

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANÁLISIS DEMOGRÁFICO DE LA PALMA *EUTERPE PRECATORIA*
MART. EN LA VERTIENTE ATLÁNTICA DE COSTA RICA: EFECTO
DE LA EXTRACCIÓN ILEGAL EN LA DINÁMICA POBLACIONAL

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de
Estudios de Posgrado en Biología para optar al grado de Magister
Scientiae en Biología

MAURICIO FERNÁNDEZ OTÁROLA

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2007

"Para mi familia, por todo su apoyo en estos años de trabajo"

AGRADECIMIENTOS

A los profesores Gerardo Ávalos, Jorge Lobo y Gilbert Barrantes, por su gran ayuda y apoyo durante todo el desarrollo de este proyecto.

A Nayda Flores, Leonardo García, Ana Gloria Guzmán, Alina López, Piero Protti, Luis Sandoval, Olivia Sylvester y Fresia Villalobos por su tremenda ayuda en el trabajo de campo y a Mauricio Valverde por el apoyo informático.

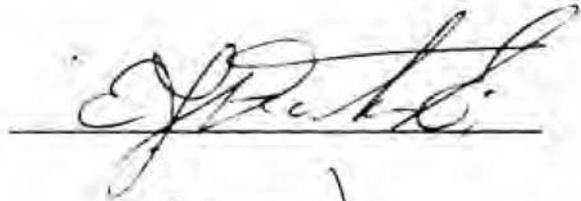
Al personal de la Estación Biológica La Selva y funcionarios del MINAE de la Estación Quebrada Gonzáles por todo su apoyo logístico.

A los estudiantes de School for Field Studies (2004-2006).

Esta investigación fue financiada por la Fundación CRUSA mediante la Organización para Estudios Tropicales (OET); Research Experiences for Undergraduates (programa REU); OET mediante Beca de Investigación (fondo Don and Beverly Stone); Idea Wild mediante donación de equipo de campo y The School for Field Studies (SFS) por cobertura de gastos para trabajo en el Braulio Carrillo y préstamo de equipo.

Esta Tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae en Biología.

PhD. Eric Fuchs Castillo
Representante del Decano
Sistema de Estudios de Posgrado



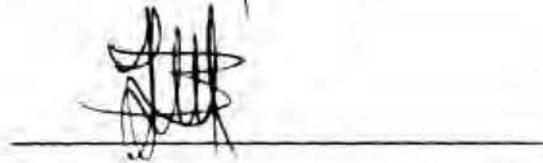
PhD. Gerardo Ávalos Rodríguez
Director de Tesis



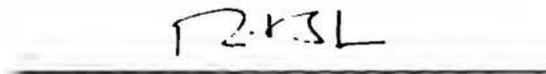
PhD. Jorge Lobo Segura
Asesor



PhD. Gilbert Barrantes Montero
Asesor



PhD. Ramiro Barrantes Mesen
Director
Programa de Posgrado en Biología



Mauricio Fernández Otárola
Candidato



INDICE

	página
Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Hoja de aprobación	iv
Resumen	vi
Lista de cuadros	viii
Lista de figuras	ix
Capítulo I: Demografía de poblaciones de <i>Euterpe precatoria</i> Mart. (Arecaceae) en La Estación Biológica La Selva y el Parque Nacional Braulio Carrillo	1
Cuadros y figuras capítulo I	27
Capítulo II: Modelos demográficos matriciales aplicados a poblaciones de la palma <i>Euterpe precatoria</i> (Mart.) en La Estación Biológica La Selva y el Parque Nacional Braulio Carrillo	35
Cuadros y figuras capítulo II	54
Literatura Citada	57

RESUMEN

La palma *Euterpe precatoria* Mart. es una especie con amplia distribución en América y cuyas poblaciones naturales están sujetas a un gran uso por el hombre para la extracción de productos alimenticios (palmito y frutos). En Costa Rica es posiblemente la fuente más importante de palmito silvestre. Esta actividad se concentra en la extracción de los individuos reproductivos de mayor tamaño de áreas protegidas como el Parque Nacional Braulio Carrillo de forma ilegal.

Este trabajo desarrolla un análisis demográfico mediante modelos matriciales basados en estadios para poblaciones del Parque Nacional Braulio Carrillo y la Estación Biológica La Selva. Se evaluó el comportamiento demográfico de estas poblaciones en ambas zonas, y en el caso de La Selva, se realizó una comparación entre el bosque primario y el secundario. Para esto las poblaciones se dividieron en seis estadios según su tamaño (altura y diámetro), los cuales representan adecuadamente la estructura poblacional. Se desarrollaron dos modelos o escenarios predictivos para la proyección de las poblaciones actuales. El primero está basado en la fecundidad desde el punto de vista tradicional, estableciendo una relación directa entre el número de individuos reproductivos y el número de plántulas que ingresan anualmente a las poblaciones. El segundo modelo asume una tasa de reclutamiento anual constante, independientemente del número de individuos reproductivos presentes. Además, se realizaron proyecciones de las poblaciones tanto en ausencia de extracción así como bajo diferentes intensidades de explotación de individuos reproductivos, mediante modelos estocásticos a 20 años plazo.

Las tasas de crecimiento individual del Braulio Carrillo fueron muy superiores a las de La Selva para todos los estadios. En La Selva no se encontraron diferencias significativas en las tasas de crecimiento de los individuos entre bosque primario y secundario, pero la densidad total y el reclutamiento de plántulas fue mucho mayor en el bosque secundario que en el primario. En general, se encontró una mayor densidad en áreas alteradas, la cual se debió principalmente a un alto número de plántulas.

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional (λ), tanto determinística como estocástica, fue posible de calcular solamente para los modelos con fecundidad. La determinística fue mayor para todas las poblaciones analizadas. Se dio una reducción especialmente importante de este parámetro para el Braulio Carrillo, pero el valor estocástico aún indica crecimiento poblacional (de 1.099 a 1.029). El bosque secundario de la Selva pasó de población en crecimiento a población aproximadamente estable (de 1.015 a 0.992), y en el primario los valores de λ se mantuvieron muy similares (de 0.978 a 0.972) indicando la disminución de la población.

Ambos modelos predicen decrecimiento de la población en el bosque primario de La Selva, mientras que para el secundario se daría crecimiento solo según lo predicho por el modelo con fecundidad y este sería debido al incremento en el número de plántulas. Por su parte, para la población del Braulio Carrillo se predice crecimiento con el modelo con fecundidad, y equilibrio, según el modelo con reclutamiento constante.

La población del Braulio Carrillo puede soportar extracciones aisladas en el tiempo, o una extracción recurrente de baja intensidad (25% de los individuos reproductivos), para el periodo modelado. Intensidades de extracción superiores a estas ocasionarían una disminución poblacional importante conforme la extracción se repita.

Lista de Cuadros

Capítulo I

- Cuadro 1.1** Fechas de las mediciones en los sitios de muestreo
- Cuadro 1.2** Definición de estadios y tamaños de muestra
- Cuadro 1.3** Densidad de *Euterpe precatoria* en los sitios estudiados
- Cuadro 1.4** Crecimiento promedio anual para *E. precatoria* en La Selva
- Cuadro 1.5** Comparación del crecimiento de *E. precatoria* entre La Selva y el Braulio Carrillo
- Cuadro 1.6** Resultados de regresión logística que compara las mortalidades de *E. precatoria*
- Cuadro 1.7** Matrices demográficas poblacionales
- Cuadro 1.8** Edades estimadas para *E. precatoria* en La Selva y el Braulio Carrillo

Capítulo II

- Cuadro 2.1** Tasa intrínseca de crecimiento estocástico de las poblaciones estudiadas

Lista de Figuras

Capítulo I

Figura 1.1 Estructura poblacional de *Euterpe precatoria*

Figura 1.2 Mortalidad promedio de *E. precatoria*

Figura 1.3 Reclutamiento anual promedio

Figura 1.4 Estructura poblacional observada y estructura poblacional estable para las poblaciones estudiadas

Figura 1.5 Análisis de elasticidad

Capítulo II

Figura 2.1 Proyección de la poblaciones de *E. precatoria* en ausencia de procesos extractivos

Figura 2.2 Proyección de la población de *E. precatoria* (Braulio Carrillo) ante procesos extractivos

Figura 2.3 Proyección de la poblaciones de *E. precatoria* (La Selva) ante procesos extractivos

CAPITULO I

Demografía de poblaciones de *Euterpe precatoria* Mart. (Arecaceae) en La Estación Biológica La Selva y el Parque Nacional Braulio Carrillo

Las palmas (familia *Arecaceae*), constituyen uno de los grupos más diversos de angiospermas. Su distribución está restringida casi exclusivamente a los trópicos en una amplia diversidad de hábitats, tipos sucesionales y condiciones topográficas (Henderson *et al.* 1995). En muchos de estos ambientes son de las plantas más abundantes, tanto entre las especies del dosel como en las del sotobosque (Kahn *et al.* 1988, Henderson *et al.* 1995).

Desde el punto de vista de su uso por el ser humano, las palmas representan una de las familias de plantas más utilizadas, siendo el grupo más importante en cuanto a la extracción de productos del bosque no maderables (NTFP por sus siglas en inglés, Silva Matos y Watkinson 1998). De las palmas se aprovechan prácticamente todas sus partes, desde los troncos y las hojas para construcción, hasta el palmito y los frutos como fuente de alimento, extracción del aceite a nivel industrial, extracción de almidón y muchos otros productos (ver Haynes y McLaughlin 2000). Además, en muchas culturas estas plantas tienen gran importancia en la medicina tradicional, así como aspectos religiosos (Henderson *et al.* 1995).

El uso de las especies de palmas va desde un nivel local o artesanal hasta grandes industrias dentro del comercio internacional. La intensa utilización de las palmas y de muchas otras especies que se usan como NTFP ha agotado muchas poblaciones naturales y puesto en riesgo a un gran número de especies debido a la extracción en gran escala para satisfacer demandas cada vez mayores (Neumann y Hirsch 2000). Este es el caso de varios géneros como *Iriartea* y *Euterpe* en Centro y Suramérica, que son muy utilizadas como fuente de palmito (Galetti y Fernández 1998, Sedrez dos Reis *et al.* 2000, Anderson y Putz 2002).

En el Parque Nacional Braulio Carrillo las extracciones ilegales de la palma *Euterpe precatória* Mart., para la obtención de palmito se da en pulsos de dos o tres días en los cuales se pueden remover hasta 300 individuos. Los individuos reproductivos de mayor talla son los preferidos debido a que producen un mayor rendimiento. Las extracciones tienden a darse en las mismas zonas, las cuales son de extensión variable, dependiente de la topografía (Avalos 2007). Procesos como estos son comunes en todos los trópicos y en ocasiones a enormes escalas.

Producto de la gran presión humana sobre estas y muchas otras especies, se han desarrollado métodos de análisis demográfico, en los cuales se describe el comportamiento de una población, sea este, su crecimiento, estabilidad o disminución. Estos métodos pueden ser usados para predecir el comportamiento poblacional ante cambios ambientales y procesos extractivos. De esta forma, estos métodos permiten desarrollar estrategias para reducir el impacto de las actividades extractivas.

Para entender el comportamiento demográfico de una población es útil entender de que forma los individuos que la componen influyen diferencialmente en la estabilidad o crecimiento de esa poblacional, ya que los parámetros demográficos de cada individuo varían en sus diferentes estados ontogénicos (Akçacaya *et al.* 1999). Por esta razón, muchos estudios demográficos clasifican a los miembros de una población según su sobrevivencia, crecimiento y fecundidad, o sea, según sus aportes generales a la dinámica poblacional.

En muchos casos, ese aporte demográfico del individuo está estrechamente relacionado con su edad. No obstante, al trabajar con ciertos animales (e.g. Crouse *et al.* 1987) y con plantas cuyo crecimiento modular es indefinido, la edad no tiene una importancia real y el tamaño del individuo es el que determina en muchos casos, su contribución demográfica.

Para resumir toda la información demográfica de una población se han desarrollado métodos matriciales, en este caso basadas en estadios (Lefkovich 1965). Una matriz resume el comportamiento poblacional en un periodo determinado (generalmente un año), y contiene las tasas de permanencia, transición y devolución entre los estadios en este caso definidos por categorías de tamaño.

A partir de la matriz demográfica se puede obtener información como la tasa intrínseca de crecimiento de una población (λ ; Akçacaya *et al.* 1999, Caswell 2001, Freckleton *et al.* 2003). Además, se puede determinar la importancia que cada elemento matricial tiene en esa tasa de crecimiento poblacional mediante análisis de elasticidad y se puede obtener la estructura poblacional estable para las poblaciones estudiadas (Caswell 2001). Sin embargo,

el uso más importante de las matrices demográficas es que pueden ser empleadas en la construcción de modelos para predecir el futuro poblacional y el efecto de la extracción de individuos y de estrategias de manejo en estas poblaciones (Akçacaya *et al.* 1999).

El objetivo de este capítulo es analizar las características poblacionales de la palma *Euterpe precatoria* en el Parque Nacional Braulio Carrillo y en la Estación Biológica La Selva, y desarrollar matrices demográficas para estas poblaciones que permitan determinar su estabilidad actual y el efecto que la extracción de palmito ha tenido o puede tener en ellas. Además, mediante el análisis de estas matrices, obtener estadísticas demográficas que caractericen las poblaciones y permitan hacer comparaciones de estas entre los sitios y hábitats estudiados.

METODOS

Especie de estudio

Euterpe precatoria es una palma presente en bosques húmedos de Costa Rica, siendo especialmente abundante en la vertiente atlántica. Es la única especie de este género que se encuentra en Centroamérica. Se distribuye desde Belice hasta Bolivia en bosques húmedos desde el nivel del mar hasta los 2000 msnm aproximadamente. Alcanza más de 20 m de altura y 23 cm de diámetro en el tallo, el cual es de color gris y generalmente solitario. Además, produce un cono generalmente pequeño de raíces fúlcreas rojizas en la base del tallo y una copa de hojas terminal (agregadas) en los individuos de gran tamaño (Henderson *et al.* 1995).

Esta especie generalmente presenta una distribución espacial agregada. Su periodo de floración se extiende de octubre a marzo en Suramérica, produciendo hasta cuatro inflorescencias por época reproductiva. Su patrón de antesis evita la autofertilización, ya que las flores masculinas y femeninas de la misma planta se abren con varios días de separación (Küchmeister *et al.* 1997). En la Estación Biológica La Selva, *E. precatoria* se reproduce durante todo el año y se observó un pico de fructificación entre febrero y marzo en el 2006 (obs. pers.). Sus principales dispersores son aves, especialmente tucanes (Galetti y Aleixo 1998, Küchmeister

et al. 1997), lo cual también se da en las otras especies del género. En una revisión hecha por Beck (2006) se menciona que los zainos (*Pecari tajacu*), los cuales son muy abundantes en algunas de las zonas estudiadas, tienen un papel muy reducido como dispersores de especies de este género, aunque para *E. precatória* esto no es un aspecto estudiado.

Sitios de Estudio

El estudio se efectuó en Costa Rica, en dos regiones protegidas de la vertiente atlántica de la Cordillera Volcánica Central:

a) La primera población se estudió en el Parque Nacional Braulio Carrillo, en la Estación Quebrada González (10°13'N, 84°37'O, Limón, Costa Rica). El Parque Nacional Braulio Carrillo tiene un área de 47 313 ha, y un rango altitudinal que va de 30 a 3000 msnm. La Estación Quebrada González se encuentra aproximadamente a 500 msnm, en una región que recibe una precipitación promedio anual de 4095 mm, y que presenta bosque lluvioso tropical premontano (Holdridge 1967, Tosi 1969). El sitio cuenta con tres senderos que fueron usados en este estudio: El Ceibo (bosque con alteración por causas naturales), Las Palmas (bosque primario inalterado) y La Botella (bosque primario que sufrió extracción de *E. precatória* en el año 2000 (ver Avalos 2007).

