



NOTA CORTA [SHORT NOTE]

**ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Ceratozamia mexicana* BRONGN. (ZAMIACEAE) EN UN AMBIENTE CONSERVADO Y EN UNO PERTURBADO**

**[POPULATION STRUCTURE AND SPATIAL DISTRIBUTION OF *Ceratozamia mexicana* BRONGN. (ZAMIACEAE) IN PRESERVED AND DISTURBED ENVIRONMENTS]**

**Andrés Rivera-Fernández<sup>1</sup>, Pablo Octavio-Aguilar<sup>2</sup>, Nadia G. Sánchez-Coello<sup>3</sup>, Lázaro R. Sánchez-Velásquez<sup>3</sup>, Santiago M. Vázquez-Torres<sup>4</sup> y Lourdes G. Iglesias-Andreu<sup>3\*</sup>**

<sup>1</sup>Universidad Veracruzana, Facultad de Ciencias Agrícolas-Xalapa. Circuito Gonzalo Aguirre Beltrán s/n, Zona Universitaria. Xalapa, Veracruz, México. rifa17@hotmail.com

<sup>2</sup>Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria. Blvd. E. Portes Gil 1301 Poniente. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. aguilpo@yahoo.com.mx

<sup>3</sup>Universidad Veracruzana, Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada. Av. de las Culturas Veracruzanas 101. Xalapa, Veracruz, México. lasanchez@uv.mx

<sup>4</sup>Universidad Veracruzana, Centro de Investigaciones Tropicales. Ex-Hacienda Lucas Martín, Privada de Araucarias s/n. Xalapa, Veracruz, México. savazquez@uv.mx

\*Autor para correspondencia: xliglesias@gmail.com

**RESUMEN**

Las poblaciones vegetales son afectadas por factores bióticos y abióticos que influyen en los procesos de regeneración poblacional. Los objetivos de este trabajo fueron conocer la estructura poblacional de *Ceratozamia mexicana* bajo dos condiciones contrastantes (sitio conservado y sitio perturbado), y determinar si la estructura sexual, la densidad poblacional y la distribución espacial de *C. mexicana* son modificadas por efecto de la perturbación. Se utilizaron ocho parcelas de 25 m<sup>2</sup> en cada sitio (conservado y perturbado). Se determinó la estructura y distribución espacial de los sitios. Los métodos incluyeron análisis de varianza, índices de distribución espacial, además de factores edáficos y climáticos determinados por métodos convencionales para su comparación. El sitio conservado mostró una estructura demográfica de "J" invertida, mientras que el perturbado varió ligeramente con una distribución más discontinua. La densidad poblacional fue de 0.78 individuos/m<sup>2</sup> en el sitio conservado y de 0.26 individuos/m<sup>2</sup> en el perturbado. La distribución espacial para todas las fases de desarrollo de la planta fue aleatoria, con excepción de la etapa de plántula, que fue agregada. Los resultados mostraron que la perturbación disminuye la densidad de las plantas además de eliminar individuos reproductivos, lo que pone en riesgo la persistencia de la población.

**Palabras clave:** Distribución espacial; perturbación; cícadas; estructura sexual.

**SUMMARY**

Vegetal populations are affected by biotic and abiotic factors that influence the regeneration processes. The aims of this study were to know the population structure of *Ceratozamia mexicana* under two contrasting conditions (conserved site and disturbed site), and to determine if the sexual structure, the population density and the spatial distribution of *C. mexicana* are modified by effect of disturbance. Eight plots of 25 m<sup>2</sup> within each site (conserved and disturbed) were used. The structure and spatial distribution of the sites were determined. The methods included analysis of variance, spatial distribution indexes, and climatic and edaphic factors determined by conventional methods for their comparison. The conserved site showed a demographic structure of an inverted "J", while the disturbed site varied slightly with a more discontinuous distribution. Population density was 0.78 individuals/m<sup>2</sup> in the conserved site and 0.26 individuals/m<sup>2</sup> in the disturbed site. The spatial distribution for all the development stages of the plant was at random, with the exception of the seedling stage which was aggregated. The results showed that the perturbation decreases the density of plants and removes reproductive individuals, which threatens the persistence of the population.

