Univ. of
California Press
- Solbrig, O.T. 1981. Studies on the population biology of the
genus Viola. II. The effect of plant size on fitness in
Viola sororia Evolution, 35:1080-1093.

- Solbrig, O.T. y D.J. Solbrig. 1979. Introduction to population biology and evolution. Addison-Wesley, Reading, Massachusetts.
- Solbrig, O.T., S.J. Newell y D.T. Kincaid. 1980. The population biology of the genus Viola. The demography of Viola sororia Journal of Ecology, 68:521-546.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review in Ecology and Systematic, 12:253-279.
- Tinoco, C. y C. Vázquez-Yanes. 1983. Diferenciación en poblaciones de Piper hispidum a condiciones de luz contrastantes en una selva tropical perennifolia. Biótica, 3:281-293.
- Tomlinson, P.B. 1963. Measuring growth rates in palms. Principes, 7:40-44.
- Turner, N.C. y P.J. Kramer. 1980. Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. Wiley, Nueva York, EUA.
- Udovic, D. 1981. Determinants of fruit set in Yucca whipplei: Reproductive expenditure vs. pollinators availability. Oecologia, 49:245-248.
- Vandermeer, J. 1977. Notes on density dependence in Welffia georgii Wendl. ex Burret, a lowland rain forest species in Costa Rica. Brenesia, 10:9-15.
- Vandermeer, J.H., J. Stout y G. Miller. 1974. Growth rates of Welffia georgii, Sacratea durissima and Iriartea gigantea. Principes 18:148-154.
- van Groenendael, J.M. 1985. Differences in life histories between two ecotypes of Plantago lanceolata L. In: White, J. ed. Studies on Plant Demography. A Festschrift for John L. Harper.
- Van Valen, L. 1975. Life, death and energy of a tree. Biotropica, 7:260-269.
- Venable, D.L. 1984. Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-histories. In: Dirzo, R. & J. Sarukhán (Eds.) Plant Population Ecology. Sinauer. Sunderland, EUA.
- Walters, L. y C. Field. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. Oecologia, 72:449-456.

Whigham, D.F., I. Olmsted, E. Cabrera y M.E. Harmon. 1991. The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall and woody debris in a dry tropical forest in northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica*, 23:434-441.

Wong, F.O. 1973. A study of the growth of the main commercial species in the Segalivd-Lokan F.R., Sabah. *The Malaysian Forester*, 36:20-31.

APENDICE I

LOCALIDAD RIA LAGARTOS

Población El Cuyo

Matriz de Transición

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 1128.08 |
| 0.04617 | 0.79000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.02100 | 0.96750 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.01350 | 0.81000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.19000 | 0.96080 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.120432

Matriz de Elasticidades

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04475 |
| 0.04475 | 0.10699 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.04475 | 0.28312 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.04475 | 0.11677 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04475 | 0.26936 |

Población Coloradas

Matriz de Transición

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 2182.70 |
| 0.04617 | 0.81600 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.04700 | 0.91500 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.01200 | 0.81400 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.18600 | 0.99000 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.199514

Matriz de Elasticidades

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.05821 |
| 0.05821 | 0.12384 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.05821 | 0.18719 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.05821 | 0.12290 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.05821 | 0.27504 |

LOCALIDAD XEL-HA

Población Xel-Ha

Matriz de Transición

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 1889.40 |
| 0.05818 | 0.68700 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.02100 | 0.85200 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.07000 | 0.01400 | 0.93300 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.06700 | 0.94000 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.083878

Matriz de Elasticidades

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04325 |
| 0.04325 | 0.07486 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.04325 | 0.15891 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.04325 | 0.26744 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04325 | 0.28255 |

Población Caleta

Matriz de Transición

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 1359.30 |
| 0.05180 | 0.81600 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.03400 | 0.97100 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.01500 | 0.92900 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.07100 | 0.95300 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.141739

Matriz de Elasticidades

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04423 |
| 0.04423 | 0.11080 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.04423 | 0.25155 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.04423 | 0.19315 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04423 | 0.22334 |

LOCALIDAD SIAN KA'AN

Población Ramonal

Matriz de Transición

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 2322.50 |
| 0.00075 | 0.83300 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.02800 | 0.94900 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.02900 | 0.94300 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04500 | 0.87500 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.000921

Matriz de Elasticidades

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01943 |
| 0.01943 | 0.09638 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.01943 | 0.35513 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.01943 | 0.31633 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01943 | 0.13501 |

Población Sian Ka'an

Matriz de Transición

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 1738.40 |
| 0.00075 | 0.92400 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00500 | 0.95600 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.02100 | 0.96000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04000 | 0.98200 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.007962