B) La segunda población está ubicada en la Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí (10°25' N, 84°00' O, Heredia, Costa Rica). Esta estación cuenta con un área de 1600 ha y un ámbito altitudinal mucho menor, de 22 a 146 msnm, ubicándose en los límites de las llanuras del NE del país. La zona cuenta con una precipitación mensual promedio de 3692 mm (Sanford *et al.* 1994) y presenta bosque muy húmedo tropical y muy húmedo premontano transición a tropical (Holdridge 1967, Tosi 1969). En La Selva se trabajó en bosque primario ubicado en el Sendero Suroeste, y en el bosque secundario (18-24 años de recuperación) ubicado en el Lindero Occidental.

Los sitios de ubicación de las parcelas fueron seleccionados considerando la presencia de *E. precatória*, el tipo de bosque y la accesibilidad. En La Selva no

se ha dado extracción desde el establecimiento de la estación, salvo en los bordes de la propiedad (O. Vargas com. pers.).

Definición de parcelas

En la zona de Quebrada González (Braulio Carrillo), se establecieron sistemáticamente siguiendo cada sendero, 10 parcelas permanentes de 15 x 15 m (30 parcelas en total), separadas por 50 m a partir del punto de ubicación de la primera. En cada una se identificó (marcando con etiquetas metálicas) a todos los individuos de *E. precatória*.

En La Selva se establecieron 20 parcelas en bosque primario y 10 en bosque secundario, debido a la variación en la densidad, siendo esta mucho mayor en el bosque secundario. La ubicación de estas parcelas se hizo de igual forma a las del Braulio Carrillo. En ambos sitios las palmas fueron localizadas mediante mapas exactos de su distribución dentro de cada parcela.

Mediciones morfológicas.

A cada palma se le midió: a) El diámetro (DAP) a 1,3 m del suelo. En las palmas menores a esta altura se midió aproximadamente a las dos terceras partes de la longitud del tallo. b) La altura de la palma desde el suelo al meristema para las palmas pequeñas y medianas en las cuales aún no existe una copa compacta de hojas (0 a 10 m aproximadamente). Lo anterior porque la hoja más baja a veces estaba a una distancia considerable del meristema y de las otras hojas, por lo que al caer hubiera proporcionado una estimación errónea del crecimiento de la planta. Para aquellas en las que si existía una copa compacta bien definida, la altura se estimó a la base del peciolo de la primera hoja. La altura se estimó mediante trigonometría usando un clinómetro Suunto PM-5 en las mediciones. Aquellas plántulas en las que en su hoja más larga la distancia entre el punto de inicio del raquis y el final de la última pina midiera menos de 50 cm de largo no fueron incluidas por ser dudosa su identificación (inicialmente).

Estas mediciones fueron realizadas en varias ocasiones en intervalos variables entre censos en ambos sitios (cuadro 1.1). De esta forma se pudo

cuantificar el crecimiento, mortalidad, y tasas de reclutamiento entre los diferentes grupos de tamaño.

Definición de los estadios

Los estadios representan diferentes categorías de tamaño de los individuos dentro de la población, las cuales difieren considerablemente en sus valores para los parámetros demográficos estudiados (Akçakaya *et al.* 1999, Caswell 2001). En este caso, se seleccionaron seis estadios. Los tres primeros (E1 a E3) se definieron basados en la altura, mientras que los restantes (E4 a E6) se basaron en el DAP (cuadro 1.2). Esta clasificación se hizo para tener una buena representación de la estructura poblacional que considera el comportamiento del crecimiento según el tamaño del individuo, la fecundidad y el tamaño de muestra disponible para cada estadio. El uso de la altura o el DAP depende de cual variable fue más precisa y exacta para medir los cambios en el crecimiento de la planta. El estadio E6 agrupó a todos los individuos reproductivos observados y ninguno por debajo de los límites de tamaño de este fue observado reproduciéndose.

Para el estadio E4 que es en el que se da la transición de altura a DAP, el límite inferior en su DAP (que se usa para definir la amplitud del estadio), se calculó mediante un modelo lineal que contemplaba la relación entre DAP y altura de todos los individuos muestreados en ambos sitios con altura entre 1.75 y 6 m ($DAP = 1.6645426 + 0.0073044 \cdot alt$; $n=105$, $r^2=0.70$, $p<0.001$).

Para los casos en los que se usó el DAP para las mediciones del crecimiento se muestra la altura aproximada de los límites de los estadios con fines ilustrativos. Estas se estimaron con un modelo lineal que contempla todas las palmas mayores a 6 m ($alt=175.56228+80.69073 \cdot DAP$; $n=108$, $r^2=0.64$, $p<0.001$).

Construcción de matrices demográficas basadas en estadios

Los datos poblacionales fueron usados en la construcción de matrices demográficas basadas en estadios (Lefkovitch 1965), las cuales se usan en la

implementación de modelos para proyectar la población en el tiempo (ver capítulo 2).

Sea A , una matriz de cinco estadios (plántulas "1", tres estadios juveniles "2, 3, 4" y un estadio adulto reproductivo "5"), esta tendrá la forma:

$$A = \begin{bmatrix} P_1 & 0 & 0 & 0 & F_5 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & P_5 \end{bmatrix} \quad (1.1)$$

donde P_i representa la probabilidad de permanencia de un individuo en el mismo estadio para el año siguiente, G_i representa la probabilidad de transición al siguiente estadio y F_i representa la fecundidad, sea esta, el número de nuevos individuos producidos por cada adulto reproductivo y encontrados en el siguiente censo.

En este caso sea:

σ_i = probabilidad de sobrevivencia de un individuo en el estadio i

γ_i = probabilidad de crecimiento del estadio i al estadio $i+1$

m_i = probabilidad de muerte en el estadio i

Las probabilidades de crecimiento y permanencia son:

$$\sigma_i = 1 - m_i \quad (1.2)$$

$$G_i = \sigma_i \gamma_i \quad (1.3)$$

$$P_i = \sigma_i (1 - \gamma_i) \quad (1.4)$$

Para los casos en que las transiciones entre estadios no pudieron ser observadas directamente entre las mediciones (estadios E3-E6), estas se estimaron con base en el tiempo de duración de los estadios (Caswell 2001), es decir:

T_i = duración de un individuo en el estadio i

$$\gamma_i = 1 / T_i \quad (1.5)$$

El tiempo de permanencia de los individuos en los estadios es un valor que puede ser calculado con base al rango de tamaños de cada estadio y a la tasa de crecimiento de los individuos en este

$$T_i = \text{rango estadio} / \text{tasa de crecimiento} \quad (1.6)$$

Se calculó una matriz para el Braulio Carrillo y dos para La Selva (bosque primario y bosque secundario). Las matrices de La Selva son iguales salvo en los valores de fecundidad o reclutamiento usados, debido a que no hubo diferencia en la tasa de crecimiento en ninguno de los estadios entre estos lugares y a la imposibilidad de comparar las tasas de mortalidad (discutido adelante). Por esto en adelante solo se mencionarán como La Selva al referirse a los demás parámetros demográficos.

Para La Selva se usaron los datos de las plantas en las 30 parcelas durante los tres muestreos realizados. Además el tamaño de muestra se incrementó al medir seis individuos adicionales (fuera de las parcelas) desde el primer censo y 32 más a partir del segundo. En todos los casos la altura de estos era superior a dos metros.

Para el Braulio Carrillo, se usaron los datos de los cinco censos para los primeros tres estadios (E1 a E3), mientras que para los estadios E4 a E6 se usaron los datos a partir del segundo censo. Además en el cuarto censo, se incrementó el tamaño de muestra en 33 palmas adicionales mayores a ocho metros. El fin de aumentar el número de muestra en ambos sitios fue mejorar la estimación de los valores de crecimiento y mortalidad de los tamaños seleccionados.

Las probabilidades de transición y permanencia se calcularon directamente mediante seguimiento de los individuos para los estadios E1 y E2 en ambos sitios y entre cada intervalo de muestreo. Estas fueron promediadas para usar este valor en las matrices respectivas. Para los estadios restantes, estas probabilidades de transición y permanencia fueron estimadas por los métodos ya descritos (ecuaciones 1.4 y 1.5), debido a que las transiciones no se observaron directamente en la mayoría de los casos.

- Tasa de crecimiento

El crecimiento de las palmas no se estimó entre cada censo, sino entre el primer y último tamaño registrado para cada planta dentro de los rangos de cada estadio. De esta forma se tiene el crecimiento de cada planta para intervalos de tiempo diferentes. Estos valores fueron convertidos a valores anuales y luego promediados para obtener una tasa de crecimiento anual para cada estadio, pero en el cálculo de este promedio y en todas las pruebas estadísticas en las que los crecimientos promedio son comparados, se usó el tiempo real de medición para asignar un "peso" en el análisis. Las tasas de crecimiento de los estadios E1 y E2 fueron estimadas mediante el método antes descrito, pero no se usaron en la estimación de las probabilidades de transición, debido a que estas se calcularon por observación directa de transiciones entre categorías de tamaño.

- Mortalidad

La mortalidad a través de todos los estadios se estimó mediante el seguimiento directo de cada individuo y para cada sitio. La mortalidad entre los estadios E1 a E3 fueron comparadas entre La Selva y el Braulio Carrillo mediante un modelo logístico que incluye el tiempo como un factor del análisis.

Para los demás estadios los datos no permitían una comparación adecuada debido a la muy baja abundancia de estos estadios en las zonas estudiadas y ligado a esto, la rareza de los eventos de mortalidad registrados. Por estas razones, los datos de mortalidad de los estadios E4 y E5 de La Selva y Braulio Carrillo fueron combinados para tener una mejor estimación. Para el estadio E6 solo murió un individuo en cada sitio durante todo el periodo de estudio, ambos por la caída de otro árbol. Por esta razón, en la construcción de las matrices se usó un valor promedio de mortalidad del 3% anual, observado en adultos de otras especies de palmas de gran tamaño (J. Lobo com. pers. datos de parcelas forestales del Instituto Tecnológico de Costa Rica en la Península de Osa).

Las probabilidades de transición y permanencia, así como las mortalidades calculadas para cada intervalo de muestreos fueron estandarizadas a valores

anuales para hacer estos datos comparables. Así, la unidad de cambio poblacional generada por estos modelos corresponde a valores anuales.

Fecundidad y Reclutamiento

La fecundidad se calculó mediante el conteo de las plántulas que ingresaron al estadio E1 en las parcelas totales de cada sitio. Con base a esto, se crearon dos matrices o escenarios de modelaje para cada población que se diferencian en la forma en la que se tratan estos ingresos de nuevas plantas.

El primer escenario contempla la fecundidad de la forma tradicional, asumiendo que el número de plántulas que ingresan son producidas de forma proporcional por todos los individuos reproductivos presentes el año anterior en el área representada. Para el caso del bosque secundario de La Selva no se encontraron individuos reproductivos en las parcelas, por esto, se usó su densidad en dos hectáreas adicionales de bosque secundario vecino. Luego se estimó el número de reproductivos para la porción de área abarcada por las parcelas en este sitio. Como los censos se realizaron en periodos variables, los valores se convirtieron a anuales y se promediaron para la construcción de la matriz de cada sitio. Estas matrices se denominarán *matrices con fecundidad*.

Sin embargo, el sistema anterior presenta varias suposiciones sujetas a discusión. El tiempo que una plántula puede pasar en tamaños inferiores al de ingreso al estadio E1 puede ser superior a un año o varios años y esto rompería el supuesto de haber sido producidas el año anterior. Además el número de ingresos puede no estar ligado al número de adultos presentes en el sitio (como se explicará más adelante), o bien, estas plántulas pueden provenir de otros individuos reproductivos muy alejados mediante procesos de dispersión, no siendo registrados en el censo. Además, puede haber mayor fertilidad de uno o pocos individuos que sean responsables de casi todo el reclutamiento (Sezen *et al.* 2005).

Por lo anterior se creó un segundo escenario que contempla el reclutamiento y no la fecundidad. En este, se asume un ingreso anual constante de plántulas al estadio E1 y E2, el cual es independiente del número de adultos

reproductivos. El reclutamiento se estimó con el número de ingresos totales de plántulas a los estadios E1 y E2 en las parcelas de cada sitio durante todo el periodo de muestreo. Con base a estos ingresos y al área muestreada, se estimó el número de plántulas que reclutan anualmente por hectárea por estadio para cada sitio. Las matrices con estos valores denominarán *matrices con reclutamiento constante*. Debido a que este valor de reclutamiento no permite calcular una medida de dispersión, en las matrices de variabilidad respectivas se asignó un valor arbitrario del 10% de ese reclutamiento que permite agregar variación en las simulaciones poblacionales (capítulo 2).

Análisis de matrices

Para cada una de las matrices con fecundidad desarrolladas se calculó el eigenvalue dominante o lambda (λ) correspondiente a la tasa intrínseca de crecimiento de la población cuando esta está en equilibrio. Este es un valor calculado directamente de la matriz demográfica y da una predicción de si la población disminuye, se mantiene estable o crece (λ : <1 , $=1$ o >1 respectivamente; Akçacaya *et al.* 1999, Caswell 2001). Además, se estimó la estructura poblacional estable (EPE), que corresponde a la estructura de la población en equilibrio, cuando el valor de lambda es igual a 1. La EPE fue comparada con las estructura poblacional presente en cada sitio para el período comprendido por este estudio. Finalmente, se estimaron los valores de elasticidad para cada parámetro de las matrices. La elasticidad mide el cambio en lambda ante un cambio proporcional en los parámetros matriciales. Las elasticidades suman 1 y solo se pueden calcular para las transiciones representadas en la matriz. De esta forma trata de medir la "contribución" de cada parámetro en el valor de lambda. Lo que es relevante al considerar estrategias de conservación y opciones de manejo de poblaciones amenazadas (Caswell 2001). Estos cálculos matriciales se realizaron con el programa PopTools 2.7.5 (Hood 2006).

En el caso de las matrices con reclutamiento constante, no es posible estimar un valor de lambda ni las elasticidades de la forma antes descrita, por eso estos valores no son mostrados. La EPE se estimó con una simulación a largo

plazo, hasta que las poblaciones llegaran al equilibrio. En estas simulaciones se cuantificó la proporción de plantas de cada estadio en el año 300, punto en el que se tenía seguridad de que las poblaciones estaban en su EPE.

Finalmente, haciendo uso del tiempo de permanencia promedio de los individuos en cada estadio (ecuación 1.6), se estimó la edad promedio de las palmas al ingresar a cada uno de estos. Este plazo no contempla el tiempo que los individuos pasan como plántulas previas al estadio E1, el cual puede ser considerable, ni el largo periodo que pueden pasar como individuos reproductivos dado el amplio rango que este estadio presenta. Como el ingreso al E1 se medía según el largo de la hoja, se estimó el rango de tamaños de este con base en la altura promedio de los todos los ingresos registrados en todos los muestreos para todos los sitios.