**Key words:** Spatial distribution; perturbation; cycads; sexual structure.

## INTRODUCCIÓN

México es uno de los países con mayor diversidad de cícadas, plantas longevas consideradas como fósiles vivientes, pues cuenta con 54 de las 326 especies conocidas a nivel mundial. De los géneros *Ceratozamia*, *Dioon* y *Zamia* el primero es el más importante en México por número de especies (25), seguido de *Zamia* (16) y *Dioon* (13) (Haynes, 2011). *Ceratozamia mexicana* Brongn. es endémica de México (Sánchez-Tinoco *et al.*, 2000; Whitelock, 2002), y está amenazada por el comercio, la extracción ilegal y la destrucción de su hábitat (Vovides *et al.*, 1997; Sánchez-Tinoco *et al.*, 2000; DOF, 2010). La lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) la registra como vulnerable y con poblaciones decrecientes (Vázquez *et al.*, 2010).

Las perturbaciones alteran la estructura de los ecosistemas, cambiando la disposición de los recursos y el medio físico (White y Walker, 1997). La fragmentación ejerce una presión de selección particular sobre las categorías menos adaptadas, y consecuentemente induce cambios demográficos que incrementan el riesgo de extinción de las poblaciones (Barrett y Kohn, 1991). Existe gran cantidad de información científica que muestra la relación entre la pérdida de hábitat, la disminución drástica de las poblaciones y la fragmentación de la vegetación (González y Hamrick, 2005).

El impacto de la perturbación puede ser estimado a partir de diversos indicadores (Tomimatsu y Ohara, 2003), tales como la estructura de edades y sexos, ya que estos pueden considerarse como mediciones integradoras y con buena representatividad (INE, 2003), así como los patrones de agregación espacial, ya que estos se ven afectados drásticamente por las presiones antrópicas (Clark y Clark, 1987; Yamada y Suzuki, 1997; Dias y Nunes-Freitas, 2004), además de múltiples factores ambientales como el clima, el suelo, el relieve, la geología y factores bióticos tales como dispersores y depredadores (Caldato *et al.*, 2002). La mayoría de las plantas del sotobosque en los bosques tropicales, como es el caso de *Zamia skinneri*, se ven afectadas por los cambios en la disponibilidad de luz (Clark y Clark, 1987), por lo tanto, cualquier alteración en las características del dosel afecta la germinación, la tasa de crecimiento y la supervivencia de las plantas (Brienen y Zuidema 2006).

Los árboles tropicales y subtropicales se distribuyen de manera agregada (Sakai y Oden, 1983; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995), de igual manera lo hacen las especies de estadios iniciales de sucesión y de hábitats fragmentados (Nasi, 1993). Este patrón está asociado a una baja dispersión y a una alta mortalidad denso dependiente en las etapas tempranas,

probablemente por favorecer las condiciones que atraen a patógenos y plagas (Janzen, 1970), aunque de manera contraria pueda existir un efecto de facilitación entre las plántulas y la planta madre (Howe, 1989). Solo pocas plantas, las mejor adaptadas, llegan a transitar a etapas posteriores, aunque la alta mortalidad por factores ambientales podría favorecer la supervivencia de aquellas plantas establecidas en mejores condiciones y no necesariamente aquellas con mayor adecuación. En este caso, el patrón de agregación espacial en etapas posteriores sería denso independiente, favorecido por la mortalidad compensatoria de plantas agregadas alrededor de la madre (Janzen, 1970; Connell, 1971), dando lugar a distribuciones dispersas o uniformes.

Los estudios sobre densidad y estructura poblacional en áreas perturbadas, principalmente en especies amenazadas, proporcionan información básica para analizar su persistencia a largo plazo y para la toma de decisiones en la aplicación de técnicas de manejo y conservación (Terra *et al.*, 2001; Álvarez-Yépez *et al.*, 2011). En este contexto, las poblaciones de cícadas son frecuentemente escasas y con distribuciones espaciales agregadas en amplitudes ambientales restringidas (Ornduff, 1985; Norstog y Nicholls 1997). Tal es el caso de *Dioon edule* (Octavio-Aguilar *et al.*, 2008), *D. merolae* (Lázaro-Zermeño *et al.*, 2011), *Ceratozamia matudae* (Pérez-Farrera *et al.*, 2000; Pérez-Farrera y Vovides, 2004), *C. mirandae* y *Zamia soconuscensis* (Pérez-Farrera *et al.*, 2006).

