

# Aspectos demográficos y distribución geográfica de dos especies de *Chamaedorea* en un bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas

Rubén Martínez-Camilo y Miguel A. Pérez-Farrera

Herbario Eizi Matuda,  
Escuela de Biología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

## Introducción

Los estudios demográficos de palmas en México se han realizado principalmente en los bosques tropicales perennifolios (Piñero *et al.*, 1977; Oyama, 1984; Oyama, 1987; Oyama, 1990; Oyama y Mendoza, 1990; Mendoza y Franco, 1998; Luna, 1999). Sin embargo, los estudios demográficos de plantas y en especial del grupo de las palmas, en los denominados bosques de niebla o bosques mesófilos de montaña (*sensu* Rzedowski, 1978) han sido poco documentados, a pesar de que son parte importante de la estructura del sotobosque de estos ecosistemas.

Dentro del grupo de las palmas, el género *Chamaedorea* es considerado como uno de los grupos vegetales más amenazados, debido principalmente a la reducción de su hábitat y a la explotación desmedida de algunas de las especies; cabe agregar que es uno de los grupos de palmas más ampliamente comercializado, por lo que es importante económicamente (Oyama, 1992; Quero, 1994; Johnson, 1996; Challenger, 1998). De las aproximadamente 100 especies del género *Chamaedorea* (Hodel,

1992), se tienen registradas alrededor de 15 especies en la Sierra Madre de Chiapas, dentro de las cuales se encuentran *Chamaedorea quezalteca* y *C. nubium*. Ambas se encuentran consideradas como especies amenazadas de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana (Anónimo, 2001) y crecen principalmente en los bosques mesófilos de montaña de esta región, los cuales son considerados como uno de los ecosistemas más amenazados de México y el mundo (Rzedowski, 1979; Challenger, 1998). La palma *Ch. quezalteca* es particularmente importante para la región por su aprovechamiento comercial, el cual deriva de la extracción de su follaje, por lo que tiene un alto valor económico como producto forestal no maderable. Recientemente, el corte de follaje se ha intensificado y el resultado ha sido una fuerte disminución en sus poblaciones naturales. Aunado a esto, los ecosistemas en donde crece, tales como el bosque tropical perennifolio y el bosque mesófilo de montaña están siendo destruidos.

El presente estudio pretende describir las principales características demográficas de *Ch. quezalteca* y *Ch. nubium*, como la estructura poblacional, el crecimiento y la supervivencia en una comunidad de bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biosfera El Triunfo. Así también, proporcionar información sobre aspectos relacionados con su distribución geográfica en la Sierra Madre de Chiapas, como lo es su rango altitudinal y presencia en áreas naturales protegidas. La intención, es generar información complementaria sobre los principales atributos demográficos y aspectos relacionados con su distribución geográfica.

## Método

### *Área de estudio*

El área de estudio se localiza en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, ubicada en la porción central de la Sierra Madre de Chiapas. La Reserva cuenta con una superficie total de 119177 hectáreas y abarca parte de los municipios de Pijijiapan, Mapastepec, Ángel Albino Corzo, La Concordia, Villacorzo, Siltepec y Montecristo de Guerrero. La Reserva se divide en cinco polígonos o zonas núcleos: El Triunfo, Ovando, cerro

Quetzal o Cuxtepec, El Venado y La Angostura, además de una zona de amortiguamiento (SEMARNAP, 1998).

Los cuadrantes permanentes fueron establecidos en la zona núcleo del Polígono III (Quetzal) de la Reserva de la Biosfera, específicamente en el sendero Monterrey a una altitud de 1899 m, entre los 15° 42' 86" y 92° 56' 13". El tipo de vegetación de la zona de estudio es el de bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978).

La región del cerro Quetzal, se caracteriza, al igual que toda la región, por poseer un relieve muy accidentado. La zona presenta cañadas y pendientes pronunciadas desde 60 hasta 70 %. Las altitudes varían en la zona núcleo desde 1200 hasta 2500 msnm. Los tipos de suelo son litosol, regosol eutrítico, feozem y háplico. Se caracteriza por poseer rocas ígneas intrusivas del paleozoico como son granito, rocas sedimentarias y volcánico-sedimentarias con calizas y areniscas. De acuerdo con información meteorológica de la estación de Custepeques (cercana al área de estudio) la temperatura media anual es de 21.7 °C y la precipitación anual total es de 2,056 mm (figura 1). El tipo de clima es A(C)w2(w)(i)gw".

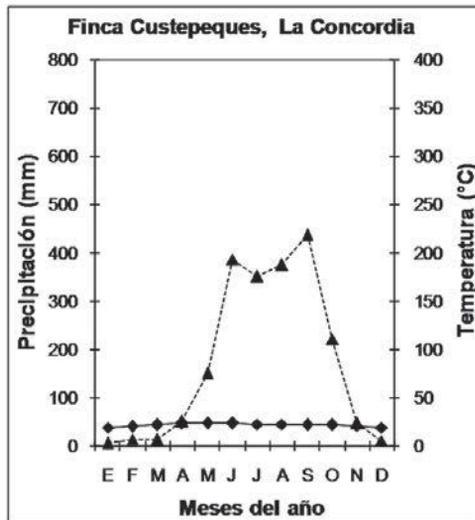


Figura 1. Diagrama ombrotérmico de la finca Custepeques, municipio de La Concordia (datos tomados durante 35 años. Fuente: CNA)

## Distribución geográfica

Para determinar la distribución geográfica de *Ch. quezalteca* y *Ch. nubium* se generó una base de datos a partir de las etiquetas de herbario de las colecciones del herbario Eizi Matuda (HEM) de la UNICACH, Herbario Nacional de la UNAM (MEXU), Academia de Ciencias de California (CAS), Missouri Botanical Garden (MO), Instituto de Historia Natural (CHIP) y de el Colegio de la Frontera Sur (CH). Adicionalmente, se realizaron recorridos en diversas zonas de la Sierra Madre de Chiapas, para evidenciar la presencia o ausencia de estas dos especies de palmas. La base de datos fue utilizada para generar un mapa de distribución de las palmas e información adicional, como el rango altitudinal en que se encuentran y su presencia o ausencia en Áreas Naturales Protegidas.