RESULTADOS

Estructura poblacional y tasas de crecimiento

La densidad de *E. precatoria* presentó una alta variabilidad entre los sitios y tipos de bosque. Para La Selva, la densidad en el bosque secundario fue seis veces mayor que la del bosque primario, siendo la densidad de palmas menores a un metro de altura un orden de magnitud mayor en el bosque secundario (cuadro 1.3). En general, las plántulas representan la mayor parte de la población en todos los sitios y tipos de bosque, encontrándose densidades mucho menores de individuos de mayor tamaño, mostrando el histograma de abundancia según el tamaño una distribución de "j" invertida común en poblaciones de árboles (fig. 1.1). En el bosque secundario de La Selva la densidad de los individuos reproductivos fue tan baja que estos no se encontraron dentro de las parcelas. Por este motivo fue necesario cuantificar el número de reproductivos en dos hectáreas de terreno adicionales a las parcelas originales, pero en la misma zona de estudio.

No hubo diferencia en las tasas de crecimiento tanto en altura como en el DAP entre el bosque primario y secundario en La Selva, salvo por el valor casi significativo para el estadio E1 (cuadro 1.4). Por esto los datos de ambos sitios se agruparon para la estimación de los parámetros matriciales correspondientes

(probabilidades de permanencia y transición de los estadios E3 a E5). En cambio, el crecimiento fue significativamente mayor en el Braulio Carrillo que en La Selva en todos los estadios durante el periodo de estudio (cuadro 1.5). A pesar de esto, todos estos datos muestran una alta variabilidad.

Mortalidad, transiciones, fertilidad y reclutamiento

Las mortalidades fueron muy variables entre los sitios y diferentes intervalos representados (fig. 1.2). No se encontraron diferencias significativas en la tasa de mortalidad entre los estadios E1 a E3, pero si se encontró diferencia en la mortalidad entre los sitios siendo esta mayor en el Braulio Carrillo (cuadro 1.6) para estos estadios.

Al analizar las matrices corregidas a valores anuales (cuadro 1.7), el estadio E2 es el único que presenta devolución de individuos al estadio previo. Sin embargo, en el estadio E1 también se dan reducciones en el tamaño de los individuos. Las probabilidades de permanencia de los primeros tres estadios son muy similares entre si dentro del mismo sitio, pero son mayores para La Selva. En cambio, las probabilidades de transición son bajas, siendo similares para los estadios E1 y E3 y mucho menores en el E2 en ambos sitios.

Las transiciones para La Selva fueron menores en más de un 50% a las observadas en el Braulio Carrillo. Las probabilidades de permanencia más bajas con las correspondientes probabilidades de transición más altas se presentaron en el estadio E4 y especialmente el E5 en ambos sitios.

Al considerar los ingresos de nuevos individuos para La Selva, ya sea como fecundidad o reclutamiento, estos ingresos fueron mucho mayores en el bosque secundario comparado con el bosque primario (cuadro 1.7). No obstante, estos valores fueron superados por mucho por los del Braulio Carrillo, casi duplicando al bosque secundario de La Selva. Además, se dio gran variación en la cantidad de ingresos para los diferentes periodos entre censos (al convertirlos a valores anuales, lo que demuestra que los ingresos pueden ocurrir en episodios, tanto dentro de un año como entre años fig. 1.3).

La tasa intrínseca de crecimiento determinística derivada de las matrices

con fecundidad predice un muy alto crecimiento de las poblaciones del Braulio Carrillo, seguido este por mucho por La Selva bosque secundario (cuadro 1.7). En cambio para La Selva bosque primario el valor de lambda implica un decrecimiento en la población del 2.15% anual.

Al estimar las edades de ingreso a los diferentes estadios para los sitios estudiados se evidencia que en el Braulio Carrillo, *E. precatona* alcanza grandes tamaños en periodos mucho menores, siendo especialmente rápido el paso de los individuos por los estadios E1 y E2 en este sitio (cuadro 1.8). Sin embargo, las tasas de crecimiento para estos estadios son las más difíciles de estimar y en este caso son las que producen la gran diferencia en las edades estimadas.

Estructura poblacional estable

La estructura poblacional estable predicha por las matrices para las poblaciones de ambos sitios muestra una reducción constante en el número de individuos al aumentar de estadio, pero un incremento en la proporción de individuos en el estadio E6, con excepción de la población de La Selva en bosque secundario (fig. 1.4). En el caso de La Selva, para el bosque primario, la estructura poblacional observada se aleja mucho de la predicha tanto por la matriz con fecundidad como por la matriz con reclutamiento, siendo mucho menor para los estadios E1-E2 y siendo mayor a la esperada en los estadios intermedios (E3 – E5; fig. 1.4 a). La proporción de individuos reproductivos en este sitio tiene mucha semejanza con la predicha por el modelo con fecundidad.

Para el bosque secundario de La Selva ambos escenarios predicen estructuras poblacionales estables muy similares y que también se asemejan mucho a la observada en este bosque, aunque se diferencia grandemente en el número de plántulas del estadio E1 (fig. 1.4 b). Finalmente, en el Braulio Carrillo la estructura poblacional observada se asemeja a la generada por ambas matrices, pero especialmente a la predicha por la matriz con reclutamiento, ya que el número de plántulas esperado para el estadio E1 es mucho mayor en el escenario con fecundidad (fig. 1.4 c).

Análisis de elasticidad

El análisis de elasticidad se muestra solamente para el modelo con fecundidad e indica que el parámetro de mayor importancia en su contribución proporcional al valor de lambda es la permanencia de los individuos en el estadio reproductivo (E6). Esto se repite para todas las poblaciones estudiadas, aunque ese valor fue variable entre estas (fig. 1.5).

El segundo valor en orden de importancia fue la permanencia de los individuos en el mismo estadio, pero este valor fue siempre superior para el estadio E2 en todas las matrices. Las transiciones entre estadios, así como la fecundidad y devoluciones tuvieron una importancia proporcional mínima.

DISCUSIÓN

Estructura poblacional y tasas de crecimiento

Las poblaciones de *E. precatória* analizadas en este estudio presentan una estructura poblacional que es común en árboles tropicales, en la que se da un gran número de plántulas y luego el número de individuos disminuye conforme se aumenta el tamaño. Esta distribución ha sido relacionada con factores de mortalidad denso-dependiente, es decir, una mayor mortalidad en altas densidades poblacionales, presentes en muchos casos para plántulas o los primeros estadios de regeneración (Silva Matos *et al.* 1999), además del proceso típico de mortalidad acumulada con el paso del tiempo, que hace que solo una pequeña parte de una cohorte dada llegue a adquirir las mayores tallas en la población. Sin embargo esta estructura poblacional es también encontrada en poblaciones con baja densidad en este estudio, por lo que esta puede ser debida solamente al último factor.

Precisamente, las altas densidades observadas en este estudio se deben principalmente al alto número de plántulas presentes en las poblaciones estudiadas. La densidad poblacional de *E. precatória* varió con la presencia de disturbios ambientales. Esto se evidencia en la alta densidad del bosque secundario comparado con el primario para La Selva, y con las densidades intermedias del Braulio Carrillo en donde se observan zonas con niveles intermedios de alteración. *Euterpe precatória* evidencia ser una especie favorecida

por disturbios intermedios lo que coincide con observaciones realizadas en zonas cercanas a La Selva (R. Chazdom com. pers.) y por niveles intermedios de luz (Porter 1999). Lo anterior implica que la densidad de esta especie, pero especialmente de sus plántulas es un indicativo de la historia de disturbios tanto naturales como artificiales que se han dado en un área determinada en el corto y mediano plazo, habiendo mayor densidad en zonas con mayor alteración. Sin embargo, esta tendencia presenta un límite y en Costa Rica esta especie no crece en áreas abiertas con muy alta luminosidad, en ninguna de las regiones que habita.

En La Selva, la alta densidad de plántulas en el bosque secundario puede relacionarse con un incremento en la germinación, pero también hay una fuerte tendencia al más lento crecimiento del estadio E1 en este bosque pudiendo indicar mayor tiempo de permanencia en este estadio. Sin embargo, un factor de gran importancia como la existencia de diferencias en las tasas de mortalidad entre estos ambientes no pudo ser evaluado debido a la rareza de estos sucesos.

Todo lo anterior no implica que esta sea una especie pionera ni de rápido crecimiento para aprovechar condiciones de alteración, sino que es favorecida en cierto grado por estas condiciones, pero no es reemplazada en estadios sucesionales tardíos. Esto se demuestra por su crecimiento en el bosque maduro donde puede llegar a ser una de las especies más abundantes, habiendo sido clasificada como una especie tolerante a la sombra (Porter 1999). Cabe resaltar que en este caso para La Selva se están considerando zonas con igual tipo de suelo, variable que tiene un efecto importante en la distribución de la especie (Clark *et al.* 1995 y observaciones personales) y que es en cierto grado responsable de su tendencia a encontrarse en forma agregada.

La mayor tasa de crecimiento observada en el Braulio Carrillo para todos los estadios en comparación con La Selva posiblemente está relacionada con condiciones ambientales particulares que favorecen el crecimiento en este sitio. Sin embargo, no se tiene datos de variables ambientales, ya sean climáticas o edáficas que puedan apoyar esta suposición. Este es un factor que requiere mayor estudio para poder ser aclarado, pero la mayor elevación del punto de estudio en

el Braulio Carrillo genera condiciones ambientales diferentes a las presentes en La Selva.

No se sabe si el tipo de suelo de la zona estudiada en el Braulio Carrillo coincide con el presente en la Selva, pero puede ser una variable determinante al tratar de explicar estos resultados, en especial si este tipo de suelo fuera más fértil por su origen volcánico. Yamada *et al.* (2007), mencionan que para especies con grandes preferencias por un tipo de hábitat, se espera una variación en las tasas vitales que generen cambios en la dinámica de esas poblaciones al cambiar el hábitat. Aunque ellos no encontraron tal variación, en este caso fue posible determinar diferencias en las tasas de mortalidad entre los sitios para los estadios E1 a E3, además de la mayor fecundidad o reclutamiento y mucho mayores tasas de crecimiento en el Braulio Carrillo que tienen un efecto trascendental en el comportamiento poblacional. Sin embargo, esa mayor mortalidad encontrada en el Braulio Carrillo puede compensar solo en parte las mucho mayores tasas de crecimiento que esta población muestra, manteniendo aún, una considerablemente mayor tasa intrínseca de crecimiento.

Es razonable esperar que debido a la mayor densidad del bosque secundario para los estadios E1 y E2, estos presentaran mayores tasas de mortalidad en este ambiente comparado con el bosque primario, como lo encontrado por Silva Matos *et al.* (1999) para *E. edulis* en Brasil. Sin embargo, en el presente estudio, no se evaluó directamente el efecto de la densidad sobre ninguno de los parámetros demográficos de las poblaciones estudiadas y no se pudo comparar la mortalidad. No obstante, las densidades presentes en las zonas estudiadas aquí son mucho menores a las reportadas por Silva Matos *et al.* (1999) y posiblemente se requiere de agregaciones mucho mayores a las presentes en el bosque secundario para desatar mortalidad denso dependiente.

La dinámica de una población es altamente dependiente de la tasa de crecimiento y esta es dependiente entre otras variables ambientales de la luminosidad, la cual afecta de manera importante a *E. precatória* (Poorter 1999, Zuidema y Boot 2000). No obstante, en este caso no se dispone de datos comparativos, aunque la estructura de los bosques analizados entre La Selva y el

Braulio Carrillo no aparenta ser apreciablemente diferente. La variación en el medio lumínico afecta positivamente a las plantas del sotobosque, donde las condiciones de sombra son extremas, en tanto, que conforme se da un aumento en la altura y especialmente en aquellas palmas que alcanzan el dosel podría no haber diferencias tan marcadas, al posiblemente compartir condiciones lumínicas similares en diferentes ambientes. En este caso, la mayor tasa de crecimiento se da en todos los estadios y tiende a ser más amplia en los individuos de menor tamaño coincidiendo con lo esperado. Sin embargo, se siguen dando diferencias importantes en los estadios de mayor tamaño indicando que otros factores influyen en este parámetro. Por otra parte, a diferencia de lo esperado, no se encontraron diferencias en el crecimiento entre el bosque primario y el secundario en La Selva entre los cuales se espera que existan diferencias importantes en el medio lumínico.

Las tasas de crecimiento mostradas para los estadios E1 y E2 deben ser consideradas con cuidado, debido a que por la forma de crecimiento de estos estadios estas pueden haber sido subestimadas, especialmente en La Selva debido al menor número de censos que permitieran hacer mejores correcciones de los datos. Esto ocurre debido a que el punto de la palma en que se tomaron las mediciones de altura (el punto de aparición de la nueva hoja o meristema) tiende a variar al abrirse o separarse las vainas de las hojas que en estos estadios conforman la mayor parte de la estructura del tallo. De esta forma, se pueden observar crecimientos negativos que serán compensados con la aparición de la nueva hoja. Sin embargo, debido a la variabilidad en el tiempo de muestreo y al pequeño rango del estadio este crecimiento podría no haber sido registrado, o bien, pudo haberse sobre-estimado, afectando la tasa de crecimiento real, de forma que la calculada en este caso no refleje la probabilidad de transición entre estadios con este tipo de crecimiento.

Probabilidades de transición y permanencia

El Braulio Carrillo presenta menores permanencias y mayores tasas de transición para todos los estadios. Esto está directamente relacionado con las

mayores tasas de crecimiento que invariablemente fueron observadas en este sitio.

En general, en los tres sitios estudiados se da una similitud en la probabilidad de permanencia entre los tres primeros estadios, pero la probabilidad de transición fue siempre mayor en el estadio E1, lo que se relaciona con su menor amplitud de tamaños y con la imposibilidad de devoluciones (el requisito de ingreso era el tamaño de la hoja y una vez que la palma ingresaba a este estadio ya no se contemplaba la posibilidad de devolución), a diferencia de lo que sucede en el estadio E2. Este último, a pesar de tener una mayor tasa de crecimiento presenta también la mayor mortalidad promedio entre todos los estadios y además la posibilidad de devolución, lo que reduce aún más la probabilidad de transición de los individuos que lo forman. Cabe resaltar que las devoluciones se presentan en los individuos de los límites inferiores del rango de tamaño de este estadio. Esta posibilidad de reducción de tamaño y devolución en los estadios de menor tamaño también fue observado por Zuidema y Boot (2000) para poblaciones de *E. precatona* en la amazonia boliviana.

En general, el bajo número de individuos del estadio E4, pero especialmente del E5 encontrados en todos los sitios, coincide con lo esperado, dada la mortalidad acumulada durante el período de vida de los individuos, haciéndose menos comunes los individuos de mayor tamaño. Este aspecto se evidencia también en las estructuras poblacionales estables predichas por todas las matrices calculadas. Además, el estadio E5 presenta la mayor tasa de crecimiento (medido este en el DAP), lo que explicaría su baja abundancia al no permanecer los individuos mucho tiempo dentro del rango de tamaños que lo definen. La baja abundancia de individuos pre-reproductivos, o reproductivos pequeños es un fenómeno común en árboles, debido al incremento en la tasa de crecimiento de estas tallas (J. Lobo com. pers.).

La alta tasa de crecimiento de los individuos de todos los estadios en el Braulio Carrillo implica altas tasas de transición entre estos, que ligadas con la alta tasa de ingreso de plántulas son los elementos responsables del muy alto valor de λ derivado de su matriz con fecundidad. Para la matriz de La Selva

secundario el alto valor de λ es debido principalmente a la alta fecundidad, pero no alcanza al gran crecimiento predicho para el Braulio Carrillo. Estos valores de λ son mucho mayores a los encontrados por Zuidema y Boot (2000) para esta misma especie en Bolivia, pero ambos son muy inferiores a los encontrados por Silva-Matos *et al.* (1999) para *E. edulis* en Brasil. Es importante mencionar que todos estos valores de λ son determinísticos, es decir, no contemplan ningún tipo de variación en los parámetros matriciales, pero según menciona Boyce *et al.* (2006), el valor de λ estocástico (más acertado de la dinámica poblacional) tiende a ser menor al determinístico (ver capítulo 2).