Con base en lo anterior se plantearon los siguientes objetivos para el presente trabajo: 1) conocer la estructura poblacional de *C. mexicana* bajo dos condiciones contrastantes (sitio conservado y sitio perturbado), y 2) determinar si la estructura sexual, la densidad poblacional y la distribución espacial de *C. mexicana* son modificadas por efectos de la perturbación, como los cambios en la luminosidad y en la humedad del suelo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en una población de *C. mexicana*, en un área conservada y otra perturbada, en la localidad de Coacoatzintla, Veracruz (19°39'14" N y 96°56'30" O), a una altitud de 1460 msnm. El clima es templado húmedo con temperatura media anual de 18 °C y precipitación media anual de 1780 mm (INEGI, 2006). El sitio conservado tiene un área aproximada de 4 ha con acceso restringido; el sitio con perturbación tiene un área similar y se encuentra inmerso en dos potreros.

### Datos de campo

El estudio inició en febrero de 2009 y concluyó en septiembre de 2010, ya que en esos meses se pueden

encontrar estróbilos masculinos y femeninos maduros (Sánchez-Tinoco *et al.*, 2000). El sexo de los individuos se determinó por la presencia de los estróbilos o por la base persistente de los mismos del ciclo anterior. Con esta información se estimó la proporción sexual poblacional. Debido a la naturaleza hipogea de la planta, se decidió utilizar el perímetro del tronco como una medida correlacionada con los atributos de vida de la especie. En cada parcela se registraron y etiquetaron todas las plantas y se clasificaron con base en su etapa de crecimiento para determinar la estructura poblacional de cada sitio:

1. Plántulas: se contabilizaron todos los individuos que presentaban una o dos hojas con seis folíolos o menos y estaban unidas a la semilla.
2. Juveniles: todas aquellas plantas con más de seis folíolos y con una circunferencia menor a 34 cm, talla correspondiente al primer evento reproductivo registrado.
3. Adultos reproductivos: individuos con estructuras reproductivas o vestigios de las mismas. El más pequeño tenía un tallo con 34 cm de perímetro.
4. Adultos no reproductivos: individuos mayores de 34 cm de perímetro pero sin estructuras reproductivas o vestigios visibles de las mismas.

### Sitio conservado

Este sitio se encuentra inmerso en un manchón conservado de bosque mesófilo de montaña, con una pendiente promedio mayor a 60°, lo que dificulta el acceso de ganado bovino y personas. Mediante un muestreo sistemático se seleccionaron ocho parcelas permanentes de 25 m<sup>2</sup> (5 x 5 m) con una superficie total de 200 m<sup>2</sup>. Las parcelas se ubicaron a lo largo de un gradiente altitudinal de 1550 hasta 1700 msnm, alejadas a más de 250 m de cualquier construcción y/o camino. Es un predio particular cercado, lo que garantiza aún más la restricción del acceso.

### Sitio con perturbación

El estudio se centró en dos potreros con presencia de remanentes de vegetación dentro de los cuales se localizó a *C. mexicana*; para estos casos las parcelas no fueron aleatorizadas, sino que el muestreo fue dirigido y se eligieron exclusivamente las zonas donde se presentaba la planta, ya que no había una continuidad de la vegetación. La pendiente de este sitio es variable con un máximo de 30°. De igual manera se localizaron ocho parcelas de 25 m<sup>2</sup> para facilitar el contraste con el sitio conservado.

### Índices de perturbación

El impacto de la perturbación fue medido a partir de tres indicadores: la cobertura del dosel, la humedad y la profundidad del suelo. La medición de la cobertura

del dosel fue realizada con un densiómetro esférico de 24 cuadros (Forestry Suppliers Inc.) para medir la cantidad de luz que penetra el dosel. En cada parcela se realizaron cuatro lecturas en cada punto cardinal y una en el centro, con lo que se obtuvo un promedio por parcela. Los valores de porcentaje de luminosidad por parcela en cada sitio fueron comparados después de la transformación por el arco seno de la  $\sqrt{x}$ .