Matriz de Elasticidades

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01084 |
| 0.01084 | 0.11930 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.01084 | 0.19945 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.01084 | 0.21699 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01084 | 0.41005 |

APENDICE II

LOCALIDAD XEL-HA
Población Xel-Ha (Año 88-89)

Matriz de Transición

| | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 799.300 | 1042.04 | 1208.40 | 543.720 |
| 0.06135 | 0.20400 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.43900 | 0.43900 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.04100 | 0.24200 | 0.67900 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00300 | 0.10600 | 0.40000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.02800 | 0.41800 | 0.85300 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01800 | 0.02900 | 0.76900 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.15400 | 0.85700 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.14300 | 0.96740 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.03260 | 0.94000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.06000 | 0.95550 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04450 | 0.95870 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04130 | 0.99000 | 0.00000 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.064398

Matriz de Elasticidades

| | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00970 | 0.00697 | 0.00340 | 0.00085 |
| 0.02093 | 0.00496 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.01697 | 0.01191 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00396 | 0.01641 | 0.03589 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00056 | 0.01544 | 0.00963 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00493 | 0.01217 | 0.06903 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00382 | 0.01711 | 0.05448 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.02093 | 0.08648 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.02093 | 0.20874 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.02093 | 0.15815 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01122 | 0.09849 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00425 | 0.03858 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00085 | 0.01131 | 0.00000 |

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

LOCALIDAD RIA LAGARTOS
Población El Cuyo (Año 89-90)

Matriz de Transición

| | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|-----------|------------|-----------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00 | 0.00 | 439.20000 | 1026.50000 | 936.10000 | 358.90 |
| 0.04617 | 0.34500 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.29300 | 0.73100 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.01700 | 0.16500 | 0.55200 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.27600 | 0.42400 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01700 | 0.46100 | 0.75900 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.18600 | 0.65900 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.33100 | 0.59500 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00500 | 0.40500 | 0.42900 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.54300 | 0.90850 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.02800 | 0.09150 | 0.95000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.05000 | 0.94700 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.03600 | 0.85700 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.175772

Matriz de Elasticidades

| | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01783 | 0.01943 | 0.00387 | 0.00017 |
| 0.04131 | 0.01715 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.03572 | 0.05871 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00559 | 0.03572 | 0.03655 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.03754 | 0.02117 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00377 | 0.03754 | 0.07523 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04131 | 0.05268 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04043 | 0.04142 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00088 | 0.04043 | 0.02373 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.03823 | 0.12996 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00307 | 0.02040 | 0.09878 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00404 | 0.01673 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00017 | 0.00045 |

LOCALIDAD RIA LAGARTOS
Población Coloradas (Año 89-90)

Matriz de Transición

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|------------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00 | 0.0 | 0.1321 | 5.00000 | 2419.60000 | 1772.06 |
| 0.04600 | 0.46100 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.35500 | 0.62400 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.24000 | 0.46600 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.01600 | 0.39600 | 0.34500 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01700 | 0.51700 | 0.75600 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.13900 | 0.63400 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.30000 | 0.57200 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.35700 | 0.44500 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.07100 | 0.55500 | 0.33400 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.66600 | 0.95100 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04900 | 0.94900 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04100 | 0.99000 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.221981

Matriz de Elasticidades

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.03245 | 0.01066 | 0.00138 | |
| 0.04449 | 0.02695 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.04449 | 0.04643 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.03978 | 0.02452 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00472 | 0.03708 | 0.01644 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00270 | 0.04179 | 0.07219 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04449 | 0.04798 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04449 | 0.03916 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.03480 | 0.01993 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00969 | 0.03480 | 0.01674 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.04449 | 0.15615 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01204 | 0.04187 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00138 | 0.00589 | |

LOCALIDAD SIAN KA'AN
Población Ramonal (Año 88-89)

Matriz de Transición

| | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 680.000 |
| 0.00075 | 0.16800 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.33300 | 0.43700 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.08300 | 0.37500 | 0.52600 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.06300 | 0.10500 | 0.73600 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.31600 | 0.17000 | 0.80000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.18600 | 0.80600 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.19400 | 0.75700 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.23000 | 0.81800 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.15200 | 0.87000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.13000 | 0.99000 | 0.00000 |

Tasa finita de incremento poblacional (λ) = 1.033172

Matriz de Elasticidades

| | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01854 |
| 0.01854 | 0.00360 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.01373 | 0.01006 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00452 | 0.01215 | 0.01760 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00158 | 0.00271 | 0.01061 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01426 | 0.00429 | 0.06362 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01854 | 0.06579 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01854 | 0.05083 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01854 | 0.07049 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01854 | 0.09887 | 0.00000 | 0.00000 |
| 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.00000 | 0.01854 | 0.42521 | 0.00000 |