Las cortas edades de las palmas de gran tamaño del Braulio Carrillo comparadas con las de La Selva son debidas a las mucho mayores tasas de crecimiento ya discutidas para este ambiente. Esto indicaría una mayor capacidad de recuperación general ante fenómenos naturales o alteraciones humanas como los procesos de extracción que se dan en estas poblaciones, tema que será analizado en el capítulo 2. Es de importancia, que la gran diferencia en las edades estimadas es debida principalmente a las tasas de crecimiento de los estadios E1 y E2, las cuales son las más difíciles de estimar debido a la forma en que se da este crecimiento, el que presenta retrocesos que luego son compensados con nuevos pulsos de crecimiento. Este mecanismo hace que el valor calculado tienda a ser subestimado, debido al no siempre haber medido los pulsos de crecimiento positivo que compensarán los retrocesos y que por lo tanto, las edades puedan estar sobreestimadas. Las edades reportadas por Zuidema y Boot (2000), para individuos de tamaños equivalentes al estadio E6 de este estudio, son intermedias a las encontradas para los sitios aquí analizados lo cual es normal, dada la gran variación mostrada incluso entre sitios tan cercanos como los aquí analizados.

La variación encontrada en el número de ingresos entre los periodos de muestreo es esperada, ya que bajo ciertas condiciones ambientales la germinación y el crecimiento son favorecidos. Sin embargo, de la forma en la que contemplan los ingresos en este estudio, la mejor explicación estaría dada por variaciones de la tasa de crecimiento de las plántulas pre-estadio E1, que hace que una mayor proporción de estas ingrese al E1 en un periodo dado. Esto

explicaría el reclutamiento episódico que fue observado en algunos casos y que se espera sea reflejado de forma adecuada por el valor promedio y su variación dentro de las simulaciones.

Estructura poblacional estable

La estructura predicha por las matrices desarrolladas para el bosque primario de La Selva es muy similar, pero difiere marcadamente en el estadio E6. Según la matriz con fecundidad, la relación entre el número de reproductivos e ingresos parece ser suficiente para garantizar una mayor proporción de individuos que lleguen a este tamaño. Esta predicción se asemeja a la estructura poblacional de adultos presente en el sitio, pero la alta proporción observada de individuos reproductivos es debida a la poca cantidad de plántulas presentes en este bosque, lo que lo diferencia grandemente de los otros estudiados. Además, la proporción observada de estadios intermedios no coincide con ninguna de estas predicciones.

Para el bosque secundario los dos escenarios matriciales desarrollados predicen estructuras poblacionales estables casi iguales y muy similares a la presente en el sitio, lo cual no era esperado debido a la forma tan diferente de determinar el ingreso de nuevos individuos en estas. En este caso la mayor tasa de ingresos incrementa grandemente el número de plántulas y demás estadios inferiores, reduciéndose la proporción de individuos reproductivos. A su vez, esta baja proporción de individuos reproductivos es la responsable de la similitud entre ambos pronósticos, al no ser tan importante el efecto multiplicativo del número de adultos en el reclutamiento al usar la matriz con fecundidad. El Braulio Carrillo presenta una gran similitud entre su estructura actual y la predicha por la matriz con fecundidad constante, lo que parece indicar que desde ese punto de vista esa población se encuentra en equilibrio. Es importante mencionar que el estadio E6 presenta un rango de tamaños muy amplio pudiendo superar los 10 m (en altura). Esto hace que se de pueda dar una ligera acumulación de individuos en este estadio lo cual se puede observar en algunas de las zonas analizadas.

El bosque primario de La Selva, presenta una estructura poblacional que es atípica comparada con la encontrada en las otras zonas estudiadas. La mayor

densidad de plantas adultas es debida a la ausencia de alteración humana en este bosque. Sin embargo, la baja densidad de plántulas es difícil de explicar, aunque puede tener relación con la relativamente mayor tasa de crecimiento del estadio E1 en este ambiente, que haría que estos individuos permanezcan menos tiempo dentro de ese estadio. La baja fecundidad o reclutamiento observado puede no ser del todo representativa de lo que se da en este bosque debido a no haber registrado ingresos al estadio E2, como si ocurrió en los demás sitios de muestreo, lo que ocasionaría la gran separación entre la distribución poblacional observada y la esperada. Por ende se considera que el valor de fecundidad mostrado no es el más representativo para este ambiente.

Resulta difícil explicar por qué la fecundidad del bosque primario es tan baja dado que ahí se da la mayor densidad de individuos reproductivos, mientras que en el bosque secundario donde su abundancia es muy baja, el reclutamiento de plántulas fue 14 veces mayor. Una posible explicación es que la germinación de *E. precatória* en el bosque secundario sea más alta que la que se da en el bosque primario por sus características micro climáticas particulares. Igualmente podría darse una mayor depredación de semillas en el bosque primario que en el secundario. Con respecto a esto, Fleury y Galetti (2004) encontraron una mayor tasa de depredación de semillas de *E. edulis* en zonas menos alteradas de un gran fragmento de bosque (2200 ha), que en las áreas con mayor disturbio en este (bordes y claros). El tipo de alteraciones analizadas en su estudio difieren de la presentada por el bosque secundario en La Selva, aunque el mismo patrón podría darse en estas condiciones.

El bosque secundario estudiado en La Selva, se encuentra directamente al lado del bosque primario y la mayoría de la regeneración que se ha dado, ha sido a partir de semillas provenientes de este. Sezen *et al.* (2005), comprueban este patrón mediante análisis genéticos para la palma *Iriartea deltoidea* en la misma área en la que se realizó este estudio en La Selva. También sus conclusiones sobre la paternidad en esa población parece reflejar comportamientos particulares de movimiento desde el bosque primario al secundario de los organismos dispersores de *I. deltoidea*, especialmente aves, las cuales son en gran parte las

mismas especies que dispersan a *E. precatória* (obs. pers.). Este movimiento ayudaría a explicar el alto reclutamiento en el bosque secundario, debido al incremento en el número de semillas disponibles. En apoyo a lo anterior, se ha encontrado que las semillas de *E. edulis* tienen una gran movilidad y han sido dispersadas a distancias de hasta 22 km en bosques brasileños (Gaiotto *et al.* 2003). Las semillas de esta especie presentan dimensiones muy similares a las de *E. precatória* (Silva Matos y Watkinson 1998) y además también son dispersadas en general por los mismos grupos de aves (Küchmeister *et al.* 1997, Galetti y Aleixo 1998, Henderson 2002).

Análisis de elasticidad

El análisis de elasticidad de las matrices con fecundidad coincide con lo que se ha encontrado en otros estudios para especies de palmas longevas y árboles en general, siendo de gran importancia la permanencia de los individuos reproductivos en la población, los cuales generalmente coinciden con los últimos estadios (e.g. Zuidema y Boot 2000, Silva-Matos *et al.* 1999). El valor de elasticidad para la permanencia del estadio E6 mostró una dependencia importante del valor de fecundidad usado (el cual es el único valor que cambia en las matrices para La Selva). Esto es completamente esperable, ya que cuanto menor sea el reclutamiento en una población, mayor va a ser la importancia del mantenimiento de cada individuo reproductivo en la permanencia de la especie y la estabilidad o crecimiento de la población, debido a que el reclutamiento en este escenario es directamente proporcional al número de adultos.

El segundo valor de mayor importancia para todos los casos fue la permanencia de palmas del estadio E2, lo que se debe a ser el estadio que presenta la menor tasa de transición y la mayor mortalidad, además de ser el único que presenta una tasa de devoluciones, la cual no es despreciable. Esto hace que las transiciones relativas a este estadio puedan limitar el crecimiento poblacional en una forma mayor que las transiciones de otros estadios, incrementando su valor de elasticidad.

Al no poder estimar un valor de λ para las matrices con reclutamiento

fue imposible calcular elasticidades para sus componentes. Esto es lamentable debido al hecho de que este escenario rompe el supuesto de la relación entre el número de reproductivos y el reclutamiento, que es lo que hace que la permanencia de estos últimos obtenga siempre los valores de elasticidad más altos. En este caso sería esperable que el valor de reclutamiento y las transiciones entre estadios asuman una mayor elasticidad al determinar el crecimiento o la estabilidad poblacional.

Conclusiones

El Braulio Carrillo presenta mayores tasas de crecimiento que hacen que se den transiciones más rápidas entre los estadios, lo que se refleja en la mucho mayor tasa de crecimiento derivada de la matriz para ese sitio. Esta mayor tasa de crecimiento puede estar relacionada con las condiciones particulares de la zona que aparentemente son más favorables para la especie. Sin embargo, las causas de este patrón no son claras. El más rápido crecimiento del Braulio Carrillo conlleva a que los individuos alcancen mayores tallas a edades tempranas comparadas con lo que ocurre en La Selva, aunque estas son estimativas y existe mucha variación entre los individuos.

No hubo diferencias en las tasas de crecimiento en ningún estadio entre el bosque primario y secundario en La Selva, pero sí hubo una mucho mayor fecundidad en el bosque secundario. Este hecho se da a pesar de tener una mucho menor abundancia de individuos reproductivos comparado con el bosque primario y puede estar relacionado con una mayor tasa de germinación, menor tasa de depredación y con movimiento de semillas del bosque primario al secundario. Estos fenómenos generarían diferencias importantes en la conformación de la estructura poblacional entre estos ambientes vecinos.

Ambas matrices desarrolladas para el bosque secundario en La Selva y la matriz con reclutamiento constante para el Braulio Carrillo predicen satisfactoriamente la estructura poblacional actual en estas zonas, lo que puede implicar que son buenas estimativas de los parámetros demográficos de estas poblaciones. Sin embargo, la estructura poblacional en el bosque primario no es

descrita en forma satisfactoria por ninguna de las matrices creadas para este.

La permanencia de los individuos reproductivos es el parámetro demográfico con el mayor efecto en la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (elasticidad), desde el punto de vista de las matrices con fecundidad. Este valor es claramente dependiente de la fecundidad, presentando mayores valores de elasticidad en cuanto menor sea la fecundidad. No fue posible de calcular la elasticidad para las matrices con reclutamiento constante.

Cuadro 1.1. Fechas de las mediciones en los sitios de muestreo. Los números representan la cantidad de días transcurridos desde el último muestreo.

Sitio	Muestreo (censo)						Total
	1	2	3	4	5	6*	
Braulio Carrillo	Abr-04 0	Nov-04 214	Abr-05 141	Dic-05 228	Abr-06 129	Feb-07 306	712
La Selva	Ag-04 0	Feb-06 564	Set-06 212	-	-	-	776

* medición sólo para algunos individuos seleccionados, no incluida en la cuenta total de días

Cuadro 1.2. Caracterización de los estadios según su talla y tamaño de muestra (n) usado en el cálculo de transiciones entre estos para cada periodo de muestreo (P_i) para los estadios E1 - E2 y para su estimación en los estadios E3 a E6.

Estadio	Límite inferior Altura (m)	Límite superior Altura (m)	Límite inferior DAP (cm)	Límite superior DAP (cm)	n La Selva		n Braulio Carrillo			
					P _{1,2}	P _{2,3}	P _{1,2}	P _{2,3}	P _{3,4}	P _{4,5}
E1	hoja > 0.5	≤ 0.5	-	-	97	87	62	57	70	49
E2	> 0.5	≤ 1.25	-	-	63	93	63	78	52	75
E3	> 1.25	≤ 3.5	-	-	34				28	
E4	> 3.5	7.12 ^o	> 4.23*	≤ 6.65	39				17	
E5	7.12 ^o	10 ^o	> 6.65	≤ 10.2	17				10	
E6	10 ^o	-	> 10.2	-	30				42	

* valor usado para definir la amplitud del estadio y el tiempo de permanencia de un individuo en este.

^o alturas estimadas, mostradas con fines ilustrativos

Cuadro 1.3. Densidad de individuos de *E. precatona* encontradas en el muestreo inicial según su altura (los valores corresponden a individuos/ha).

Sitio	< 1 metro	> 1 metro	Total
La Selva primario	66.7	77.8	144.4
La Selva secundario	653.3	262.2	915.6
Braulio Carrillo	197.7	110.3	308.0

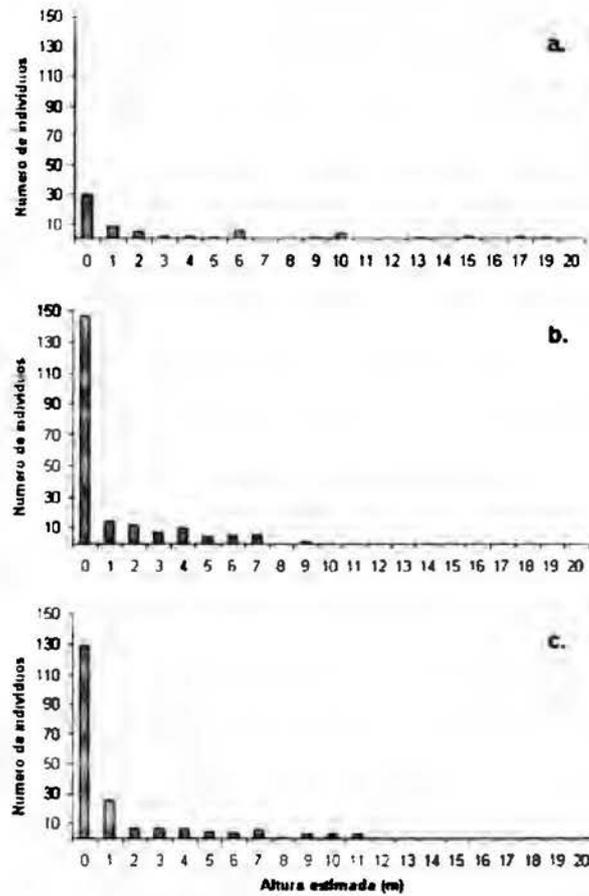


Figura 1.1. Estructura poblacional de *E. precatonia* según la altura de la planta en los sitios de muestreo: a. La Selva bosque primario, b. La Selva bosque secundario, c. Braulio Carrillo.

Cuadro 1.4. Crecimiento promedio anual (cm) según el estadio para las poblaciones de *E. precatória* estudiadas en La Selva. DE: desviación estándar; valores de significancia para una U de Mann-Whitney o t de Student.

Est *	La Selva primario		La Selva secundario		U	gl	p
	prom	DE	Prom	DE			
E1 [◊]	1.988	6.441	0.069	3.289	856	1	0.056
E2 [◊]	2.328	7.152	2.097	6.347	0.725 [◊]	90	0.47
E3 [◊]	8.753	23.702	17.768	17.359	-1.295 [◊]	32	0.205
E4 [∨]	0.265	0.325	0.266	0.269	147	1	0.512
E5 [∨]	0.512	0.555	0.554	0.34	26	1	1.000
E6 [∨]	0.17	0.353	0.108	0.211	1:1	1	0.967

◊ valores para una t de Student

* dimensiones en el cuadro 1.2

◊ crecimiento medido en altura

∨ crecimiento medido en DAP

Cuadro 1.5. Crecimiento promedio anual (cm) según el estadio para las poblaciones de *E. precatória* estudiadas. La Selva combina el bosque primario y secundario. DE: desviación estándar; valores de significancia para una U de Mann-Whitney.