La humedad del suelo fue calculada para cada parcela mediante la extracción de 1 kg de este a una profundidad de 0 a 20 cm en los cuatro puntos cardinales y en el centro de la misma. El método de determinación fue gravimétrico por pesaje de cada muestra y secado en estufa hasta peso constante.

En cada parcela se determinaron las variables edafológicas contenido de humedad, pH, materia orgánica, nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio (DOF, 2002). Para estas medidas se tomaron cinco muestras de 1 kg por cuadrante, mismas que se mezclaron para tomar finalmente 1 kg de la mezcla para el análisis.

Con los datos obtenidos se realizó un análisis múltiple de Kruskal-Wallis para muestras independientes, debido a que los datos no correspondían con una distribución normal, y posteriormente se hicieron correlaciones múltiples de Spearman con una corrección de Bonferroni para saber si existía relación entre las variables del suelo y la proporción de sexos.

Para el caso de la profundidad de suelo, se efectuaron perfiles de suelo en cada parcela donde se midió la profundidad del mismo. Los valores registrados para estas dos últimas variables fueron comparados bajo un diseño experimental completamente aleatorizado.

### Densidad poblacional

Cada individuo fue mapeado dentro de los cuadrantes utilizando un GPS. Con estas referencias se calcularon las distancias en metros entre individuos. Usando la matriz de distancias euclidianas, se determinó si existía una relación espacial significativa entre los sexos a través de un análisis de varianza, y se usaron pruebas de t para la comparación de promedios de las distancias entre individuos masculinos y femeninos.

La densidad poblacional se calculó con base en el número promedio de plantas por parcela (juveniles y adultos en 25 m<sup>2</sup>) en cada sitio. La comparación de los valores encontrados de número de individuos por parcela se realizó mediante parcelas pareadas de Wilcoxon mediante el programa InfoStat.

### Distribución espacial

Se determinó la distribución espacial de *C. mexicana* mediante el índice de Morisita (1959). Cuando este

índice de agregación es igual a 1, la distribución es al azar, si es mayor que 1 es agregada, y si es menor que 1 es uniforme.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Estructura poblacional

Con base en las categorías por edad y considerando las ocho parcelas, en el sitio conservado se contabilizaron 183 plántulas, 102 juveniles, 21 adultos no reproductivos y 33 adultos reproductivos, de los cuales 21 fueron masculinos y 12 femeninos. El sitio perturbado estuvo constituido por 48 plántulas, 18

juveniles, 20 adultos no reproductivos y 14 adultos reproductivos, de los cuales siete individuos fueron masculinos y siete femeninos.

La estructura de las poblaciones conservada y perturbada por cada categoría de desarrollo se observa en la Figura 1. Esta estructura corresponde a la curva tipo I de acuerdo con Bongers *et al.* (1988), donde se encuentra una elevada frecuencia de plántulas y juveniles y una reducción en las frecuencias de los adultos. Esta estructura también es conocida como “J” invertida o curva Deevey tipo-III (Vovides *et al.*, 2004).

