

**DEMOGRAFÍA DE *Nectandra reticulata* (RUIZ & PAV) MEZ EN RELICTOS DE
BOSQUE DE LA VEREDA FIGUEROA, MUNICIPIO DE POPAYÁN,
DEPARTAMENTO DEL CAUCA**



DIDIER ALFONSO VIDAL PAME



**FUNDACIÓN UNIVERSITARIA DE POPAYÁN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
PROGRAMA DE ECOLOGÍA
POPAYÁN
2016**

**DEMOGRAFÍA DE *Nectandra reticulata* (RUIZ & PAV) MEZ EN RELICTOS DE
BOSQUE DE LA VEREDA FIGUEROA, MUNICIPIO DE POPAYÁN,
DEPARTAMENTO DEL CAUCA**

DIDIER ALFONSO VIDAL PAME

**Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de
ecólogo**

**DIRECTORA
NHORA HELENA OSPINA CALDERON
BIÓLOGA**

**CODIRECTOR
ANDRÉS JOSÉ VIVAS SEGURA
ECÓLOGO**

**FUNDACIÓN UNIVERSITARIA DE POPAYÁN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
PROGRAMA DE ECOLOGÍA
POPAYÁN
2016**

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN	12
2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	14
3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	16
4. OBJETIVOS.....	17
4.1 GENERAL	17
4.2 ESPECÍFICOS	17
5. MARCO REFERENCIAL.....	18
5.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	18
6. MARCO TEÓRICO	21
6.1 CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA DE LA ESPECIE	21
6.1.1 Familia Lauraceae Juss.	21
6.1.2 Género <i>Nectandra</i> Rolander ex Rottboell.	21
6.1.3 <i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez.	22
6.2 DINÁMICA DE POBLACIONES Y DEMOGRAFÍA.....	24
6.3 ANÁLISIS DEMOGRÁFICO A TRAVÉS DE MODELOS MATRICIALES	25
6.3.1 Explicación del modelo matricial.....	25
6.3.2 Estructurando el ciclo de vida: Conociendo al individuo y su población	27
6.3.3 Análisis de perturbación prospectiva	27
6.3.3.1 Análisis de Sensibilidad.....	28
6.3.3.2 Análisis de Elasticidad.....	28
7. ANTECEDENTES.....	29
8. FORMULACIÓN DE HIPÓTESIS	32
8.1 HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN	32
8.2 HIPÓTESIS ALTERNAS	32

9. METODOLOGÍA	33
9.1 RECOLECCIÓN DE LA INFORMACIÓN	33
9.1.1 Muestreo poblacional.....	33
9.1.2 Estimación de la producción de semillas y porcentaje de germinación .	34
9.2 ESTIMACIÓN DE LOS ESTADÍSTICOS POBLACIONALES.....	35
9.2.1 Determinación del número de categorías	36
9.2.2 Construcción de la matriz de transición	36
10. RESULTADOS.....	38
10.1 CICLO DE VIDA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL	38
10.2 CRECIMIENTO Y SOBREVIVENCIA.....	39
10.3 FENOLOGÍA, PRODUCCIÓN DE FRUTOS Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS.....	42
10.4 ANÁLISIS DEL MODELO MATRICIAL.....	43
10.5 SIMULACIONES DE APROVECHAMIENTO	47
11. DISCUSIÓN	50
11.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	50
11.2 CRECIMIENTO, SOBREVIVENCIA Y REPRODUCCIÓN	50
11.3 MODELO MATRICIAL Y ELASTICIDAD	52
11.4 SIMULACIONES DE APROVECHAMIENTO	54
12. CONCLUSIONES	56
13. RECOMENDACIONES.....	57
14. BIBLIOGRAFÍA	58