Est *	La Selva		Braulio Carrillo		U	gl	P
	Prom	DE	Prom	DE			
E1 [◊]	0.48	3.16	3.42	11.69	3798.5	1	0.043
E2 [◊]	2.29	5.05	9.38	20.43	5875	1	<0.001
E3 [◊]	15.94	19.48	33.71	29.98	654	1	0.012
E4 [∨]	0.26	0.29	0.74	0.45	543	1	<0.001
E5 [∨]	0.54	0.38	1.24	0.59	137	1	0.009
E6 [∨]	0.15	0.29	0.76	0.95	910	1	0.001

* dimensiones en el cuadro 1.2

◊ crecimiento medido en altura

∨ crecimiento medido en DAP

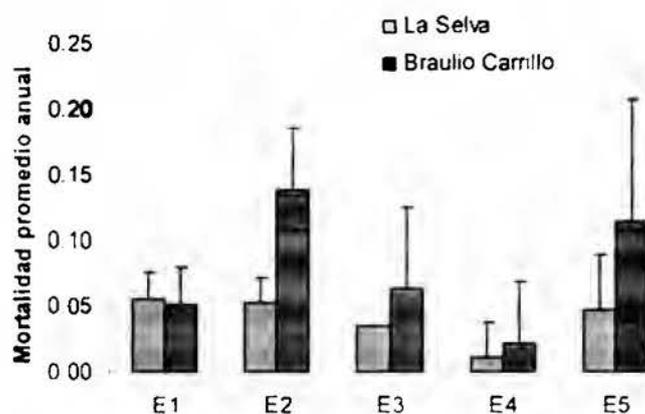


Figura 1.2. Mortalidades promedio observadas según el estadio para *E. precatória* en ambos sitios de muestreo (La Selva combina al bosque primario y secundario). Promedio ponderado según el tiempo real entre los censos.

Cuadro 1.6. Parámetros estimados para un modelo logístico de las mortalidades observadas para los estadios E1-E3, según el sitio y el intervalo representado.

Factor	Valor estimado	Error estándar	Chi	p
Intercepción	-3.4237	0.4326	90.4238	< 0.0001
Sitio Braulio Carrillo	0.4202	0.2222	4.1173	0.042
Estadio E1	0.0594	0.1930	0.0946	0.758
Estadio E2	-0.1342	0.1987	0.4588	0.498
Tiempo	0.6075	0.4773	1.6801	0.195

Cuadro 1.7. Matrices demográficas según sitio y tipo de bosque y matrices de desviaciones estándar (variabilidad) para poblaciones de *E. precatória* en La Selva y Braulio Carrillo durante el periodo de muestreo. Cada matriz representa transiciones anuales entre estadios; f y r representan respectivamente los escenarios de fecundidad y reclutamiento constante (ingresos dependientes o independientes del número de reproductivos respectivamente).

Sitio	λ	<i>t+1</i>	Transiciones						Desviaciones estándar							
			E1	E2	E3	E4	E5	E6	E1	E2	E3	E4	E5	E6		
La Selva primario	0.9785						f	r						f	r	
		E1	0.8542	0.0780				0.1455	2.0866	0.0180	0.0995				0.0771	0.2087
		E2	0.0829	0.8622				0.0000	0.0000	0.0051	0.1197				0.0000	0.0000
		E3		0.0392	0.8207						0.0232	0.0675				
		E4			0.0626	0.8500						0.0452	0.0597			
		E5				0.1019	0.7011						0.0517	0.1129		
		E6				0.1263	0.9700					0.0854	0.025			
La Selva secundario	1.0148						f	r						f	r	
		E1	0.8542	0.0780				2.0915	16.6927	0.0180	0.0995				2.9578	1.6693
		E2	0.0829	0.8622				0.5229	4.1732	0.0051	0.1197				0.7395	0.4173
		E3		0.0392	0.8207						0.0232	0.0675				
		E4			0.0626	0.8500						0.0452	0.0597			
		E5				0.1019	0.7011						0.0517	0.1129		
		E6				0.1263	0.9700					0.0854	0.025			
Braulio Carrillo	1.0995						f	r						f	r	
		E1	0.7688	0.0810				3.8413	38.8463	0.1762	0.1012				3.8970	3.8846
		E2	0.1782	0.7965				0.8353	7.7693	0.1404	0.0993				0.3989	0.7769
		E3		0.0752	0.7664						0.0651	0.0800				
		E4			0.1323	0.6756						0.0640	0.1135			
		E5				0.2903	0.5890						0.1101	0.1556		
		E6				0.2881	0.9700					0.1432	0.025			

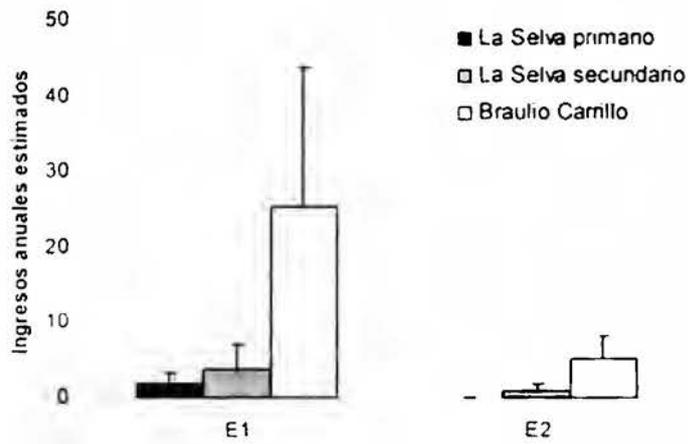


Figura 1.3. Ingresos anuales promedio (+ desviación estándar) estimados para los sitios de estudio con base en los intervalos entre censos. Promedio ponderado según el tiempo real entre los censos.

Cuadro 1.8. Edades de ingreso (años) estimadas para cada estadio según la tasa de crecimiento promedio para cada sitio estudiado. nc: no conocida

Estadio	Sitio	
	La Selva	Braulio Carrillo
E1	nc	nc
E2	33.4	4.7
E3	66.2	12.7
E4	80.3	19.4
E5	89.6	22.6
E6	96.2	25.5

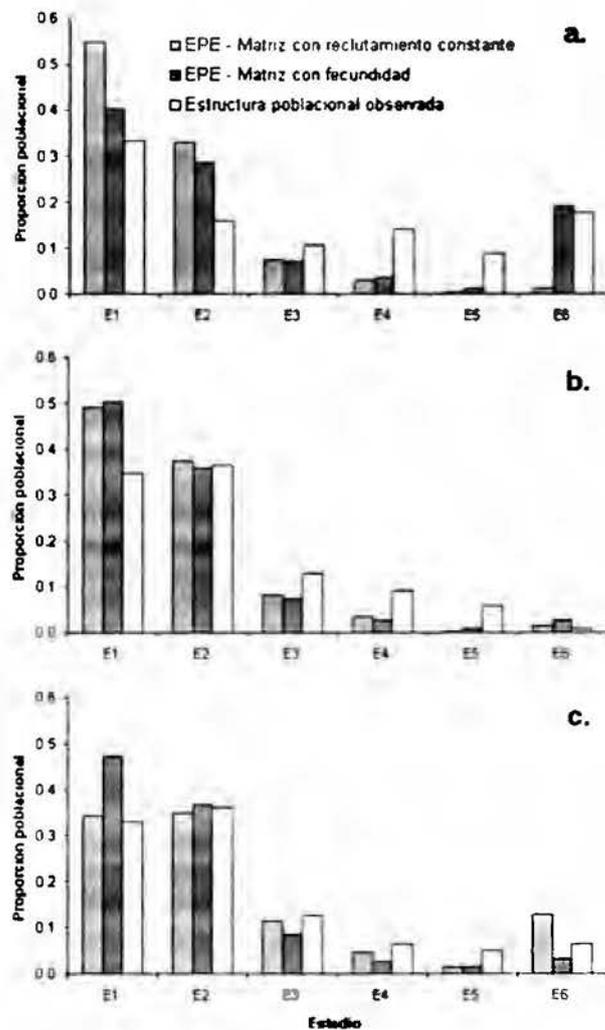


Figura 1.4. Comparación de la distribución poblacional observada con la estructura poblacional estable calculada usando la matrices con fecundidad dependiente e independiente del número de adultos: a. La Selva primario, b. La Selva secundario y c. Braulio Carrillo.

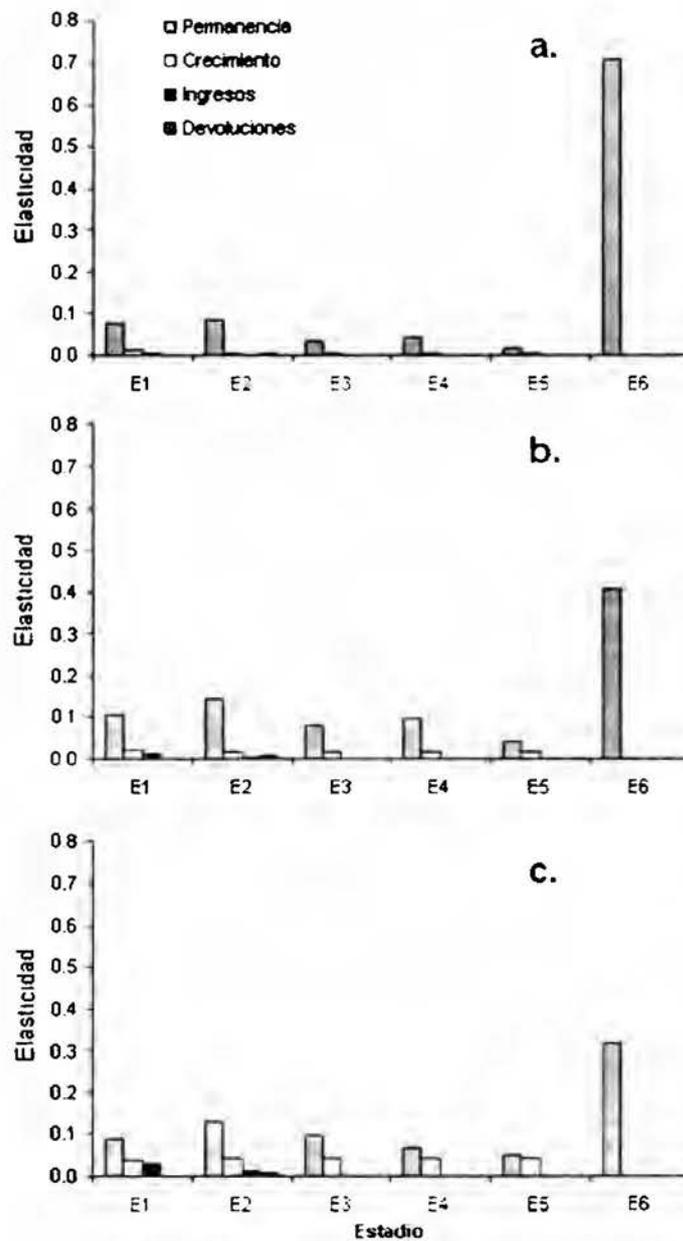


Figura 1.5. Análisis de elasticidad que muestra la contribución proporcional de los diferentes parámetros matriciales sobre la tasa intrínseca de crecimiento (λ) para: a. La Selva primario, b. La Selva secundario, c. Braulio Carrillo.

CAPITULO II

Modelos demográficos matriciales aplicados a poblaciones de la palma
Euterpe precatoria (Mart.) en La Estación Biológica La Selva y el Parque
Nacional Braulio Carrillo

El manejo de poblaciones de especies usadas por el hombre, especialmente de productos del bosque no maderables (NTFP, por sus siglas en inglés) ha surgido como una alternativa para el mantenimiento del bosque mediante el beneficio directo a las poblaciones humanas que conviven con este (Neumann y Hirsch 2000). Sin embargo, el efecto de diversas prácticas extractivas sobre las poblaciones alteradas directamente, así como las de otras especies relacionadas permanece generalmente incalculado (Moegenburg y Levey 2002).

Una de las mejores herramientas para analizar la susceptibilidad de poblaciones ante el aprovechamiento humano son los análisis demográficos. Estos permiten evaluar el comportamiento futuro y la sostenibilidad de las poblaciones naturales de muchas especies, ya sea que estas sean aprovechadas por el hombre o que su número se encuentre seriamente reducido por causas naturales (Zuidema y Boot 2000, Freckleton *et al.* 2003). El objetivo de un modelo demográfico es predecir el comportamiento de una población bajo ciertas condiciones ambientales, ya sea a corto o largo plazo, pero en esencia, es un intento de reflejar la realidad de una forma simplificada. Al construir un modelo debe haber un balance entre la complejidad necesaria para tener un poder predictivo real de la dinámica poblacional y la sencillez para entender los procesos en los que este se basa, y por tanto, los alcances reales de los resultados que genere (Akçacaya *et al.* 1999).

Los modelos demográficos basados en matrices son una de las herramientas más ampliamente usadas para predecir la dinámica poblacional (Akçacaya *et al.* 1999, Caswell 2001, Tremblay y Hutchings 2002, Freckleton *et al.* 2003). Los modelos matriciales basados en estadios (Lefkovitch 1965) son los más adecuados para evaluar poblaciones de plantas. En estas, las categorías de tamaño de los individuos (estadios) son de mayor importancia que su edad, la cual en muchos casos es muy difícil o imposible de determinar, o bien, es simplemente intrascendente al no reflejar los aportes demográficos de estos. Este tipo de modelos están basados en datos de fecundidad dependiente de los estadios, así como del crecimiento y las tasas de sobrevivencia promedio en estos (Olmsted y Alvarez-Buylla 1995).

Los primeros modelos en los cuales se basó gran parte de la teoría demográfica eran determinísticos, es decir, no contemplaban la posibilidad de variación en los parámetros demográficos (Boyce *et al.* 2006). Sin embargo, toda medición natural presenta variabilidad, la cual es de gran importancia al pretender realizar predicciones. Es así como surgen los modelos estocásticos, en los cuales se trata de incluir la variación tanto ambiental como individual en el proceso predictivo, y determinar cómo esta afecta las tasas vitales, y por tanto, la viabilidad de las poblaciones en el futuro (Akçacaya *et al.* 1999, Boyce *et al.* 2006).

El análisis demográfico es un campo que avanza rápidamente, y actualmente trata de relacionar las características demográficas de las poblaciones con sus implicaciones evolutivas, tanto a nivel poblacional como individual, dado que la evolución opera a un nivel demográfico (Caswell 2001, Boyce *et al.* 2006). Actualmente se desarrollan métodos para cuantificar el efecto sobre la tasa intrínseca de crecimiento (λ) de la variabilidad de un carácter morfológico, siendo posible cuantificar el impacto de un solo individuo sobre la tasa de crecimiento poblacional (Pelletier *et al.* 2007). También se están desarrollando modelos basados en demografía individual en los que se modela el destino individual de los individuos dentro de una población (J. Lobo com. pers).