## Establecimiento de parcelas permanentes

Para el establecimiento de las parcelas permanentes se localizó un área que tuviera la mayor abundancia de palmas de *Ch. quezalteca* y *Ch. nubium*, por lo que la delimitación del área fue tomada de manera arbitraria. El área seleccionada contiene los elementos propicios para realizar el estudio como vegetación madura y conservada, abundancia de palmas y accesibilidad a la zona. Por las condiciones topográficas (presencia de pendientes fuertes y cañadas) se establecieron dos cuadros permanentes, siguiendo las dimensiones propuesta por Svenning (1999) de 20 x 20 m cada uno (800 m<sup>2</sup>).

## Características demográficas y mortalidad

Se realizaron censos durante tres periodos anuales. Cada doce meses se registró el número de individuos muertos. Para ello a cada una se le asignó un número progresivo con marcador permanente y cinta *flaggin*. Se calculó la mortalidad como tasa específica de mortalidad, en la cual se expresa la frecuencia relativa de ocurrencia de muerte dentro de subgrupos definidos en una población específica (Daniel, 2005). Se definió de la siguiente manera:

Número total de muertes en un subgrupo x en un periodo x

Población total en el subgrupo x específico en un periodo

\* K (1000)

Para establecer el patrón de distribución espacial se ubicó a cada individuo dentro de los cuadros. Para facilitar la toma de datos, se establecieron sub cuadros de 5 x 5 m. Todas fueron mapeadas y se determinó el patrón de distribución espacial utilizando el método propuesto por Greig-Smith (1983) y Kershaw (1973) en el que se analiza la varianza y el tamaño de cuadro.

Los individuos de *Ch. quezalteca* y *Ch. nubium* se agruparon en categorías de tamaños. Para ello se consideró la longitud del tallo (la cual se midió desde la base del tallo hasta la base del pecíolo de la hoja más apical). Para caracterizar las categorías de tamaños, se determinaron ocho categorías. Debido a que las dos especies varían en tamaño, para *Ch. quezalteca* se consideró lo siguiente: 0-50, 51-100, 101-150, 151-200, 201-250, 251-300, 301-350, >350 cm. Para *Ch. nubium*: 0-30, 31-60, 61-90, 91-120, 121-150, 151-180, 181-210, >210 cm.

Se registraron las principales características reproductivas de las dos especies de camedoras. Debido a que *Ch. quezalteca* y *Ch. nubium* son especies dioicas se definió la proporción de sexos que componen a las poblaciones, lo cual sólo fue posible determinando el sexo de las que se encontraban reproductivamente activas. En aquéllas con características de adultas (por la presencia de la marca floral) y que no fue posible determinarles el sexo, quedaron catalogadas como indeterminadas. Adicionalmente, se contó el número de infrutescencias y semillas producidas de manera directa.

## Resultados

### *Distribución geográfica*

*Chamaedorea quezalteca*. Esta especie de palma se distribuye desde la parte sur de México (Chiapas) hasta los países de Guatemala, El Salvador y Honduras. De manera general Hodel (1992), menciona rangos de distribución que oscilan entre los 1000 y 1500 msnm. En México, esta especie se ha reportado únicamente en el Estado de Chiapas, con una

distribución limitada en la Sierra Madre de Chiapas (figura 2), encontrándose entre las vertientes del Océano Pacífico y el Golfo de México. Esta palma se encuentra en las tres Reservas de la Biosfera que se distribuyen a lo largo de la Sierra: El Triunfo, Volcán Tacaná y La Sepultura. También se encuentra en la Zona de Protección de Flora y Fauna La Frailescana y en la Reserva Estatal Pico de Loro-Paxtal.

La presencia de esta especie en los bosques de la Sierra Madre varía en un rango altitudinal desde 900 hasta 2300 msnm. Se han encontrado poblaciones más abundantes en la vertiente del Golfo de México, en altitudes desde 1800 hasta 2000 msnm. En la vertiente del Pacífico, las poblaciones se desarrollan mejor a altitudes relativamente más bajas, desde los 1200 hasta 1500 msnm. *Ch. quezalteca* se encuentran en bosques tropicales perennifolios y bosques mesófilos de montaña, siendo más abundante en este último. También se encuentra, aunque con poblaciones muy escasas o raras en los bosques de coníferas.