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Ubicación Departamento del Cauca, Municipio de Popayán, Vereda Figueroa.....	19
Figura 2. Ubicación de los relictos de bosque Vereda Figueroa	20
Figura 3. <i>Nectandra reticulata</i> . a) individuo adulto florecido, b) inflorescencia, c) hojas con lobos reflexos, d) frutos y semillas, e) individuo brinzal, f) individuo fustal.	23
Figura 4. Esquema de proyección matricial	26
Figura 5. A) Trampa de frutos, B) Cuadrante de germinación	35
Figura 6. Ciclo de vida de <i>N. reticulata</i>	38
Figura 7. Estructura poblacional observada durante el estudio (barras verdes) y estructura ideal o esperada (barras azules).....	40
Figura 8. Relación entre altura de plantas y tasa de crecimiento de <i>N. reticulata</i> en la vereda Figueroa con base en modelos de regresión lineal simple (n= 258, R ² = 0,16).....	40
Figura 9. Relación entre altura de la planta y tasa de supervivencia de <i>N. reticulata</i> en la Vereda Figueroa con base a modelos de regresión lineal simple (n=359, R ² = 0,90).....	42
Figura 10. Porcentaje de germinación de semillas de una población de <i>N. reticulata</i> en la Vereda Figueroa, Municipio de Popayán.....	43
Figura 11. Elasticidad de λ a cambios en supervivencia, crecimiento y fecundidad de <i>N. reticulata</i>	46
Figura 12. Elasticidad total para las categorías de una población de <i>N. reticulata</i>	47
Figura 13. Cambio en la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de <i>N. reticulata</i> bajo diferentes intensidades de aprovechamiento	48
Figura 14. Decrecimiento en λ bajo diferente intensidad de aprovechamiento de individuos de la clase preadulto de una población de <i>N. reticulata</i>	49

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Categorización de individuos de una población de <i>N. reticulata</i> en la vereda Figueroa Municipio de Popayán*	39
Tabla 2. Matriz de Lefkovitch usando datos de un año (octubre-noviembre 2014-noviembre 2015) en una población de <i>N. reticulata</i> en la Vereda Figueroa, Municipio de Popayán.....	44
Tabla 3. Valor reproductivo de las categorías de una población de <i>N. reticulata</i> ..	44
Tabla 4. Sensibilidad dada para la matriz de transición de <i>N. reticulata</i>	45
Tabla 5. Matriz de elasticidad para la población de <i>N. reticulata</i>	46
Tabla 6. Simulaciones de aprovechamiento de individuos de las clases adulto 1 y adulto 2 de una población de <i>N. reticulata</i> y su respuesta en el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ).	48

RESUMEN

Se estudió la demografía de *Nectandra reticulata* (Ruiz & Pav) Mez, Jigua Amarillo, en un área boscosa de la vereda Figueroa, Municipio de Popayán, Cauca. Con los datos recolectados durante el año de muestreo, se construyó una matriz de Lefkovitch que permitió modelar la dinámica poblacional para el periodo 2014-2015. La estructura poblacional encontrada fue de tipo J invertida, con gran mortalidad de plántulas y juveniles pequeños y elevada supervivencia de juveniles grandes, preadultos y adultos; el crecimiento en altura y diámetro se caracterizó por ser altamente variable, posiblemente a causa de la heterogeneidad ambiental. La población presentó una temprana madurez sexual, alta producción de frutos, ausencia de dormancia en semillas y una germinación del 53%, estas características son consideradas como típicas de una especie pionera, y pueden representar ventajas para la dinámica poblacional de la especie. El valor de la tasa de crecimiento poblacional (λ) fue 1.193, lo cual sugiere que la población se encuentra experimentando un periodo de fuerte proliferación; la estructura poblacional observada en campo difirió significativamente de la estructura esperada o ideal. La permanencia o supervivencia fue el parámetro de vida más importante, y los estadios intermedios del ciclo de vida (juveniles grandes, preadultos y adultos jóvenes) presentaron la contribución más alta a la tasa de crecimiento poblacional, y por tanto son considerados claves para el mantenimiento de la población. Aunque las simulaciones de aprovechamiento sugieren que todos los individuos adultos pueden ser cosechados, esto debe ser tomado con precaución, puesto que un régimen de extracción intenso contribuiría a la problemática de deforestación que se ha presentado en la zona. Por este motivo se recomienda aprovechar individuos selectivamente y sólo cuando sea estrictamente necesario. Los análisis de elasticidad sugieren aprovechar individuos adultos de las clases 2 y 3, puesto que fueron las que impactaron en menor proporción la tasa de crecimiento poblacional.

Palabras claves: Demografía, matriz de Lefkovitch, *Nectandra reticulata*, elasticidad, tasa de crecimiento poblacional (λ)

1. INTRODUCCIÓN

La demografía se encarga del estudio de las estadísticas de nacimientos, muertes, enfermedades, etc; que ocurren al interior de una población; el enfoque demográfico provee una forma realista de evaluar el estatus de una especie o de sus poblaciones individuales y permite identificar estados críticos que mayor efecto tienen sobre el crecimiento poblacional (Tremblay y Hutchings, 2002). La demografía es una herramienta que permite estudiar los cambios numéricos de las poblaciones a través del ciclo de vida de los organismos, centrándose en el análisis de los parámetros demográficos básicos (Castañeda, 2009).