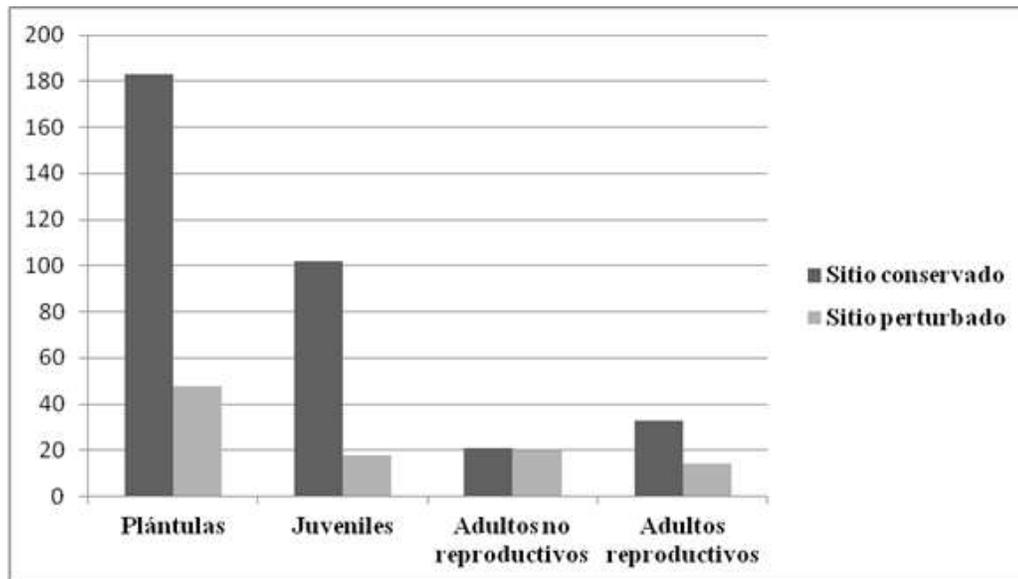


Figura 1. Distribución de individuos (en 200 m<sup>2</sup>) de *Ceratozamia mexicana* por categoría de tamaño en dos sitios contrastantes (conservado y perturbado).

Es decir, ocurre una importante mortalidad inicial de individuos que disminuye conforme transcurren las etapas de desarrollo. Esta alta mortalidad de las categorías tempranas coincide con lo señalado por Silvertown *et al.* (1995) para las especies forestales de larga vida en bosques tropicales. En estudios previos con otras especies de cícadas, se han encontrado respuestas similares (Octavio-Aguilar *et al.*, 2008, 2009), donde se observa una alta densidad de plántulas pero el número decae en etapas posteriores.

La comparación de la distribución de etapas de desarrollo de las plantas en los sitios conservado y perturbado arrojó diferencias altamente significativas ( $p \leq 0.0001$ ); en el último existió una drástica disminución de individuos en cada categoría, con excepción en los adultos no reproductivos. Sin embargo, fue más acentuada la disminución de plántulas en el sitio perturbado. Esta situación podría

estar relacionada con las presiones ambientales sobre los genotipos, como el déficit hídrico, haciendo que la mortalidad sea independiente de la densidad en estas localidades perturbadas, esto sin favorecer a ningún fenotipo, sino más bien eliminando a las plantas de manera aleatoria. Este efecto fue observado en *Dioon edule* contrastando ambientes más expuestos (Octavio-Aguilar *et al.*, 2008).

Los cambios en la estructura de las poblaciones pueden deberse, entre otros factores, a diferencias microclimáticas que afectan a las etapas de desarrollo más vulnerables de los organismos, como las semillas y las plántulas (Murcia, 1995; Álvarez-Yépiz *et al.*, 2011). En este estudio se encontró que la mayoría de las plántulas muere entre marzo y abril, cuando las condiciones de calor y sequía son más pronunciadas, coincidiendo con lo reportado por Vovides (1990), que indica que la mayor mortalidad ocurre en la época

seca, particularmente en etapas tempranas del desarrollo.

### Índices de perturbación

Se encontraron diferencias entre los indicadores de perturbación entre el sitio conservado y perturbado. La luminosidad fue mayor en el sitio perturbado que en el conservado. En las parcelas conservadas fue de  $9.5 \pm 5.9\%$  y en las parcelas perturbadas de  $23.5 \pm 6.3\%$ , que se traducen en diferencias significativas ( $p \leq 0.0001$ ).

La humedad del suelo en el sitio conservado varió de 30.5 a 59.5%, con una media de  $43.82 \pm 10.9\%$ , mientras que en el sitio perturbado fluctuó entre 22 a 33%, con una media de  $28.6 \pm 4.1\%$ . Estos valores fueron significativamente diferentes ( $p \leq 0.05$ ).

La profundidad del suelo en el sitio conservado osciló entre 23.8 y 41.6 cm, con una media de  $32.77 \pm 5.6$  cm, y en el sitio perturbado varió entre 8 y 20.2 cm, con una media de  $11.9 \pm 4.1$  cm. El análisis de varianza arrojó diferencias altamente significativas para esta variable ( $p \leq 0.001$ ), por lo que nuevamente el sitio perturbado tuvo menos profundidad de suelo que el conservado.