*Chamaedorea nubium*. Esta especie presenta una distribución más amplia que *Ch. quezalteca* en la parte sur de México; se encuentra en los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas. En la parte de Centroamérica se ha encontrado en Guatemala y en El Salvador (Hodel, 1992). Se distribuye al igual que *Ch. quezalteca*, en la Sierra Madre de Chiapas, principalmente desde la parte central hasta la zona sureste. Aunque el patrón de distribución es semejante al de *Ch. quezalteca*, se encuentra menos representada en las colecciones. Es posible localizarla en las tres Reservas de la Biosfera: El Triunfo, Volcán Tacaná y La Sepultura, en la Zona de Protección de Flora y Fauna La Frailescana y posiblemente en la Reserva Estatal Pico de Loro-Paxtal (figura 2).

Sus poblaciones se desarrollan mejor en los bosques tropicales perennifolios y bosques mesófilos de montaña. Es de las pocas especies de camedora que pueden tener presencia en suelos ligeramente ácidos, en donde se encuentran bosques de pino, encino y cipresal, además de poder sobrevivir en áreas perturbadas o en recuperación. Su rango de distribución con respecto a la altitud es muy amplio ya que es posible encontrar poblaciones en altitudes desde los 700 hasta los 2300 msnm, teniendo una mayor abundancia entre los 1000 hasta 1500 msnm en ambas vertientes de la Sierra Madre de Chiapas, llegando a ser simpátrica con *Ch. quezalteca*.

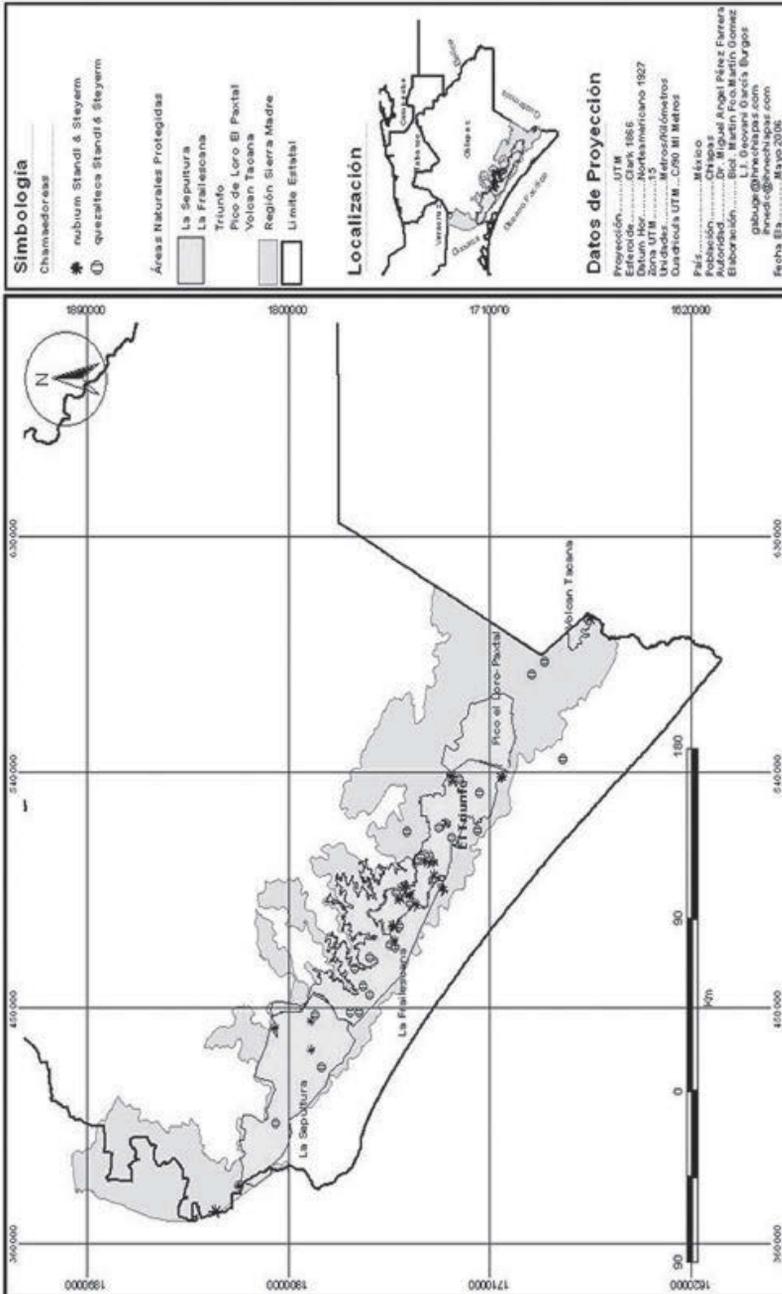


Figura 2. Distribución geográfica de *C. nubium* y *C. quezaltleca* en la Sierra Madre de Chiapas y en las Reservas de la Biosfera.

## Categorías de tamaños

Se censaron 443 individuos de las dos especies, 57.34 % fueron de *Ch. quezalteca* y 42.66 % de *Ch. nubium* (254 y 189, respectivamente). Las categorías de tamaños que presentan las poblaciones de ambas especies son semejantes a una J invertida, en donde las de talla pequeña representan la mayor proporción, disminuyendo hacia las categorías más grandes (figuras 3 y 4).