El uso tradicional de los modelos matriciales basados en estadios es predecir el impacto de la explotación humana sobre las poblaciones silvestres, y en muchos casos, definir estrategias de uso sostenible. La sostenibilidad de una población expuesta a la extracción está principalmente determinada por el balance entre la tasa de nacimiento y muerte de los individuos que la conforman (Olmsted y Álvarez-Buylla 1995). Por esto, los datos de crecimiento y reproducción son claves en el establecimiento de planes de manejo y protección de especies con atractivo comercial, especialmente aquellas expuestas a la explotación de sus poblaciones naturales. Los modelos de este tipo han sido ampliamente utilizados en la evaluación del crecimiento poblacional de muchas especies, tanto vegetales como animales, sometidas a procesos de extracción, entre estas varias especies de palmas como: *Astrocaryum mexicanum* (Pinero *et al.* 1984), *Iriartea deltoidea* (Pinard 1993), *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* (Olmsted y Alvarez-Buylla

1995), *Euterpe edulis* (Silva-Matos *et al.* 1999, Freckleton *et al.* 2003) y *E. precatória* (Zuidema y Boot 2000, Rocha y Viana 2004).

Euterpe precatória es una especie de palma apreciada por su palmito a lo largo de todo su ámbito de distribución, además de que sus frutos se usan para la fabricación de bebidas y otros productos en Suramérica, siendo su explotación un fenómeno frecuente. Es la única especie del género en Centroamérica, y una de las muchas especies de palmas que sufren extracción en Costa Rica. Los efectos ecológicos de esta extracción han sido poco estudiados, a diferencia de las otras especies del género. Los únicos estudios demográficos conocidos son los de Zuidema y Boot (2000) para el palmito y el de Rocha y Viana (2004) para la extracción de los frutos. Zuidema y Boot (2000) predicen una disminución en el tamaño de las poblaciones extraídas en la amazonía boliviana, incrementado por la selección con fines comerciales de los individuos adultos reproductivos.

Las poblaciones costarricenses de esta especie no han escapado a la explotación y la extracción ilegal de palmito. Esta práctica se ha convertido en un fenómeno frecuente y de considerable intensidad, especialmente en la zona atlántica. Incluso zonas dentro de áreas protegidas como el Parque Nacional Braulio Carrillo se están convirtiendo en fuentes principales que suplen el palmito con fines comerciales (Avalos 2007). Al ser *E. precatória* una especie monopódica la extracción de palmito representa la muerte del individuo. Además, es en los individuos reproductivos (DAP > 10 cm aproximadamente), en las que se enfoca la extracción debido a su mayor rendimiento. Hasta la fecha, no se han llevado a cabo estudios demográficos que valoren el estado actual y futuro de las poblaciones afectadas por la extracción y las comparen con aquellas que no han sufrido este fenómeno en el país.

El objetivo de este estudio es evaluar el comportamiento futuro más probable (en términos de tamaño y estructura poblacional) de las poblaciones de *E. precatória* analizadas en la Estación Biológica La Selva, así como en el Parque Nacional Braulio Carrillo, mediante modelos demográficos matriciales basados en estadios. Además, realizar evaluaciones de cómo diferentes intensidades y

frecuencias de extracción afectan el crecimiento poblacional y la permanencia de la población en el corto y mediano plazo.

MÉTODOS

Modelos demográficos

Las matrices obtenidas para las poblaciones estudiadas en el Braulio Carrillo y La Selva (capítulo 1), fueron implementadas en la construcción de modelos que estiman la variación en la estructura y el tamaño poblacional en el tiempo, es decir, cómo ambas se modifican conforme los individuos crecen. El modelo tiene la forma:

$$N_{t+1} = A \cdot N_t \quad (2.1)$$

donde A (ver ecuación 1.1) corresponde a la matriz cuadrada de estadios según las categorías de tamaño de los individuos, N_t representa el vector con las poblaciones en cada estadio, y N_{t+1} representa este mismo vector (distribución de la población) para el año siguiente (Caswell 2001).

Predicciones poblacionales

Para cada una de las matrices se definió una matriz de variabilidad asociada (cuadro 1.8), la cual permite introducir estocasticidad (variación aleatoria) a la hora de realizar predicciones con los modelos. Estas matrices se basan en las desviaciones estándar de las probabilidades de transición y permanencia calculadas directamente para los estadios E1 y E2 (ver cuadro 1.2) y de las fecundidades. Para los estadios E3 a E5 se basan en la desviación estándar para una distribución binomial que es a la que mejor se ajustan los datos, siendo:

$$DE = \sqrt{(pq/n)} \quad (2.2)$$

p = valor de G_i (ecuación 1.3) o P_i (ecuación 1.4) calculado (según corresponda)

$$q = 1 - p$$

n = tamaño de muestra usado en el cálculo

En este caso, esta variación representa a la encontrada entre los censos realizados y se usa como una estimativa de la variación natural. Para el caso del

estadio reproductivo E6, como el valor de mortalidad usado proviene de valores para otras especies, se le asignó un valor de variación de 2.5%, el cual puede ser representativo de los niveles de variación naturales que se dan en la mortalidad de las poblaciones de *E. precatória* estudiadas. Finalmente, en las matrices en las que se usa la fecundidad, la variación de esta se estableció arbitrariamente en un 10% del valor calculado y su función es dar un indicio de la variación que se puede dar en las trayectorias poblacionales. El uso de otros valores no afecta el promedio obtenido sino solamente la variación asociada a este debido a la forma en que la función fue programada.

Los modelos matriciales se usaron para predecir la abundancia y estructura poblacional de *E. precatória* en las zonas de estudio a 20 años plazo, ya que se necesitan estudios con mayor tiempo de toma de datos para realizar predicciones confiables a plazos temporales mayores. Para La Selva se dispuso de dos matrices, una para el bosque primario y otra para el secundario y un par más para el Braulio Carrillo que difirieren únicamente en los valores de ingresos de nuevos individuos, creando dos escenarios o modelos predictivos: matrices con fecundidad y matrices con reclutamiento constante (capítulo 1, pag. 10).

Al realizar las simulaciones, para cada repetición y cada año dentro de estas, para cada modelo se usó una matriz estocástica diferente para cada modelo. Para esto se tomó un valor de la probabilidad de permanencia (P_i), transición (G_i) y fecundidad (F_i), al azar de una distribución Log-Normal (lo que elimina la posibilidad de valores negativos) con promedio igual al valor respectivo de la matriz y desviación estándar correspondiente al valor de la matriz de variabilidad respectiva (cuadro 1.8). Se espera con esto que las desviaciones asignadas a los parámetros matriciales reflejen un amplio rango de condiciones ambientales.

Al asignar estos valores se respetaron los supuestos matriciales (las columnas no pueden sumar más de uno, excepto en el estadio reproductivo, y la sobrevivencia de este no puede ser mayor a uno). Los valores para cada año en cada simulación son completamente independientes de los obtenidos para años anteriores, es decir, no hay correlación entre estos.

Cada escenario de predicción se corrió con 1000 repeticiones, utilizando un análisis de Monte Carlo, para así definir los valores promedio y límites de confianza para las predicciones poblacionales. Además, se calculó un valor de lambda promedio (lambda estocástico) para 10000 matrices al azar (matrices con fecundidad) como las usadas en los modelos para cada sitio. Los modelos se corrieron usando las funciones de PopTools 2.7.5 (Hood 2006). El vector poblacional usado corresponde a la estimación de la población para una hectárea en cada sitio según las densidades de las parcelas y las distribuciones entre los estadios para el último muestreo en cada sitio.

Efecto de la extracción

Para predecir el efecto de la corta de individuos con fines de extracción de palmito en el Braulio Carrillo se corrieron modelos que asumían la corta del 25, 50 y 100% del total de individuos del estadio E6, dado que estos son generalmente los cortados debido a su mayor tamaño (Avalos 2007 y obs. pers.). Las repeticiones del ciclo de corta se fijaron a 5 años, 10 años o una sola extracción inicial según el sitio simulado. Cada simulación inicia en el año posterior a la extracción, usando como vector inicial la estructura poblacional alterada resultante. Dado que las poblaciones de La Selva tienen mayor protección y a que no se ha dado extracción en muchos años, para este sitio solo se simuló una corta inicial del 50% de los individuos reproductivos con el fin de ilustrar los efectos que esta podría tener en estas poblaciones.

RESULTADOS

Los valores promedio de lambda (λ) para una serie de matrices estocásticas fueron en todos los casos menores a los valores determinísticos derivados de la matriz original (cuadro 2.1), aunque para el caso del bosque primario de La Selva la diferencia fue muy baja. La reducción fue más grande para el Braulio Carrillo, el cual presentó un valor muy alto de lambda determinístico. Sin embargo, el valor de lambda estocástico es aún mayor a uno e implica el crecimiento poblacional. Para La Selva, el bosque secundario tiene un valor de

lambda muy cercano al de una población estable aunque al igual que para el bosque primario indica una disminución poblacional.

Simulaciones poblacionales en escenarios sin procesos extractivos

En el bosque primario de La Selva el modelo con fecundidad así como el de reclutamiento constante predicen un comportamiento poblacional casi idéntico. Este consiste en una disminución en el tamaño poblacional total, debida a la reducción tanto en el número de plántulas (E1 y E2) como de los demás estadios, disminuyendo la población promedio predicha en aproximadamente un 50% durante el periodo modelado de 20 años (fig. 2.1). Además, en este sitio en el plazo modelado, cambiaría la proporción de plántulas con respecto a los otros estadios, pasando esta relación de cerca de 1:1, a casi un 2:1, haciéndose similar a la encontrada en los otros sitios estudiados.

Para el bosque secundario las predicciones del modelo con fecundidad muestran que el número de individuos tiende en general a aumentar lentamente luego de una reducción inicial, pero este incremento sería debido al aumento en el número de plántulas, ya que los individuos de mayor talla muestran una disminución sostenida. En otras palabras, se podría dar un reemplazo en la población al disminuir los individuos de mayor talla y aumentar el número de plántulas (fig 2.1). Por su parte, el modelo con reclutamiento constante predice una gran reducción inicial en la población total, pero que tiende a ser de menor intensidad con el paso de los años. En este caso la disminución se daría tanto en el número de plántulas como de individuos más grandes, manteniéndose en términos generales la proporción de estos dentro de la población total (fig 2.1).

Finalmente, para el Braulio Carrillo el modelo con fecundidad predice un incremento poblacional considerable debido al aumento en el número de plántulas, mientras que los demás estadios permanecerían casi constantes en su número (fig 2.1). El modelo con reclutamiento constante muestra un número casi constante de los tamaños poblacionales actuales en todos los estadios, con solo una muy leve reducción de plantas grandes (juveniles adultos) y un muy leve aumento de plántulas, manteniéndose la población en equilibrio en el plazo modelado (fig 2.1).

Simulaciones poblacionales en escenarios que contemplan procesos extractivos

- Braulio Carrillo

Al usar el modelo con fecundidad para simular procesos extractivos de intensidades similares a las reportadas para el Braulio Carrillo, se nota como el número de plántulas varía grandemente de forma proporcional al grado de intensidad de la extracción. Tras una extracción inicial el número de plántulas disminuye solamente cuando la extracción es del 100% de los individuos reproductivos, pero se incrementa rápidamente al darse recuperación de la población de estos, no obstante, manteniendo la menor abundancia entre las tres intensidades de extracción modeladas. Si se dan extracciones de individuos reproductivos posteriores y repetitivas las plántulas disminuyen de forma episódica con cada proceso extractivo en el tiempo (para las intensidades de extracción de 50% y 100%), siendo su abundancia cada vez menor. El número de plántulas solo tiende al aumento inicial y luego a la estabilidad en el plazo modelado bajo condiciones de baja extracción (25%, fig. 2.2).

En cuanto a los demás estadios, la extracción del 25% del estadio E6 permite una leve recuperación de los estadios intermedios (3-5) y una muy lenta disminución de los reproductivos, los cuales aunque disminuyen, se mantienen en un número muy similar entre cada periodo de cosecha. Para las demás intensidades extractivas, ambas categorías muestran una tendencia a la disminución con cada proceso extractivo. La sensibilidad de la población se da entonces por la disminución de juveniles y la lenta reposición de adultos asociada.

El modelo con reclutamiento constante muestra resultados casi iguales para todas las tasas y plazos de extracción. Las únicas variaciones se dan directamente en el estadio E6 que es el que sufre extracción (fig. 2.2). En todos los casos para ambos modelos el comportamiento de juveniles y adultos es igual, disminuyendo la abundancia de una forma lenta pero sostenida, y conformando una parte muy reducida de la población total.

- La Selva

El bosque primario de La Selva muestra una gran reducción en la población de *E. precatória* aún sin procesos extractivos. Al usar el modelo con fecundidad, una extracción del 50% de los individuos reproductivos solo aceleraría un poco esa disminución, al reducir ligeramente el número de ingresos de plántulas (aparte de la propia reducción de los individuos reproductivos), mientras que al realizar las proyecciones con el modelo con reclutamiento constante los resultados serían casi los mismos, aunque no se daría la ligera reducción en el ingreso de plántulas (fig. 2.3). En el bosque secundario ocurre algo similar, pero al usar el modelo con fecundidad las plántulas mantienen una población alta y relativamente constante estando su número ligado al número de adultos presentes, esto a pesar de la muy baja abundancia de estos. Lo anterior se debe al alto valor de reclutamiento usado en esta matriz. Sin embargo, a pesar del abundante número de plantas, los estadios juveniles y adultos disminuirían y al final de los 20 años modelados estarían presentes en muy bajas abundancias. En el modelo con reclutamiento constante, la extracción no afecta directamente el número de plántulas, pero estas, al igual que todos los demás estadios disminuirían de forma considerable (fig. 2.3).

DISCUSIÓN

Muchos estudios han analizado la vulnerabilidad poblacional en términos de la variación en λ (e.g., Freckleton *et al.* 2003) argumentando que un valor positivo implica la estabilidad y crecimiento de la población. Otros usan el tamaño poblacional total o el de individuos reproductivos (Zuidema y Boot 2000). No obstante, el ritmo de crecimiento poblacional o el tamaño total de la población (cantidad) por sí solos ocultan la composición poblacional (calidad) que es tan importante como el tamaño poblacional total. Por lo anterior, en este caso se analizan las poblaciones con base tanto en su estructura como en su abundancia, según las categorías demográficas o estadios establecidos (capítulo 1, pag. 6).

Poblaciones sin extracción

Las predicciones poblacionales para el bosque primario de La Selva son muy similares entre sí con ambos modelos, ya que la población proyectada disminuye rápidamente. Es importante recalcar que la drástica reducción predicha para el bosque primario, puede haber sido sobreestimada debido por no haber registrado ingresos directos al estadio E2. Los ingresos directos a este estadio son posibles y fueron registrados en los demás sitios estudiados. Su ausencia puede ser un efecto de la mucha menor abundancia de plántulas en el bosque primario, que no permitieron su observación, o que estos se den en episodios marcados favorecidos por ciertas condiciones ambientales y no registrados en el periodo de muestreo.

Utilizando el modelo con fecundidad, la reducción poblacional predicha para este ambiente es causada porque el número de reproductivos no produce suficientes ingresos (al hablar de ingresos me refiero a alcanzar la talla del estadio E1 y no a germinación), para compensar la muerte de otros individuos, pero esta es la población estudiada con la mayor densidad de árboles reproductivos. Dada la gran disponibilidad de semillas observada en este bosque, parece que la baja tasa de ingresos no es debida a una limitación en su número. Los procesos que limitan el ingreso de nuevos individuos parecen estar ligados a una muy baja tasa de germinación, o a una alta depredación de semillas, como la observada por Fleury y Galetti (2004) para *E. edulis* en áreas no alteradas. También puede deberse a una alta mortalidad de plántulas pre-estadio E1, o a una combinación de todos estos factores, no obstante, no se dispone de datos al respecto. Por lo anterior, parece que un modelo que independice los nuevos ingresos de la abundancia de individuos reproductivos puede ser más representativo de la situación observada en este ambiente, donde según lo observado, la relación entre la abundancia de palmas reproductivas y el número de ingresos no parece ser muy fuerte.