Las diferencias en estos indicadores muestran que el medio físico del sitio perturbado puede ser más restrictivo para el establecimiento de las plántulas y por lo tanto puede afectar la dinámica poblacional de *C. mexicana*. Además, la exposición las plántulas durante los periodos de sequía es mayor en el sitio perturbado, decayendo notablemente la probabilidad de supervivencia de la población.

La proporción sexual en el sitio conservado fue de 1.42 masculinos por cada femenino, mientras que en el sitio perturbado fue de 1.64 masculinos por cada femenino. No se detectó relación significativa entre los nutrientes del suelo y la proporción de individuos masculinos y femeninos. Esto sugiere que la conificación de las plantas podría no estar asociada con ningún nutriente que pudiera favorecer algún sexo sobre otro. Por lo tanto, la diferencia en la proporción sexual de los sitios debe obedecer a otro factor intrínseco de las plantas. En general, las cícadas producen mayor cantidad de conos masculinos que femeninos (Vovides, 1991). Sin embargo, parece ser que la perturbación favorece la emergencia de las estructuras reproductivas masculinas.

### Densidad poblacional

En el sitio conservado la densidad de juveniles y adultos fue de 156 individuos en 200 m<sup>2</sup>, mientras que en el sitio con perturbación la densidad fue de 52 individuos en 200 m<sup>2</sup>. La prueba de Wilcoxon

confirmó que hay una densidad significativamente mayor en el sitio conservado ( $p \leq 0.002$ ). Las mayores diferencias entre sitios se localizaron en las etapas de plántulas y juveniles, que corresponden a las etapas con más alta mortalidad. En los adultos no reproductivos las frecuencias de individuos fueron prácticamente iguales, mientras que en los adultos reproductivos el sitio perturbado presentó el 42.4% de los individuos del sitio conservado. La perturbación generalmente está relacionada negativamente en la supervivencia de las plantas y la fecundidad. Sin embargo, la respuesta de la población puede involucrar aspectos complejos, como la variación genética y epigenética de la población para responder de forma adaptativa a los cambios ambientales (Soulé, 1986).

### Distribución espacial

El patrón de distribución espacial fue agregado para las plántulas y aleatorio para los juveniles y los adultos, tanto productivos como improductivos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Índice de Morisita por cada etapa de desarrollo de los individuos de *Ceratozamia mexicana* ubicados en el sitio conservado.

Etapas de desarrollo	$I_{\delta}$ conservado	$I_{\delta}$ perturbado	Distribución
Plántula	1.22*	1.56*	Agregado
Juveniles	1.24 Ns	1.8 Ns	Aleatorio
Adultos no reproductivos	1.21 Ns	1.77 Ns	Aleatorio
Adultos reproductivos	1.03 Ns	1.17 Ns	Aleatorio

$I_{\delta}$ : Índice de Morisita. \*Significativo (n-1 gl,  $p=0.05$ ). NS = No significativo.

Algunas poblaciones se encuentran agregadas en los sitios donde han aparecido claros ocasionados por la caída de árboles, o por deficientes mecanismos de dispersión de semillas y baja depredación de las mismas, y otras muestran agregación en relación con las características topográficas y edáficas de los sitios (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Para el caso de las cícadas, las plántulas se agregan alrededor de las madres debido a la ausencia de dispersores naturales (Vovides, 1990; Pérez-Farrera y Vovides, 2004). Sin embargo, la pendiente podría generar una mayor dispersión de semillas, produciendo distribuciones aleatorias, como el caso de *C. mirandade* (Pérez-Farrera *et al.*, 2006) y *Dioon edule* (Octavio-Aguilar *et al.*, 2008). En el presente estudio, aunque el coeficiente de agregación para las plántulas

pareció no tener diferencias con el resto de las categorías, el número de individuos por clase fue distinto, lo que explica las diferencias significativas en la categoría de plántulas con relación al cero.

En ambos sitios, las plántulas están agregadas, aunque la pendiente es diferente. Cabría esperar que en el sitio conservado, al tener una pendiente mayor, las plántulas tampoco tuvieran una agregación significativa. Sin embargo, la profundidad del suelo brinda un sustrato adecuado para la germinación y por lo tanto existe mayor reclutamiento y un efecto de facilitación aparente.