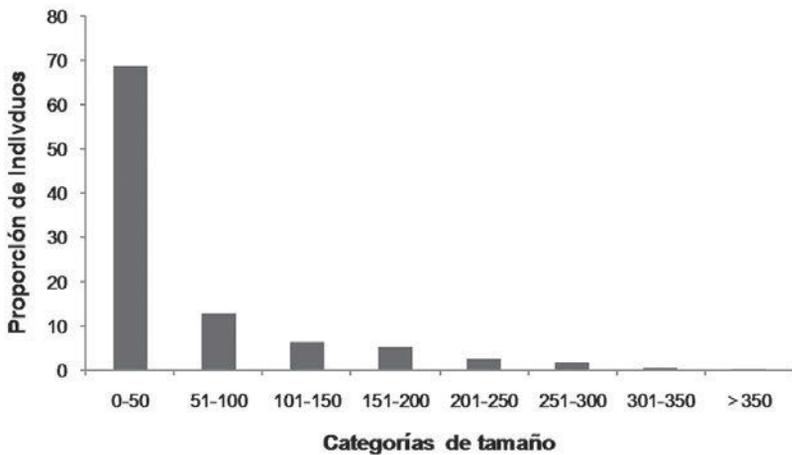


Figura 3. Distribución de frecuencias del tamaño (longitud del tallo) de *Ch. quezalteca* en un bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas.

## Distribución espacial

La prueba de la varianza/tamaño del cuadro 1 señala que la distribución espacial de *Ch. quezalteca* es agregada en tamaño de cuadro 4, equivalente a un área de 25 m<sup>2</sup> (figura 5). En *Ch. nubium* la distribución es agregada en tamaño de cuadro 2, equivalente a un área de 12.5 m<sup>2</sup> (figura 6).

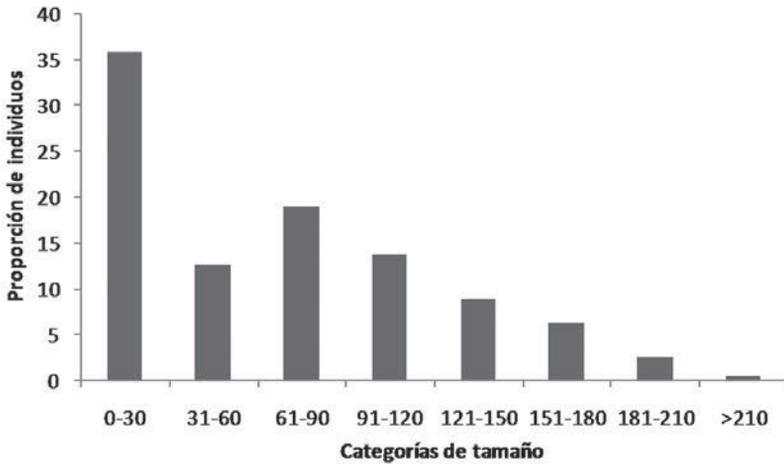


Figura 4. Distribución de frecuencias del tamaño (longitud del tallo) de *Ch. nubium* en un bosque mesófilo de montaña de la Reserva en la Biosfera El Triunfo, Chiapas.

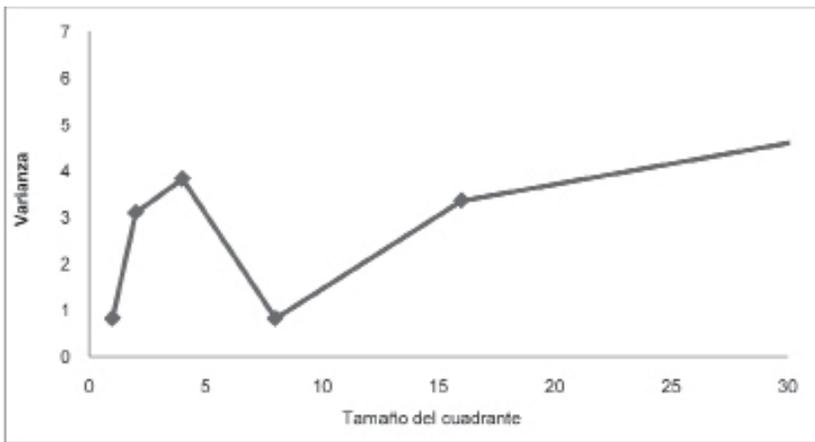


Figura 5. Distribución espacial de *Ch. quezalteca* en un área de 800 m<sup>2</sup> de bosque mesófilo de montaña, en el Polígono III en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas.

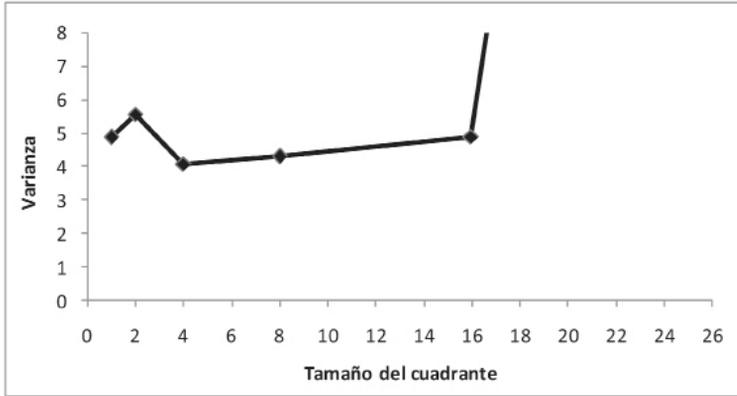


Figura 6. Distribución espacial de *Ch. nubium* en un área de 800 m<sup>2</sup> de bosque mesófilo de montaña en el Polígono III en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas.

### Características reproductivas

Durante los tres años del estudio, se registraron un total de 78 plantas adultas (53 para *Ch. nubium* y 25 de *Ch. quezalteca*) con presencia de estructuras reproductivas o vestigios de haberla presentado. A una gran proporción (48%) de estas se les encontraron vestigios de inflorescencias, sin embargo, no fue posible determinar el sexo (cuadro 1).