Para el bosque secundario en cambio, al usar el modelo con fecundidad, el mayor valor de esta fecundidad generaría un aumento en el tamaño poblacional total debido al incremento en el número de plántulas que compensarían la

reducción de juveniles y adultos. Este reemplazo de palmas grandes por plántulas demuestra la importancia de categorizar los resultados de estas simulaciones, lo que permite observar patrones en la composición poblacional que estarían ocultos si se presentara solamente el tamaño poblacional. Este posible reemplazo de individuos reproductivos por plántulas es de gran trascendencia demográfica y en el desarrollo de estrategias de manejo y protección de especies explotadas y amenazadas. Lo anterior es debido a que cada estadio difiere en los valores promedio de sus parámetros demográficos, aportando de forma diferencial al crecimiento poblacional (Akçacaya *et al.* 1999, Caswell 2001), y por lo tanto su densidad en la población es determinante del comportamiento futuro de esta.

El modelo con reclutamiento constante para el bosque secundario predice una disminución poblacional importante. Esta puede ser parte de una reducción en la abundancia de esta especie conforme este bosque madura y el ambiente cambia y que se refleja en la fecundidad calculada. Este cambio se manifestaría en una menor tasa de ingresos, debida posiblemente a los mismos procesos que los mantienen reducidos en el bosque primario. Sin embargo, esta suposición solo puede ser analizada con estudios a largo plazo de estas poblaciones.

En el Braulio Carrillo, debido al gran valor de fecundidad, el modelo que considera este parámetro predice un crecimiento poblacional importante, nuevamente relacionado con el número de plántulas. En cambio, el modelo con reclutamiento constante indica que la población se encuentra en equilibrio y con una ligera tendencia al aumento y que una cantidad casi constante de ingresos anuales puede hacer que se mantenga así en el corto plazo. Este resultado es por completo inesperado dado que parte del ambiente analizado ha sufrido extracción o alteraciones naturales en épocas recientes (Avalos com. pers.).

Para el caso de La Selva y los modelos con fecundidad (donde las matrices usadas difieren únicamente en el valor de la fecundidad), las simulaciones realizadas muestran como la predicción del tamaño poblacional depende en gran medida de ese valor de fecundidad, pero esto es reflejado solamente en el comportamiento de las plántulas, ya que en los demás estadios las variaciones en este parámetro pasan inadvertidas en el corto plazo. Una de las causas de esto es

que el paso de las plántulas (estadio E2) a juveniles (estadio E3), es uno de los puntos críticos y limitantes del crecimiento de los individuos de esta especie, como se evidencia en las matrices desarrolladas (matrices con fecundidad) y en el análisis de elasticidad de estas (capítulo 1, pag. 11), donde la permanencia dentro del estadio E2 tiene el segundo lugar en importancia en la tasa de crecimiento poblacional. Por esta razón un aumento o estabilidad en la abundancia de plántulas no es reflejado en la misma medida y tiempo en los demás estadios. Se debe considerar, que los valores de elasticidades mencionados son determinísticos, se refieren a una única matriz promedio de cada ambiente. En este caso las simulaciones son estocásticas, siendo resultado de cientos de matrices aleatorias definidas con base en las matrices promedio y su desviación estándar, lo que causa que esos valores puedan variar, aunque su mayor relevancia en promedio debe mantenerse.

El Braulio Carrillo es el único sitio que muestra un valor de λ estocástico que implica crecimiento, lo cual concuerda con las trayectorias poblacionales predichas. Este aumento poblacional está directamente relacionado con la alta tasa de crecimiento en todos los estadios y con la alta fecundidad encontrada en este ambiente. Precisamente estas características le darían a este sitio una mayor capacidad de recuperación ante fenómenos de extracción.

Los comportamientos poblacionales coinciden bastante bien con los valores promedio de λ estocástico calculados. La disminución de todos estos valores con respecto a los valores λ determinísticos coincide con lo también hallado por Tuljapurkar *et al.* (2003) y generalizado por Boyce *et al.* (2006), quienes argumentan que este es un fenómeno frecuente al realizar este tipo de comparaciones. En este caso parece ser que el grado de la reducción es mucho mayor para grandes valores de λ determinístico, como el del Braulio Carrillo, mientras que para el bosque primario de La Selva donde este valor implica un decrecimiento poblacional considerable, la diferencia es casi despreciable.

Esto tiene implicaciones de gran importancia al realizar recomendaciones de aprovechamiento o de protección de especies amenazadas. El basarse únicamente en una tasa de crecimiento determinística que implique crecimiento

poblacional, podría generar una sobre explotación de la población que acarrearía severas consecuencias demográficas y ecológicas. Esto debido a que el crecimiento real de esa población es generalmente menor al que este valor contempla.

Poblaciones con extracción

Como las poblaciones estudiadas están ubicadas en áreas protegidas, su manejo (entiéndase reglamentar la extracción) no es posible y solo su protección total es la prioridad. Los parques nacionales tienen como objetivo proteger una muestra representativa de la biodiversidad del país, así que cualquier tipo de extracción no es congruente con sus objetivos. Por lo anterior este análisis se enfoca en evaluar el efecto de la extracción ilegal en estas poblaciones y el que podría tener en poblaciones no explotadas. Por esta razón solo se analizaron tasas de extracción que ilustren la intensidad en la que esta se ha dado hasta ahora.

Todas las poblaciones estudiadas fueron sensibles a la extracción de individuos reproductivos. Incluso el Braulio Carrillo que fue el sitio con el mayor valor de λ sufre reducción de todos los estadios tras procesos extractivos repetitivos, solo mostrándose una ligera tendencia a la recuperación con la extracción de menor intensidad. Zuidema y Boot (2000) predicen también una reducción poblacional, para *E. precatória* en la amazonia boliviana, pero principalmente debido a ciclos climáticos que involucran años secos, por lo que no es posible separar el efecto de la extracción en este caso. Además, la población que analizaron tiende a una clara reducción, con un valor de λ determinístico cercano al del bosque primario aquí estudiado. Sin embargo, en su caso únicamente fue modelado el tamaño poblacional total o el número de reproductivos y no se analizó la composición demográfica de esas poblaciones. La composición poblacional, como ya se mencionó es de gran importancia, especialmente para los estadios intermedios, los cuales presentan grandes reducciones en su abundancia en las proyecciones aquí realizadas. El estudio de

Zuidema y Boot (2000) es además determinístico (no incluye variación en los datos), por lo que no puede ser directamente comparado con este estudio.

La población estudiada en el Braulio Carrillo que es la que ha sido parcialmente extraída muestra la capacidad de recuperarse de una extracción aislada en el tiempo, pero extracciones repetitivas ocasionarían una disminución mantenida en el tamaño poblacional. Esto produciría el agotamiento de la especie o al menos de los individuos de mayor tamaño, pero en un plazo mayor al aquí modelado. Esto ocurriría a pesar de que estas poblaciones tienen una tasa intrínseca de crecimiento positiva, la más alta de las poblaciones estudiadas. Por esto parece ser que las poblaciones naturales de *E. precalonia* no son compatibles con procesos extractivos, a no ser que estos se den a intervalos mucho mayores a los aquí contemplados, lo que causaría la pérdida de rentabilidad de esta actividad. Zuidema y Boot (2000) obtienen conclusiones similares en su estudio, pero en su caso el valor de λ establecido implicaba por sí solo decrecimiento, mientras que en este estudio se analiza también el efecto de la extracción en poblaciones con grandes tasas de crecimiento anual, aunque obteniendo las mismas conclusiones generales.

A pesar de que las poblaciones aquí estudiadas son muy susceptibles a la extracción desde una perspectiva aislada, al considerar que la extracción es muy localizada no abarcando áreas muy extensas la capacidad de recuperación de estas podría incrementarse. La continuidad con áreas no extraídas permitiría el ingreso de semillas adicionales provenientes de estas, que podrían compensar en parte la pérdida de los individuos reproductivos, coincidiendo esto con los supuestos del modelo con reclutamiento constante y con el movimiento de semillas mencionado por Sezen *et al.* (2005). Esto resultaría en el mantenimiento de la tasa de reclutamiento. Sin embargo, la gran reducción de estadios juveniles y adultos solo será contrarrestada con las transiciones desde estadios inferiores lo cual es un proceso lento en la mayoría de los casos.

El modelo con reclutamiento constante produce resultados casi idénticos para diversas tasas de extracción en el mismo sitio, debido a la eliminación de la dependencia de los adultos para el ingreso de nuevos individuos. Esto hace que

produzca resultados más optimistas en cuanto al mantenimiento de poblaciones sometidas a extracciones más intensas, siendo el escenario más positivo desde el punto de vista de la explotación.

Manejo de la especie

El efecto neto de la extracción en las poblaciones estudiadas es dependiente de sus características demográficas (Akçacaya *et al.* 1999). Las poblaciones de La Selva muestran una muy limitada capacidad de recuperación ante procesos extractivos. Para el bosque primario la población decaería drásticamente, con ambos modelos por igual, debido a que su valor de λ implica una gran reducción poblacional. En el caso del bosque secundario, la alta fecundidad (al usar el modelo con fecundidad), hace que al menos las plántulas se mantengan en un número elevado, aunque los estadios intermedios si muestran una gran reducción, acorde nuevamente con la disminución predicha por λ , aunque esta reducción es menor a la del bosque primario. Estas poblaciones se encuentran bien protegidas y prácticamente libres del riesgo de explotación. En cambio, poblaciones de áreas boscosas cercanas sin protección pueden sufrir serias reducciones si son explotadas, ya que posiblemente compartan parámetros demográficos similares a los presentados por las poblaciones de La Selva.

Las poblaciones del Braulio Carrillo que son las que han sido extraídas en el pasado presentan una mayor capacidad de recuperación ante estos fenómenos, pero esta se reduce rápidamente si la explotación se da en forma repetitiva. La protección de este parque nacional es difícil debido a su gran área, al escaso personal a cargo, pero especialmente, a la carretera que lo atraviesa la que permite el fácil acceso y transporte de productos desde el bosque. Solo el incremento en el personal y la concientización de comunidades aledañas pueden detener esta actividad así como la extracción de otros productos y la cacería en esta zona.

Como normas sugeridas para el manejo de esta especie en zonas en las que la extracción sea contemplada y que cumplan con los requisitos establecidos, se recomienda definir un diámetro mínimo de corta de 10.5 cm. Además, la

proporción de plantas extraídas no debe superar el 25% de los individuos con diámetro mayor al mencionado (reproductivos) y el plazo de recuperación de las poblaciones no debe ser menor a cinco años, aunque plazos mayores serían los recomendados. Esto le daría a esta actividad un carácter artesanal, ya que la extracción masiva de esta especie no es una opción al ser insostenible. Además, el realizar la extracción en una forma de parches dentro del bosque y no de una forma extensa en este podría garantizar la afluencia de semillas y la mayor capacidad de recuperación de estas poblaciones. Finalmente, un monitoreo de la dinámica poblacional en las zonas extraídas sería altamente recomendable debido a que como ya se mencionó, algunas poblaciones se encuentran en disminución a pesar de estar inalteradas y en estas todo proceso extractivo debe ser prohibido.

Conclusiones

Las poblaciones de La Selva se encuentran en disminución y esta es especialmente notable en el bosque primario. Estos resultados son debidos a la menor tasa de crecimiento y al bajo número de ingresos registrados. Este bajo número de ingresos es más afín a lo planteado con el modelo con reclutamiento constante, al no haber relación entre el reclutamiento y el número de ingresos para este sitio.

El Braulio Carrillo es la única población estudiada que se proyecta positivamente en el tiempo, y esto es debido a la mucho mayor tasa de crecimiento de la mayoría de los individuos en este ambiente. Sin embargo, las razones de ese mayor crecimiento son desconocidas siendo necesarios más estudios para poder esclarecerlas.

Solo la más baja tasa de extracción usada permitiría la recuperación o estabilidad de la población en el periodo modelado y esto se daría únicamente en el Braulio Carrillo. Esto sería debido nuevamente a las características de rápido crecimiento y alto reclutamiento de esta población. Sin embargo, estos modelos no contemplan un aumento en la tasa de germinación o crecimiento posterior a las alteraciones que se presume podrían ser responsables de las mayores densidades de plántulas observadas en las zonas alteradas en este estudio y que

podrían influir positivamente en la recuperación de la población. Sin embargo, de darse este efecto positivo posiblemente ocurriría en un plazo mayor al modelado. Esto dado que no se observa evidencia en las proyecciones realizadas del beneficio directo de una mayor abundancia de plántulas en la dinámica poblacional general, al no reflejarse esta abundancia en los estadios juveniles.

El modelo con reclutamiento constante parece ser el que presenta el mejor panorama desde el punto de vista de la extracción, al predecir estabilidad del número de individuos de estadios juveniles en el periodo modelado. Sin embargo, este periodo es muy corto y la continuidad de extracción en el largo plazo podría acarrear la disminución de estos, especialmente ante mayores intensidades extractivas. Además, ningún tipo de extracción sería soportable por poblaciones como las de La Selva, las cuales ya están disminuyendo aún en la ausencia de alteraciones.

Ante los resultados de las proyecciones, la población extraída en el Braulio Carrillo tiene la capacidad de sostenimiento y recuperación bajo las intensidades a las que ha sido extraída hasta la actualidad. El peor escenario al que esta se enfrentaría desde este panorama, como predice el modelo con reclutamiento constante es el de la estabilidad y el equilibrio poblacional. Sin embargo, si la extracción se hiciera más intensiva o frecuente esta población disminuiría inevitablemente.

Solo las tasas de extracción menores a 25% de los individuos reproductivos y a plazos temporales mayores a cinco años deberían implementarse en poblaciones extraídas con fines comerciales. Además, estas deberían ser especialmente monitoreadas en zonas más bajas como la representada por La Selva, debido a las características encontradas en este estudio para esas poblaciones. Sin embargo, estos resultados no pueden ser generalizados, especialmente después de la gran variación observada en los parámetros demográficos medidos a escalas geográficas tan pequeñas. Además, el paisaje alrededor del área a extraer debe ser considerado, ya que un fragmento de bosque aislado sería mucho más susceptible que aquellos en los que exista una continuidad con bosque inalterado.

Como conclusión general, el manejo de poblaciones naturales de *E. precatonia* no es ecológicamente sostenible y probablemente no lo sea tampoco en los aspectos económicos. El impacto ecológico de enriquecer con plántulas áreas con fines comerciales debe ser analizado, dado que se observó que la tasa de ingresos es muy importante en el futuro de las poblaciones. Sin embargo, los efectos de este proceso no serían beneficiosos en el corto plazo.

Cuadro 2.1. Valores promedio para lambda estocástico calculado a partir de 10000 matrices al azar basadas en las matrices promedio y de variabilidad respectivas por sitio; DE: desviación estándar.