Como se ha mencionado antes, la agregación de las plántulas podría favorecer la mortalidad denso-dependiente por competencia y depredación (Janzen, 1970). Al respecto, el sitio perturbado presenta mayor mortalidad y se asume que es denso-independiente puesto que el reclutamiento es bajo, es decir, no hay fenotipos o genotipos favorecidos, condición esperada en la mortalidad denso-dependiente. Sin embargo, en el sitio conservado sí hay reclutamiento, por lo que la mortalidad específica de este lugar podría tener un componente denso-dependiente, situación que solo se puede corroborar con un estudio genético que indique si existen genotipos favorecidos en esta condición.

### CONCLUSIÓN

La perturbación afecta significativamente la distribución y estructura de las poblaciones de *Ceratozamia mexicana* disminuyendo la cantidad de individuos reproductivos, alterando los patrones de dispersión y disminuyendo el reclutamiento. La principal causa de esta disminución es que el sitio perturbado está más expuesto a los factores ambientales, lo que favorece la mortalidad por desecación de las semillas y las plántulas. Por lo tanto, este estudio brinda información para el manejo de las poblaciones bajo el supuesto de que los individuos, una vez establecidos, son menos susceptibles a las condiciones ambientales. Concretamente se recomienda detener la extracción de adultos e introducir plantas que hayan pasado las primeras etapas del desarrollo para garantizar su supervivencia, esto último en sitios donde se tenga la seguridad de no continuar con la perturbación antrópica.

### REFERENCIAS

Álvarez-Yépiz, J.C., Dovčiak, M., Búrquez, A. 2011. Persistence of a rare ancient cycad: effects of environment and demography. *Biological Conservation*. 144:122-130.

Barrett, S.C.H., Kohn, J.R. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. En: Falk, D.A. and Holsinger,

K.E. (eds.). *Genetic and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press. New York, New York. USA. pp. 3-30.

- Bongers, F., Popma J., Meave J., Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Plant Ecology*. 74:55-80.
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A. 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology*. 94:481-493.
- Caldato, S.L., Vera, N., MacDonagh, P. 2002. Estructura poblacional de *Ocotea puberula* en un bosque secundario y primario de la selva mixta misionera. *Ciencia Florestal Santa María*. 13:25-32.
- Clark, D.A., Clarkm D.B. 1987. Temporal and environmental patterns of reproduction in *Zamia skinneri*, a tropical rain forest cycad. *Journal of Ecology*. 75:135-149.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: Boer, P.J. and Gradwell, G.R. (eds.). *Dynamics of Population*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. Neatherlands. pp. 361-381.
- Diario Oficial de la Federación. 2002. NOM-021-RECNAT-2000. Especificaciones para los estudios de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, su muestreo y análisis. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.
- Diario Oficial de la Federación. 2010. NOM-059-SEMARNAT. Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestre - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. 2a sección. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.
- Dias, A.R., Nunes-Freitas, A.F. 2004. Estrutura populacional e distribuição espacial de *Miconia prasina* D.C. (Melastomataceae) em duas áreas de floresta atlântica na Ilha Grande, RJ, sudeste do Brasil. *Acta Botânica Brasileira*. 18:671-676.
- González, E., Hamrick, J.L. 2005. Distribution of genetic diversity among disjunct populations