Cuadro 1. Número de individuos adultos encontrados durante tres años de estudio en un área de 800 m<sup>2</sup>

	Femenino	Masculino	No Determinado
<i>C. nubium</i>	17	13	23
<i>C. quezalteca</i>	3	8	14

En *Ch. quezalteca*, a pesar de ser la especie con el mayor número de individuos, no se encontraron que tuvieran producción de semillas reciente, de manera aislada se determinaron con algunas semillas de producciones anteriores, por lo que no fueron considerados.

Para *Ch. nubium* se localizaron 15 palmas durante los tres años de estudio que presentaron producción de inflorescencias e infrutescencias.

Del total, 6 tuvieron dos eventos reproductivos durante tres años y una presentó tres eventos. En 4 de ellas se encontraron 2 inflorescencias en un mismo evento reproductivo. De un total de 21 infrutescencias producidas. El número de frutos por individuo varía desde 2 hasta 25, con una mediana de 4 frutos (cuadro 2). No existe relación entre el número de frutos y la longitud del tallo en *Ch. nubium* (figura 7), por lo que la producción de frutos es independiente del tamaño de las plantas.

Cuadro 2. Atributos numéricos de la producción de frutos en *Ch. nubium*

	Frutos
Inflorescencias (N)	21
Media	8.0476
Mediana	4.0000
Desviación típica	7.13776
Varianza	50.948
Rango	23.00
Mínimo	2.00
Máximo	25.00

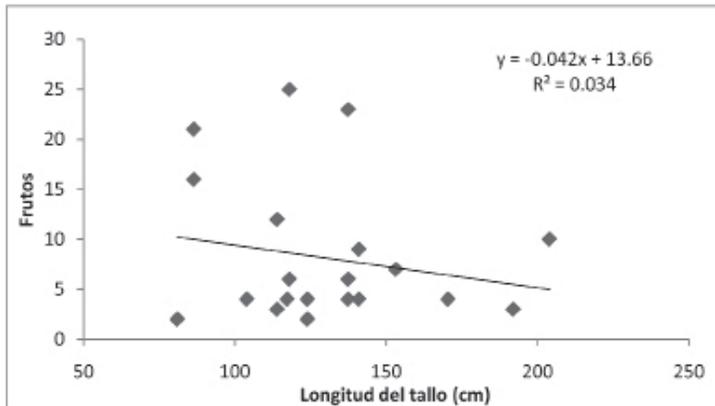


Figura 7. Relación entre la longitud del tallo y la producción de frutos en *Ch. nubium* (N=25).

## Mortalidad

Se ajustó la tasa de mortalidad encontrada para cada categoría de clase por 1000 palmas. En *Ch. quezalteca*, la tasa de mortalidad presenta una tendencia a disminuir conforme aumenta el tamaño de los individuos (figura 8). Durante los tres periodos anuales, no se registraron muertes para las últimas 3 categorías en esta palma.

Respecto a *Ch. nubium*, la tasa de mortalidad presenta dos picos (figura 9), uno en la segunda categoría (31-60) y otro en la categoría 151-180, por lo cual son las clases con mayor tasa de mortalidad. Sin embargo, esto debe considerarse con premura, los picos altos consideran el bajo número de plantas encontradas en cada clase y una proporción de individuos muertos más alto con respecto a las otras clases.

Las curvas de supervivencia se obtuvieron de una tabla de vida estática para la población. Las tendencias en la curva de supervivencia en ambas especies son intermedias entre la II y III (figura 10 y 11) (según Pearl, 1928). En esta tabla la tendencia señala principalmente la intensa mortalidad de las poblaciones en las etapas iniciales. Las palmas que sobreviven a estas etapas elevan su tasa de supervivencia.

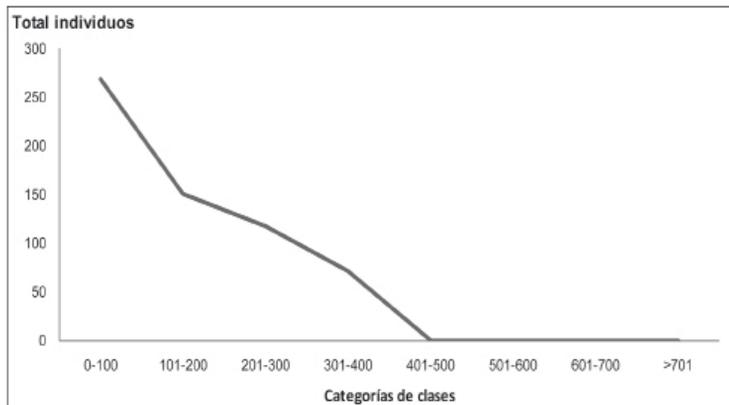


Figura 8. Tasa de mortalidad específica (por 1000 individuos) de *Ch. quezalteca* en un periodo de tres años.