Una población gana individuos a través de los procesos de nacimientos (B) e inmigración (I) y pierde individuos a través de las muertes (D) y emigración (E) (Silvertown y Charlesworth, 2001; Tremblay y Hutchings, 2002), estos cuatro son considerados los parámetros demográficos básicos y son centrales en la dinámica poblacional, su interacción determina la estabilidad de las poblaciones a través del valor de la tasa de crecimiento poblacional, que es representada por el símbolo griego lambda (λ), dicha tasa indica si la población crece, decrece o si permanece estable (Silvertown y Charlesworth, 2001).

El valor de λ no permanece constante en el tiempo puesto que los parámetros demográficos varían debido a la estocasticidad natural de las condiciones ambientales (Gibson, 2002), es así como las poblaciones pueden verse sometidas a condiciones favorables en algunos años y a condiciones que le son desfavorables en otros. Por esta razón, los ecólogos necesitan realizar predicciones cuantitativas sobre cómo las poblaciones cambian en el tiempo, para entender presiones selectivas y demográficas que actúan sobre ellas, y de este modo, hacer recomendaciones concernientes al manejo de especies (Heppel *et al.* 2000).

Dentro de las metodologías disponibles para analizar la demografía de especies se encuentran los llamados modelos matriciales o matrices de transición; una variante del modelo original llamada matriz de Leftkovich, ha sido ampliamente utilizada hasta el punto que en la actualidad constituye un método estándar para cuantificar y analizar la demografía y dinámica poblacional de plantas (Silvertown *et al.* 1996). El modelo matricial ha ganado gran popularidad debido a su fácil construcción, a la clara conexión que tienen sus datos con el ciclo de vida de la especie, sus resultados pueden ser comparados fácilmente, pueden ser construidos con poca información y su computo es fácil mediante el uso de software tales como RAMAS stage, STAGECOACH, POPULUS, inclusive pueden ser utilizadas para este fin hojas de cálculo (Zuidema, 2000).

El uso de matrices de Leftkovich ha sido de gran utilidad en temas concernientes a la evaluación de sistemas de aprovechamiento y manejo de recursos forestales

(maderables y no maderables), (Zagt y Boot, 1997; Bernal, 1998; Zuidema, 2000; Peña y Zuidema, 2000; Rodríguez *et al.* 2005; Guedje *et al.* 2003; Navarro *et al.* 2011); así mismo se han publicado modelos de matrices para asistir en la conservación de especies en peligro de extinción (Castañeda, 2009) y se conocen experiencias en el manejo de especies de plantas invasoras (Sebert *et al.* 2007). De igual modo se han desarrollado estudios poblacionales en hábitats fragmentados con el fin de entender el comportamiento de las poblaciones naturales en estos ambientes (Bruna, 2003; Bruna *et al.* 2009; Quitete *et al.* 2010). Estos ejemplos demuestran la utilidad de las matrices de transición como herramientas de alto valor para el estudio demográfico de especies y su aporte de información valiosa en la toma de decisiones en temas de conservación y manejo de poblaciones naturales.

En el presente trabajo se estudia la demografía de *Nectandra reticulata*, conocido comúnmente como Jigua amarillo, una especie arbórea pionera muy común y representativa de los bosques de la llamada Meseta de Popayán. El estudio está enfocado en evaluar el comportamiento de la población en el área boscosa del sector Pueblo Nuevo de la Vereda Figueroa, que hace parte de la jurisdicción del Municipio de Popayán; la cobertura natural de la zona está representada únicamente por el bosque de galería, que en la actualidad se encuentra sometido a diversos tensores de origen antrópico. Con el desarrollo del presente trabajo se pretende dar un primer acercamiento diagnóstico sobre el comportamiento de la población en el área, y de esta manera identificar estados de desarrollo claves para el manejo y conservación de la especie a nivel local.