- of the rare forest understory herb, *Trillium reliquum*. *Heredity*. 95:306-314.
- Haynes J.L. 2011. World list of cycads: a historical review. IUCN/ SSC Cycad Specialist Group. 37 pp. <cycadsg.org/publications/Haynes-Historical-Review-of-World-List-of-Cycads-2011.pdf> (Consultada el 6 de marzo de 2012).
- Howe, H.F. 1989. Scatter-and-clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*. 79:417-426.
- INE. Instituto Nacional de Ecología. 2003. Introducción al análisis de riesgos ambientales. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. México.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 2006. II Censo de Población y Vivienda 2005. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. 104:501-528.
- Lázaro-Zermeño, J.M., González-Espinoza, M., Mendoza, A., Martínez-Ramos, M., Quintana-Ascencio, P.F. 2011. Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae*, (Zamiaceae) under different leaf harvest histories in Central Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 261:427-439.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 56:121-153.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns. *Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University. Series E Biology*. 2:215-235.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Tree*. 10:58-62.
- Nasi, R. 1993. Analysis of the spatial structure of a rattan population in a mixed dipterocarp forest of Sabah (Malaysia). *Acta Oecologica*. 34:73-85.
- Norstog, K.J., Nicholls, T.J. 1997. The biology of cycads. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press, Ithaca, N.Y. USA.
- Octavio-Aguilar, P., Gonzalez-Astorga, J., Vovides, A.P., 2008. Population dynamics of the Mexican cycad *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae): life history stages and management impact. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 157:381-391.
- Octavio-Aguilar, P., González-Astorga J. and Vovides A.P. 2009. Genetic diversity through life history of *Dioon edule* Lindley (Zamiaceae, Cycadales). *Plant Biology*. 11:525-536.
- Ornduff, R. 1985. Male-biased sex ratios in the cycad *Macrozamia riedlei* (Zamiaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 112:393-397.
- Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A.P. 2004. Spatial distribution, population structure and fecundity of *Ceratozamia matudae* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *The Botanical Review*. 70:299-311.
- Pérez-Farrera, M.A., Quintana-Ascencio, P.F., Salvatierra- Izaba, B., Vovides, A.P. 2000. Population dynamics of *Ceratozamia matudae* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 127:291-299.
- Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A.P., Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J., de la Cruz-Rodríguez, J., Hernández-Jonapá, R., Villalobos-Méndez, S. 2006. Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology*. 187:97-108.
- Sakai, A.K., Oden, N.L. 1983. Spatial pattern of sex expression in silver maple (*Acer saccharinum* L.): Morisita's index and spatial autocorrelation. *The American Naturalist*. 122:489-508.
- Sánchez-Tinoco, M.Y., Engleman, E.M., Vovides, A.P. 2000. Cronología reproductora de *Ceratozamia mexicana* (Cycadales). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 66:15-23.
- Silvertown, J.W., Franco M., Menges, E. 1995. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*. 10:591-597.
- Soulé, M.E. 1986. Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

- Terra, N.A., Longhi, S.J., Brena, D.A. 2001. Estrutura e padrões de distribuição espacial de espécies arbóreas em uma amostra de floresta ombrófila mista em nova prata, RS. *Ciência Florestal*, Santa Maria. 1:105-119.
- Tomimatsu, H., Ohara, M. 2003. Genetic diversity and local population structure of fragmented populations of *Trillium camschatcense* (Trilliaceae). *Biological Conservation*. 109:249-258.
- Vazquez, M., Bojorquez, H., Torres, L., Sanchez-Moreno, S., Sanchez-Morales, L., Torres-Hernandez, L. 2010. *Ceratozamia mexicana*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) (Consultada el 12 de octubre de 2011).
- Vovides, A.P. 1990. Spatial distribution, survival, and fecundity of *Dioon edule* (Zamiaceae) in tropical deciduous forest in Veracruz, México, with notes on its habitat. *American Journal of Botany*. 77: 1532-1543.
- Vovides, A.P. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales) in its natural habitat in central Veracruz, Mexico. *Brenesia*. 35:97-103.
- Vovides, P.A., Luna V., Medina, G. 1997. Relación de algunas plantas y hongos mexicanos raros, amenazados o en peligro de extinción y sugerencias para su conservación. *Acta Botánica Mexicana*. 39:1-42.
- Vovides, A.P., González, D., Pérez-Farrera, M.A., Avendaño, S., Bárcenas, C. 2004. A review of research on the cycad genus *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae) in Mexico. *Taxon*. 53:291-297.
- White, P.S., Walker, J.L. 1997. Approximating nature's variation: selecting and using reference information in restoration ecology. *Restoration Ecology*. 5:338-349.
- Whitelock, L.M. 2002. *The Cycads*. Timber Press. Portland, Oregon. USA.
- Yamada, T., Suzuki, E. 1997. Changes in spatial distribution during the life history of a tropical tree, *Scaphiurn macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *Journal of Plant Research*. 110:179-186.

*Submitted April 09, 2012 – Accepted July 16, 2012*  
*Revised received August 02, 2012*