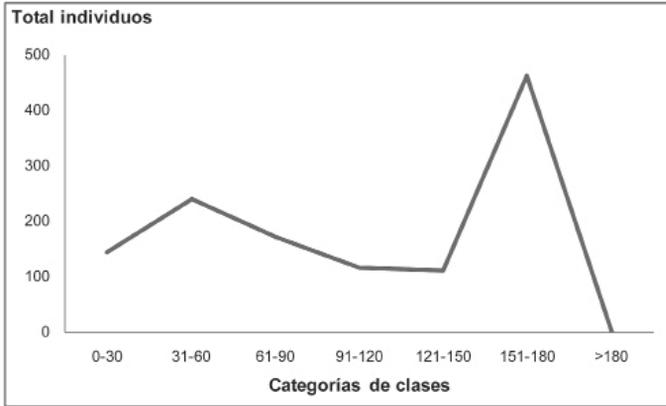


Figura 9. Tasa de mortalidad específica (por cada 1000 individuos) de *Ch. nubium* en un periodo de tres años.

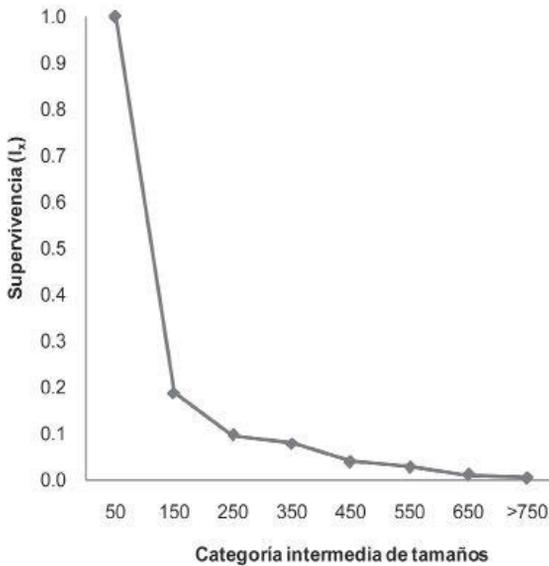


Figura 10. Curva de supervivencia de *Ch. quezalteca* basada en una tabla de vida estática. Debido a que se desconoce la edad, se considera la supervivencia con respecto a la categoría de tamaños.

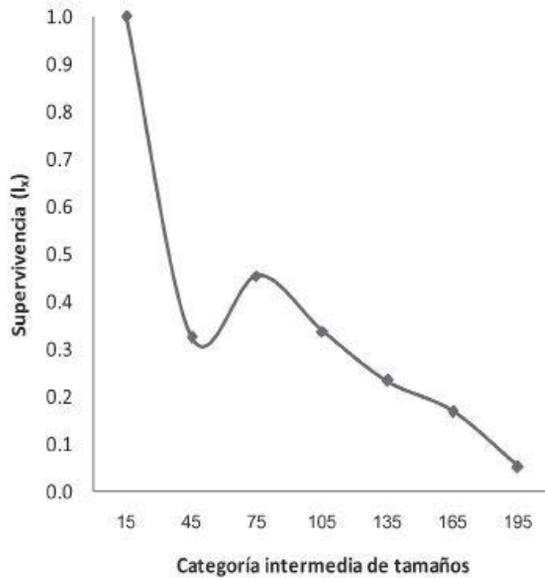


Figura 11. Curva de supervivencia de *Ch. nubium* basada en una tabla de vida estática. Debido a que se desconoce la edad, se considera la supervivencia con respecto a la categoría de tamaños.

## Discusión y conclusión

La densidad poblacional encontrada para *Ch. quezalteca* y *Ch. nubium* fue de 254 y 189 individuos en un área de 800 m<sup>2</sup>. Estas densidades son semejantes a las encontradas en otras especies de palmas como *Ch. tepejilote*, con densidades desde 0.11 hasta 0.23 individuos por m<sup>2</sup> (Oyama, 1984) y *Astrocaryum mexicanum* desde 0.10 hasta 0.28 m<sup>2</sup> (Piñero *et al.*, 1977). Estas densidades en ocasiones son características de la vegetación donde se encuentra, a menudo son consideradas como elementos importantes en la estructura y composición del estrato inferior (sotobosque) y un elemento fisonómico notable (Oyama, 1984; Scariot, 1999), incluyendo el bosque mesófilo de montaña localizado en el Polígono III de la Reserva de la Biosfera El Triunfo.

## Categorías por tamaños

La composición por categorías de tamaños en *Ch. nubium* y *Ch. quezalteca* presenta mayor afinidad a la que Bongers *et al.* (1988) denominan de Tipo I, el cual se caracteriza por una disminución en la frecuencia de individuos con el aumento en el tamaño (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). La mayor abundancia en la composición por categorías de tamaño con talla pequeña en ambas especies refleja la presencia de micrositios favorables para el establecimiento y la germinación de las mismas. Las tendencias en las figuras 3 y 4 son muy parecidas a las encontradas para las palmas *Reinhardtia gracilis*, *Euterpe edulis*, *Ch. tepejilote* y *Ch. elatior* con una forma de "J" invertida, lo que indica un buen proceso de regeneración o reclutamiento en la población y característico de especies en clímax (Oyama, 1984, 1987; Mendoza, 1991; Silva-Matos *et al.*, 1999).

Una característica de la estructura obtenida en *Ch. nubium*, donde una clase intermedia (31-60 cm) presenta un decremento con respecto a la anterior y a la siguiente, sugiere que probablemente en años anteriores haya existido un evento estocástico que ocasionó una menor representación de esa categoría.