Sitio	λ	DE	percentil 5%	percentil 95%
La Selva primario	0.9719	0.0167	0.9425	0.9970
La Selva secundario	0.9915	0.0215	0.9574	1.0273
Braulio Carrillo	1.0289	0.0345	0.9784	1.0908

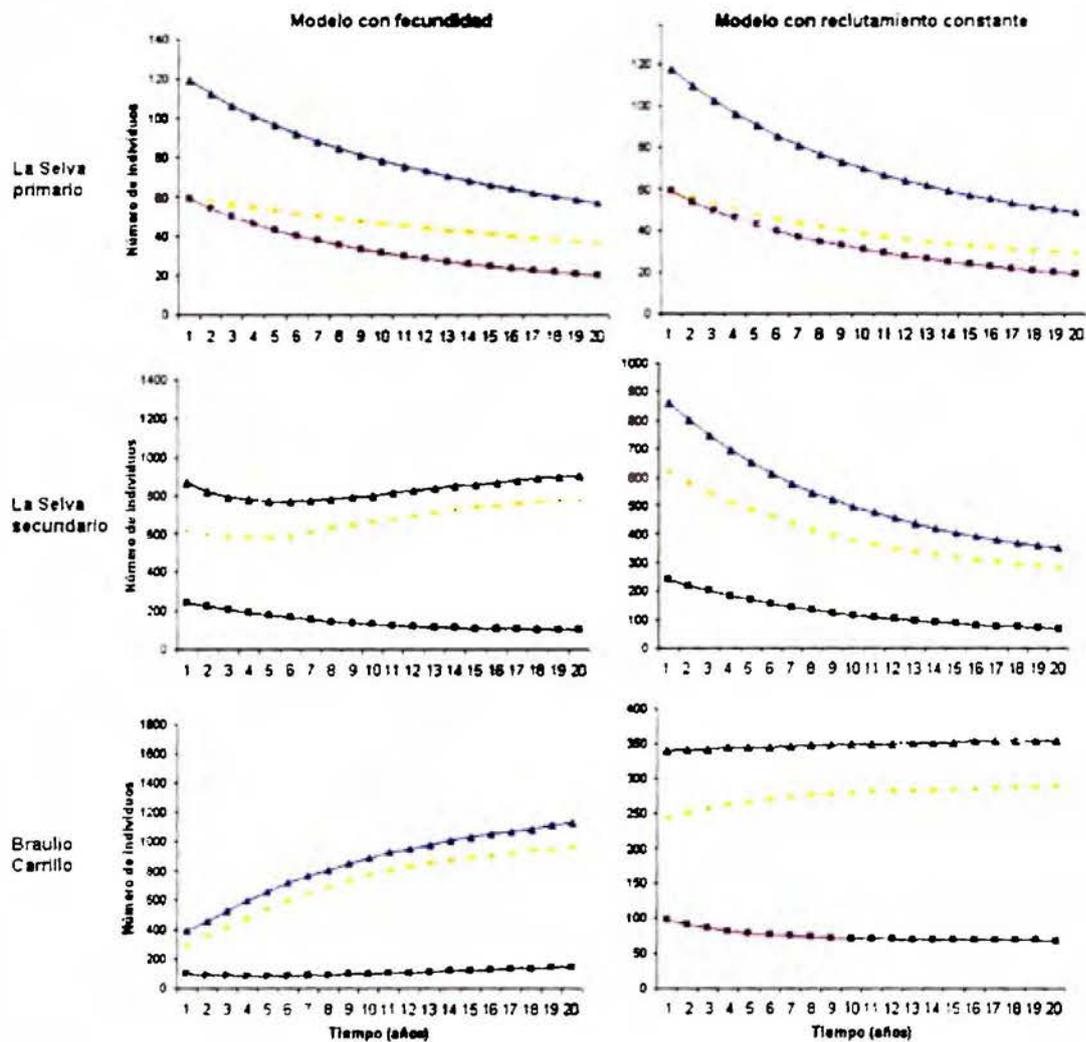


Figura 2.1. Proyección de la distribución de estadios y tamaño poblacional de *E. precatoria* según sitio y tipo de bosque para los dos modelos desarrollados. Promedios de: (—■) suma estadios E1 y E2; (—■) suma estadios E3 a E6; (—▲) población total; () intervalos de confianza (percentiles 5% y 95%, no mostrados para la población total).

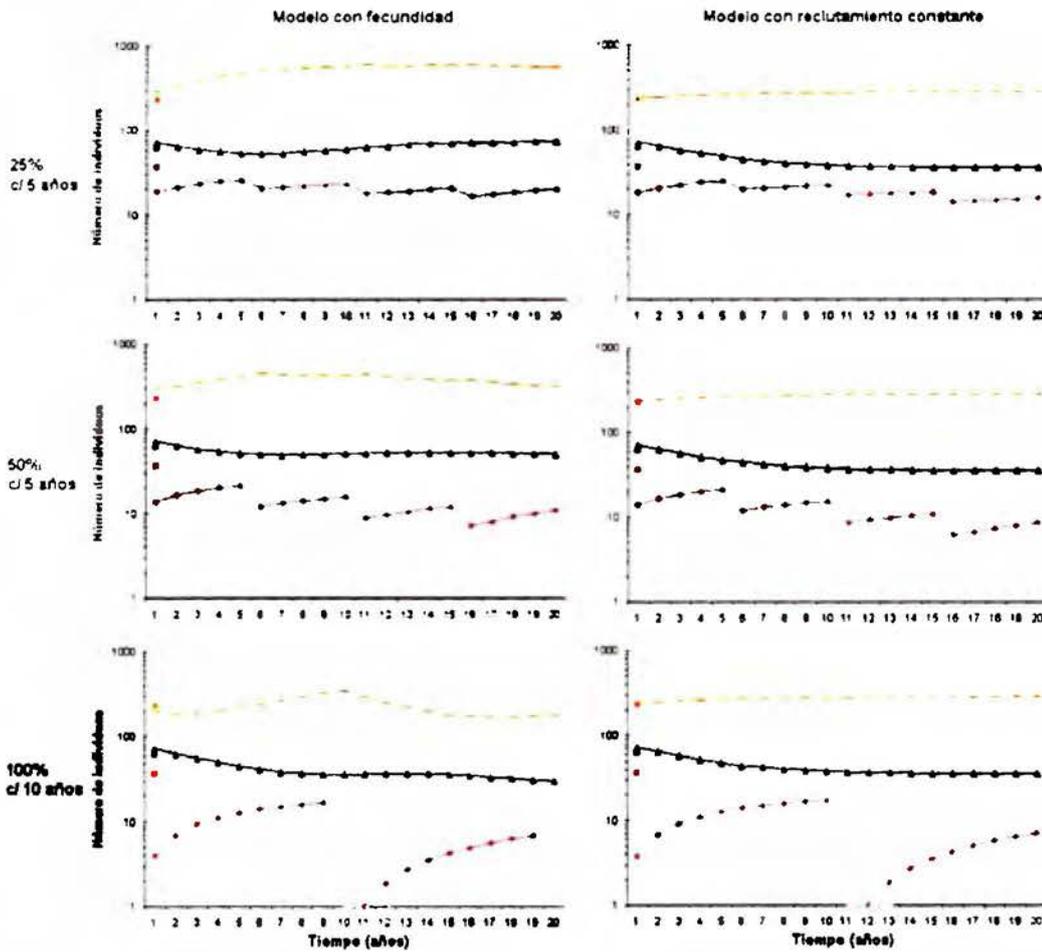


Figura 2.2. Proyección de la distribución de estadios y tamaño poblacional de *E. precatória* para el Braulio Carrillo después de diversas intensidades y frecuencias de extracción de individuos del estadio E6 únicamente. Promedios de: (—) suma estadios E1 y E2; (—▲—) suma estadios E3 a E5; (—◆—) estadio E6; (---) intervalos de confianza (percentiles 5 y 95%). Simulaciones inician el año posterior a la extracción cuyo tamaño poblacional es mostrado por los cuadrados.

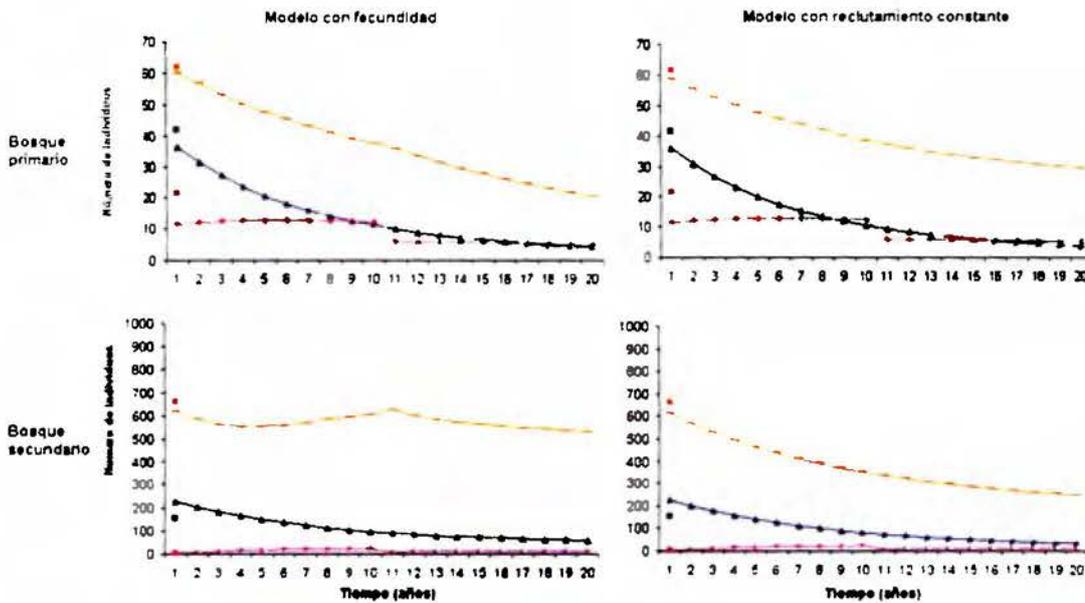


Figura 2.3. Proyección de la distribución y tamaño poblacional de *E. precatoria* para La Selva después de la extracción del 50% de los individuos reproductivos (E6) cada 10 años, según el tipo de bosque y fecundidad usada en el modelo. Promedios de: (—) suma estadios E1 y E2; (—●—) suma estadios E3 a E5; (—◆—) estadio E6; () intervalos de confianza (percentiles 5 y 95%). Simulaciones inician el año posterior a la extracción cuyo tamaño poblacional es mostrado por los cuadrados.

LITERATURA CITADA

- Akçacaya, H.R., Burgman, M.A. y Ginzburg, L.R. 1999. Applied population ecology. principles and computer exercises. 2da ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 285 p
- Anderson, P.J. y F.E. Putz. 2002. Harvesting and conservation: are both possible for the palm *Iriartea deltoidea*. *Forest Ecol. Manage.* 170: 271-283
- Avalos, G. 2007. Changes in size preference of illegally extracted heart of palm from *Euterpe precatoria* (Arecaceae) in Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. *Economic Bot.* 61(1): 96-98.
- Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the neotropics. *J. Mammal.* 87: 519-530
- Boyce, M.S., C.V. Haridas, C.T. Lee y el NCEAS Stochastic Demography Working Group. 2006. Demography in an increasingly variable world. *Trends Ecol. Evol.* 21: 141-148
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. 2da ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 722 p
- Clark, D.A., D.B. Clark, R. Sandoval y M.V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594
- Crouse, D.T., L.B. Crowder y H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423

Fleury, M. y M. Galetti. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecol.* 26: 179-184

Freckleton, R.P., D.M. Silva Matos, M.L.A. Bovi y A.R. Watkinson. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *J. Appl. Ecol.* 40: 846–858

Gaiotto, F.A., D. Grattapaglia y R. Vencovsky. 2003. Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). *J. Hered.* 94: 399-406

Galetti, M. y A. Aleixo. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *J. Appl. Ecol.* 35: 286-293

Galetti, M. y J.C. Fernández. 1998. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. *J. Appl. Ecol.* 35: 294-301

Haynes, J. y J. McLaughlin. 2000. Edible palms and their uses. Fact sheet MDCE-00-50 of the University of Florida/Miami-Dade County Extension Office, Homestead, Florida. 13 p

Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of palms. New York Botanical Garden Press, Nueva York, 259 p.

Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University, Nueva York. 352 p.

Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Rev. ed. San José: Trop. Sci. Center

- Hood, G.M. 2006. PopTools 2.7.5. URL <http://www.cse.csiro.au/PopTools>
- Kahn, F., K. Mejía y A. de Castro. 1988. Species richness and density of palms in terra firme forest of Amazonia. *Biotropica* 20: 266-269
- Küchmeister, H., I. Silberbauer-Gottsberger y G. Gottsberger. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Pl. Syst. Evol.* 206: 71-97
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1-18
- Moegenburg, S.M. y D.J. Levey. 2002. Prospects for conserving biodiversity in Amazonian extractive reserves. *Ecol. Lett.* 5: 320-324
- Neumann, R.P. y E. Hirsch. 2000. Commercialization of non-timber forest products: Review and Analysis of Research. Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia. 176 p
- Olmsted, I. y E.R. Alvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecol. Appl.* 5: 484-500
- Pelletier, F., T. Clutton-Brock, J. Pemberton, S. Tuljapurkar y T. Coulson. 2007. The evolutionary demography of ecological change: linking trait variation and population growth. *Science* 315: 1571-1574
- Pinard, M. 1993. Impact of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14

Pinero, D., M. Martinez-Ramos y J. Zarukhan. 1984. Population model of *Astrocarium mexicanum* and a sensibility analysis of its finite rate of increase. *J. Ecol.* 72: 977-991

Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Func. Ecol.* 13: 396-410

Rocha, E. y V.M. Viana. 2004. Manejo de *Euterpe precatória* Mart. (Açai) no Seringal, Caquetá, Acre, Brazil. *Scientia Forestalis* 65: 59-69

Sanford, R.L., P. Paaby, J.C. Luvall, y E. Phillips. 1994. Climate, Geomorphology, and Aquatic systems. En: McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespdenheide y G.S. Hartshorn (eds). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago, Chicago, pp 34–53.

Sedrez dos Reis, M., A.C. Fantini, R.O. Nodari, A. Reis, M.P. Guerra y A. Montovani. 2000. Management and conservation of natural populations in atlantic rain forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica* 32: 894–902

Sezen, U.U., R.L. Chazdon y K.E. Holsinger. 2005. Genetic consequences of tropical second-growth forest regeneration. *Science* 307: 891

Silva-Matos, D.M. y A.R. Watkinson. 1998. The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. *Biotropica* 30: 595-603

Silva-Matos, D.M., R.P. Freckleton y A.R. Watkinson. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650

- Tosi, J. A. 1969. Mapa ecológico, República de Costa Rica: según la clasificación de zonas de vida del mundo de L. R. Holdridge. San José: Trop. Sci. Center
- Tremblay, R.L. y M.J. Hutchings. 2002. Population dynamics in orchid conservation: a review of analytical methods, based on the rare species *Lepanthes eltoroensis*. En: Dixon, K.W., S.P. Kell, R.L. Barrett y P.J. Cribb (eds). Orchid Conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Malasia. pp 217-245
- Tuljapurkar, S., C.C. Horvitz y J.B. Pascarella. 2003. The many growth rates and elasticities of populations in random environments. *Am. Nat.* 162: 489-502
- Yamada, T., P.A. Zuidema, A. Itoh, T. Yamakura, T. Ohkubo, M. Kanzaki, S. Tan y P.S. Ashton. 2007. Strong habitat preference of a tropical tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *J. Trop. Ecol.* 95: 332-342
- Zuidema, P.A. y R.G.A. Boot. 2000. Demographic constraints to sustainable palm extraction from a sub-canopy palm in Bolivia. En: P.A. Zuidema. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. PROMAB Scientific Series 6, Utrecht. pp 53-79