2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

La transformación de ecosistemas y la pérdida de hábitats son reconocidas como una de las principales amenazas de la diversidad vegetal a nivel global (García *et al.* 2010). En Colombia, los ecosistemas naturales han sido sometidos a fuertes procesos de transformación, particularmente en la región Andina en donde se ha concentrado gran parte de la población del país (Etter y van Wyngaarden, 2000). La fuerte expansión demográfica en esta región ha ocasionado un uso intensivo de la tierra y una alta demanda de recursos naturales, lo que ha dado como resultado paisajes naturales fuertemente transformados, convertidos en un mosaico de sistemas productivos y remanentes de hábitat natural de diferentes tamaños y características (Lozano *et al.* 2009).

Se afirma que el tamaño restringido de los fragmentos y el aislamiento de los mismos, puede llevar a la extinción local de las especies debido a la reducción del hábitat a tamaños menores a los requeridos para la supervivencia de las poblaciones (Lozano *et al.* 2006). De acuerdo con Brum *et al.* (2008) la demografía de árboles tropicales puede verse afectada, ya que las poblaciones tienden a declinar debido a la alta mortalidad causada por la disminución del tamaño de los fragmentos y aumento del efecto de borde.

De otro lado, se ha comprobado que la fragmentación y destrucción de hábitats pueden causar alteración en procesos ecológicos como polinización y dispersión de semillas, que poseen a su vez incidencia directa sobre la regeneración natural de las poblaciones (Bruna, 1999; Bruna, 2003; Ghazoul y McLeish, 2001; Tabarelli *et al.* 2004).

Además de la reducción del hábitat, las poblaciones naturales deben enfrentar amenazas externas inducidas por la actividad humana, tales como el aprovechamiento forestal, extracción de productos forestales no maderables, incendios no controlados, introducción de ganado vacuno e invasión de especies exóticas, estos factores en conjunto pueden actuar de manera sinérgica y causar así fuerte degradación y deterioro de las poblaciones naturales (Tabarelli *et al.* 2004; Aizen y Feisinger, 1994).

Pese a la problemática antes mencionada, la mayoría de los estudios realizados con plantas en áreas transformadas se han orientado mayormente en la descripción de la comunidad vegetal (Bruna, 2003). Es por esto que se hace necesario adelantar estudios a nivel poblacional que estén enfocados en determinar cómo se comportan las poblaciones de plantas dentro ambientes perturbados.

Desde el punto de vista del análisis demográfico es atractivo el estudio de *Nectandra reticulata* en la llamada Meseta de Popayán, debido a que la

distribución de la especie en la zona de estudio coincide con el de actividades humanas tales como agricultura, ganadería e infraestructura y esto en sí, supone restricciones en la colonización natural de nuevas áreas. De otro lado las poblaciones se ven enfrentadas a tensiones como el aprovechamiento forestal, puesto que su madera es utilizada a nivel local principalmente como fuente energética y para la construcción de cercas (observación personal), no obstante Reynel y Marcelo (2009), han reportado que la especie ha sido extensamente talada por su madera de buena calidad, la cual puede ser utilizada en ebanistería, carpintería y construcción. Por otra parte, las poblaciones están expuestas a incendios forestales los cuales son frecuentes durante la estación de menor precipitación y a esto se suma la introducción de ganado bovino en los fragmentos de bosque. Lo anterior evidencia que las poblaciones de *N. reticulata* persisten bajo la presión de un ambiente fuertemente moldeado por la actividad humana, y por tal razón se hace importante evaluar el comportamiento de al menos una de sus poblaciones.

3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cómo es la demografía de *Nectandra reticulata* dentro de relictos de bosque de la vereda Figueroa del Municipio de Popayán- Cauca y cuáles son las transiciones demográficas claves para su conservación y manejo?

4. OBJETIVOS

4.1 GENERAL

Estudiar la demografía de *Nectandra reticulata* en relictos de bosque de la vereda Figueroa del Municipio de Popayán, Cauca.

4.2 ESPECÍFICOS

Determinar cómo se comporta la población de *Nectandra reticulata* dentro de los relictos de bosque.

Identificar estadios y transiciones demográficas claves para la conservación y manejo de la población.

Evaluar el comportamiento de la población frente a diferentes escenarios de aprovechamiento de individuos.