## Distribución espacial

Ambas especies presentan una distribución agregada. Algunas características físicas del medio aparentemente no influyen de manera directa en las poblaciones de palma camedor. Observaciones hechas indican que las poblaciones estudiadas tienen gran representatividad principalmente en lugares con pendientes suaves (como el área de estudio), pero también en zonas con pendientes pronunciadas e incluso en cañadas de difícil acceso. De manera general, estas características señalan la tolerancia a la baja intensidad lumínica y a zonas con pendientes ligeras. Actualmente, no hay información relevante acerca de las características de dispersión de las especies de estudio que nos pueda indicar las formas de distribución. Aunque las observaciones parecen indicar que la mayoría de plántulas encontradas se presentaban alrededor de

plantas adultas, lo que parece señalar que las semillas son dispersadas principalmente por gravedad.

Bongers *et al.* (1988) encontraron que *Ch. tepejilote* muestra un patrón agregado en un área de una hectárea y Oyama (1987) señala, para esta misma palma, un patrón de distribución aleatoria de los individuos machos, hembras y de toda la población. Sin embargo, para el segundo caso se utilizó un método sin área. Aunque no se señalan las posibles causas que determinan el tipo de distribución, Oyama (1987) menciona que la distribución puede estar reflejando la ubicación espacial de las diferentes especies en función de la dinámica de regeneración de la selva, en donde las condiciones particulares de cada micrositio determinan el establecimiento de las especies con diferentes estrategias ecológicas. Svenning (2001), por su parte, señala la importancia de la influencia de la heterogeneidad microambiental sobre la distribución local de las palmas y sobre la conducta y dispersión de semillas. Por lo que se requieren estudios que detallen la influencia del medio sobre la distribución espacial de las palmas de estudio.

## Características reproductivas

Solo se encontraron infrutescencias en *Ch. nubium*, las variaciones de producción de semillas son altas y van desde 2 hasta 25. El comportamiento en la producción aparentemente es característico del género *Chamaedorea*, Oyama (1987) encontró variaciones en la producción de frutos de *Ch. tepejilote* desde 5 hasta 400 frutos. Sin embargo, la proporción de frutos en *Ch. nubium* es más baja con respecto a esta especie. En cuanto a la relación en la producción de frutos con la longitud del tallo, no se encontró una relación significativa, por lo que la longitud de los tallos no está asociada a la producción de frutos. Otros mecanismos pueden estar más asociados con la producción de frutos, por ejemplo los procesos de polinización y con ello la eficiencia en la fecundación. Oyama (1997) menciona un promedio de 20 % en el rendimiento entre el número de flores y frutos de *Ch. tepejilote*, promedio muy bajo y que posiblemente está asociado a restricciones morfológicas entre el tamaño de las raquilas de la inflorescencia y el tamaño de los frutos, más que

a una limitación de polinizadores o recursos. Estudios en *Reinhardtia gracilis* han encontrado proporciones relativamente bajas de producción de semillas con un promedio en el rendimiento reproductivo de 5.8, 4.53 y 5.03 semillas en tres periodos anuales, la cual está dada por bajas tasas de fecundidad. Otros factores que influyen en la baja producción de frutos es la alta sensibilidad a la defoliación, la cual incide en la supresión de la formación de frutos (Oyama y Mendoza, 1990). Ante ello, se requieren estudios más detallados para conocer los porcentajes de fecundación y producción de semillas en las dos especies estudiadas.

## Mortalidad y supervivencia

En ambas especies la curva de supervivencia obtenida es intermedia entre la II y la III, las cuales se caracterizan por presentar una alta mortalidad en las primeras fases de vida de las plantas. Debido a que no se les pudo determinar la edad, la figura de supervivencia está considerando el punto medio de cada categoría de acuerdo al tamaño. La mayor tasa de mortalidad en las dos especies se presentaron en las primeras fases, por lo que éstas son las más vulnerables. Esto se puede explicar por una serie de factores que ocurren en la susceptibilidad de las clases iniciales. Por ejemplo, observaciones de campo indican que la mayoría de plántulas, de ambas especies, que apenas contaban con algunos centímetros de altura aún tenían vestigios de las semillas, pero todavía no se encontraban totalmente establecidas en el sustrato e incluso estaban suspendidas entre la abundante hojarasca que caracteriza el suelo de los bosques mesófilos de montaña, lo cual las hace más susceptibles a ser removidas o pisadas por los animales que transitan en esta área. El pisoteo de plántulas, puede ser una de las causas principales de mortalidad. Otro factor es la caída de ramas y troncos, lo cual afecta en particular a las clases intermedias y grandes. Oyama (1987, 1997) señala que en *Ch. tepejilote* la etapa más crítica es el de las plántulas, que los daños mecánicos (caída de ramas, árboles, lluvias, etc.) son los que influyen notoriamente en la sobrevivencia de este estadio.

Otras causas observadas y que inciden en la mortalidad posterior a las primeras clases es la defoliación accidental, que afectó principalmente a *Ch. nubium* y que fue provocada por el paso de animales. *Ch. quezalteca* es una especie más grande, en tamaño que *Ch. nubium*, por lo que es menos vulnerable a la defoliación accidental y a ser arrollada por animales, además, aparentemente resiste más a la caída de ramas y troncos. Se observaron plantas que mostraban haber sido tumbadas o dobladas por troncos e incluso algunas aún tenían encima restos de troncos. Un estudio realizado en una palma del género *Podococcus* que semeja el tamaño de *Ch. quezalteca* demostró que la caída de árboles o partes de ellos afectaba a 6 % de la población mayor a 1 decímetro pero que generalmente no eran letales (Bullock, 1980). Estudios en *Astrocaryum mexicanum* indican que en promedio, cuatro de cada cien palmas son golpeadas y dobladas al año por la caída de ramas y árboles, de las cuales sólo una muere (Martínez-Ramos, 1997), por lo que esta palma camedor presenta características semejantes a las descritas. De manera general, las tendencias de mortalidad de las especies previamente reportadas y las del presente estudio indican que la mortalidad es mayor entre las plantas más pequeñas (Oyama, 1987,1992; Silva-Matos *et al.*, 1999).

## Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el Sistema de Investigación Benito Juárez (SIBEJ) del CONACYT con clave 20000506014 y del Fondo Sectorial CONACYT-SEMARNAT con el proyecto “Ecología de poblaciones de especies amenazadas del género *Chamaedorea* Willd. de la Sierra Madre de Chiapas” con clave SEMARNAT-2004-C01-272. Gracias al apoyo en el trabajo de campo de Nayely Martínez Meléndez, Fernando Rodríguez García, Luis Enrique Domínguez y al apoyo logístico de la CONANP (Reserva de la Biosfera El Triunfo) especialmente a los guardaparques Marco Tulio, Pedro y Luis. Finalmente a Martín Martín Gómez por la elaboración del mapa de distribución de las especies y a Ana E. Mendoza Ochoa por sus comentarios y críticas al manuscrito.

## Bibliografía

Anónimo, 2001, “Especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial. NOM-059- ECOL”, *Diario Oficial de la Federación*, Secretaría del Medio ambiente y Recursos Naturales y Pesca, Instituto Nacional de Ecología, México D. F. s.p.

Bongers F., J. Pompa J., Meave y J. Carabias, 1988, “Structure and Floristic Composition of the Lowland rain Forest of Los Tuxtlas, México” in *Vegetation* 74: 55-80.

Bullock S. H., 1980, “Demography of an Undergrowth Palm in Littoral Cameroon” in *Biotropica*, 12: 247-255.

Challenger A., 1998, *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*, CONABIO-UNAM-SIERRA MADRE, A.C. México.

Daniel W. W., 2005, *Biostatistics*, Wiley, USA.

Greig-Smith, P., 1983, *Quantitative Plant Ecology*, 3<sup>rd</sup> Ed., *Studies in Ecology* 9. Backwell, London. Pág. 54-104.

Hodel D. R. 1992. *Chamaedorea Palms. Species and their Cultivation*, University of California, Allen Press, Lawrence, Kansas.

Johnson D., 1996, "Palms, Their Conservation and Sustained Utilization", Press 70, Salisbury, UK.

Kershaw A. K., 1973, "Quantitative and Dynamic Plant Ecology", Second edition, Edward Arnold, London.

Luna R. R., 1999, "*Demografía y genética poblacional de Chamaedorea elatior en la Selva de Los Tuxtlas, Veracruz*", tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Martínez-Ramos M. 1997. "Astrocaryum mexicanum", en González S. E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.), 1997, *Historia Natural de los Tuxtlas*, 1ª Ed. Univ. Nac. Aut. México.

Martínez-Ramos M. y E. Álvarez-Buylla, 1995, "Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México" en *Bol. Soc. Bot. México* 56: 121-153.

Mendoza A., 1991, *Demografía e integración clonal en Reinhardtia gracilis, una palma tropical*, tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México.

Mendoza, A. and M. Franco, 1998, "Sexual Reproduction and Clonal Growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an Understory Tropical Palm" in *American Journal of Botany* 85 (4): 521-527.

Oyama K., 1984, *Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Chamaedorea tepejilote (Palmae)*, tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

Oyama K., 1987, *Demografía y dinámica poblacional de Chamaedorea tepejilote Liebm. (Palmae) en la Selva de Los Tuxtlas, Veracruz (México)*, tesis maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. 222 pp.

Oyama K., 1990, "Variation in Growth and Reproduction in the Neotropical Dioecious Palm *Chamaedorea tepejilote*" in *Journal of Ecology* 78: 648-663.

Oyama K., 1992, *Conservation and Exploitation of Tropical Resources: the Case of Chamaedorea palm*. *Evolutionary Trends in Plants* 6: 17-20.

Oyama K., 1997, *Chamaedorea tepejilote.*, en González S. E., R. Dirzo y R. C. Vogt. 1997 (Eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*, Ed. Univ. Nac. Aut. México.

Oyama K. y A. Mendoza, 1990, Effects of Defoliation on Growth, Reproduction and Survival of a Neotropical Dioecious Palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22: 119-123.

Pearl R., 1928, *The rate of Living*, Knopf, New York.

Piñero D., J. Sarukhán, y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas: *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones, en *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 37: 69-117.

Quero H.J., 1994, “Las palmas de México: presente y futuro” en *Bol. Soc. Bot. México* 55: 123-127.

Rzedowski, J., 1978, *Vegetación de México*, 1ª Ed. Limusa. México.

Scariot A., 1999, “Forest Fragmentation Effects on Palm Diversity in Central Amazonia in *Journal of Ecology* 87: 66-76.

SEMARNAP., 1998, *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo*, 1ª Ed., México.

Silva-Matos M. D., R. P. Freckleton, y A. R. Watkinson, 1999, “The Role of Density Dependence in the Population Dynamics of a Tropical Palm” in *Ecology* 80: 2635-2650.

Svenning J. C., 1999, “Microhabitat Specialization in a Species Rich Palm Community in Amazonian Ecuador” in *Journal of Ecology* 87: 55-65