5. MARCO REFERENCIAL

5.1 ÁREA DE ESTUDIO

El municipio de Popayán se encuentra localizado en el departamento del Cauca, al suroccidente de Colombia, entre los 2° 27' de latitud Norte y 76° 37' de longitud Oeste, dentro del altiplano de Popayán, también conocido como Meseta de Popayán (POT Popayán, 2000). Esta zona geográfica se ubica sobre la formación Popayán en el flanco centro oriental del valle interandino formado entre las cordilleras central y occidental en el Departamento del Cauca (Ante, 2002). En el altiplano de Popayán domina un clima templado, con temperaturas promedio entre 22°C y 24°C y un patrón bimodal de lluvias característico de las zonas andinas del país (CRC y WWF 2006). Según el sistema de clasificación de Caldas-Lang en el altiplano de Popayán se distinguen cinco diferentes tipos de clima (Templado Semihúmedo, Templado Húmedo, Templado Superhúmedo, Frío Semihúmedo y Frío Húmedo); en cuanto a la geología se distinguen 12 unidades geomorfológicas en toda la zona geográfica (CRC y WWF 2006).

El Municipio de Popayán abarca alturas comprendidas entre los 1.400 a 3.700 msnm y registra temperaturas que oscilan entre 12. 3°C y 25.7°C; en la región se presentan dos temporadas de lluvia durante el año; la primera temporada comienza a finales del mes de febrero y se extiende hasta el mes de mayo, la segunda temporada va, regularmente desde finales del mes de septiembre hasta mediados de diciembre, el nivel anual de lluvias medio es de 2.119,4 mm y la humedad relativa oscila entre el 68% y el 82 % (Alcaldía Municipal, 2014). El Municipio se encuentra en suelos relativamente jóvenes y poco evolucionados, originados a partir de cenizas volcánicas (POT Popayán, 2000).

El corregimiento de Figueroa está ubicado a 11 kilómetros de la ciudad de Popayán, al occidente del Municipio (figura 1), se ubica entre las coordenadas geográficas 2° 26' 80" de latitud Norte y 76° 40' 58" de longitud Oeste; el corregimiento cuenta con una extensión de 832.50 hectáreas, una altura promedio de 1.600 msnm y una temperatura media de 18 °C. Según las clasificaciones de Cuatrecasas y Holdridge la zona pertenece a la formación vegetal de bosque subandino y a Bosque muy húmedo Premontano (bmh-PM) respectivamente (POT Popayán, 2000). La asociación de suelos que mejor está representada en el corregimiento es la Asociación Dominguito (Typyc Dystrandept) DI, cuyo material parental está constituido por cenizas volcánicas, su relieve varía de fuertemente ondulado a fuertemente quebrado con pendientes que oscilan entre 7- 12- 25- 50% (POT Popayán, 2000). En cuanto al uso actual del suelo predominan las coberturas de pastos y cultivos especialmente de café, plátano, caña de azúcar, frijol, yuca y maíz, la cobertura natural está representada solamente por el bosque de galería el cual está siendo extraído, ya que sus productos se utilizan

constantemente como fuente energética y para construcción de cercas (POT Popayán, 2000).

Los relictos de bosque se ubican en un mismo sector de la vereda y se encuentran asociados a pequeñas quebradas (Figura 2), los bosques presentan un tamaño restringido y están rodeados por áreas de cultivo y potrero. El relicto de bosque 1 cuenta con un área aproximada de 2.7 hectáreas, el relicto de bosque 2 tiene 3.4 hectáreas y por su parte el relicto de bosque 3 cuenta con un área aproximada de 1.2 hectáreas.

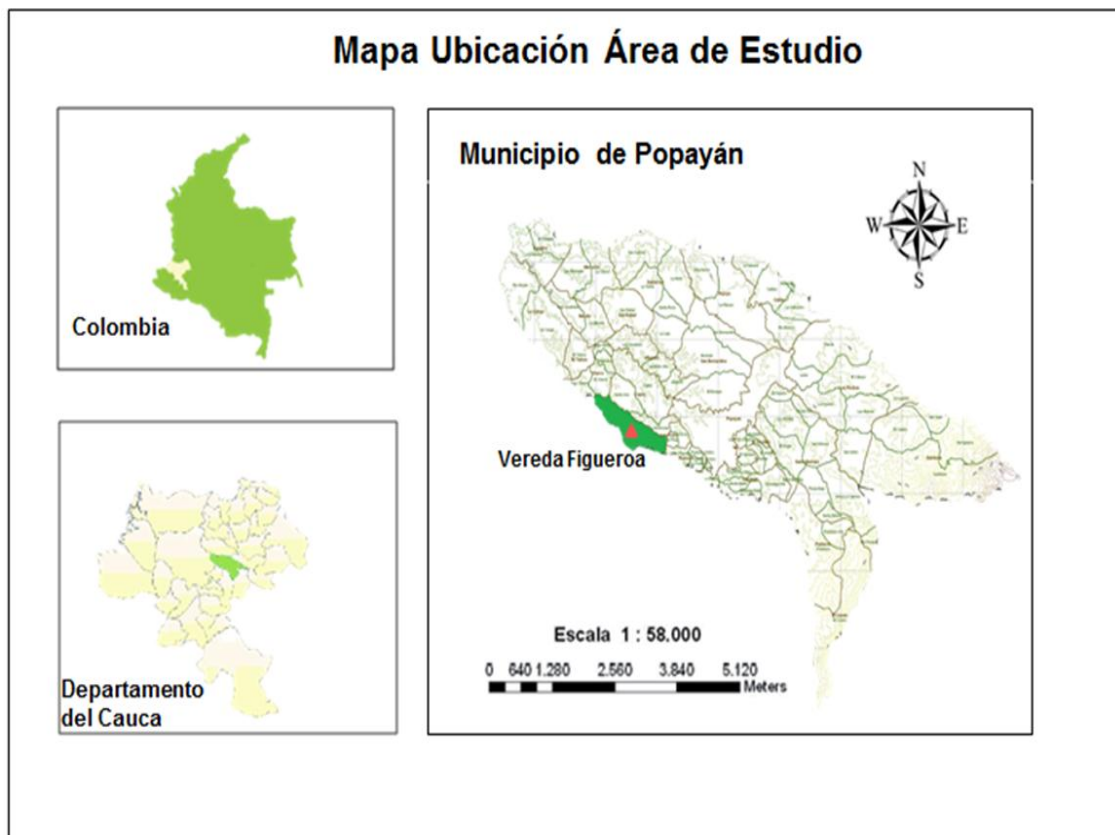


Figura 1. Ubicación Departamento del Cauca, Municipio de Popayán, Vereda Figueroa

Fuente: Popayán.gov.co. Editado por: Didier Alfonso Vidal Pame.

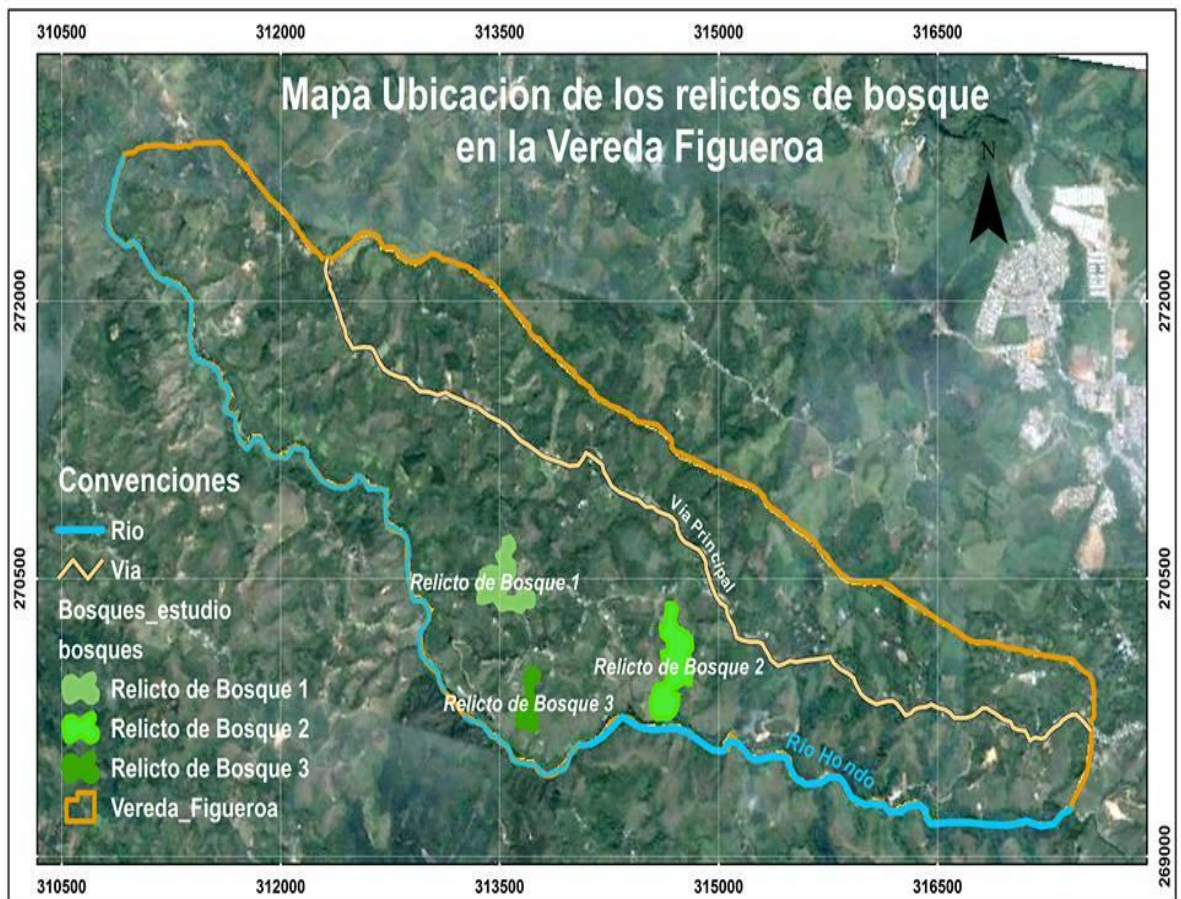


Figura 2. Ubicación de los relictos de bosque Vereda Figueroa

Fuente: Elaborado por Julieth Chacón (Ingeniera Forestal).

6. MARCO TEÓRICO

6.1 CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA DE LA ESPECIE

El Sistema Trópicos siguiendo la clasificación del Angiosperm Phylogeny Group (APG III) 2009 clasifica a *Nectandra reticulata* como:

Clase: Equisetopsida C. Agardh

Subclase: Magnoliidae Novák ex Takht.

Superorden: Magnolianaes Takht.

Orden: Laurales Juss. ex Bercht. & J. Presl

Familia: Lauraceae Juss.

Género: *Nectandra* Rol. ex Rottb.

6.1.1 Familia Lauraceae Juss.

La familia Lauraceae es predominantemente tropical, está constituida principalmente por árboles y arbustos, con la excepción de una parásita herbácea; en el mundo se han reconocido cerca de 50 géneros con 2.500 a 3.000 especies, esta familia está mejor representada en las zonas tropicales de América y Asia aunque también se encuentra en Australia y Madagascar y más escasamente en África Central (Werff, y Richter 1996). En Colombia la familia está representada por 18 géneros (Madrinián, 2010). El sistema APG III la ubica junto con otras seis familias en el orden Laurales, dentro del Superorden Magnolianaes, posicionándose entre los clados basales de las angiospermas (APG III, 2009). Desde el punto de vista económico Lauraceae es considerada como una de las familias de mayor importancia, debido a la gran diversidad de usos que se le ha dado a muchas de sus especies; varias de estas son apreciadas por su madera de buena calidad, mientras otras son altamente valoradas en la industria cosmética, de perfumería, culinaria y en medicina tradicional (Marques, 2001).

6.1.2 Género *Nectandra* Rolander ex Rottboell.

El género *Nectandra* Rol. Es el segundo género más grande de la familia Lauraceae después de *Ocotea*, es netamente neotropical y está constituido por aproximadamente 120 especies, cuya distribución se extienden desde el sur de la Florida (Estados Unidos) y México hasta Argentina (Werff, 1991); es considerado uno de los más importantes géneros de plantas leñosas en las regiones tropicales y subtropicales del continente americano debido a su representatividad y amplia

distribución (Rhower y Kubitzki, 1993). En Colombia está representado por 34 especies (Madriñán, 2010). *Nectandra* se caracteriza por tener flores trímeras bisexuales con la superficie interna de los tépalos papilar (Werff, 2009); esto lo diferencia de *Ocotea*, género con el que frecuentemente es confundido, puesto que en *Ocotea* la superficie interna de los tépalos es pubescente o glabra pero no papilosa. La disposición de los lóculos son considerados otra característica diagnóstica para su reconocimiento, en *Nectandra* están dispuestos en arco mientras en *Ocotea* se presentan en fila (Gentry, 1996), por otra parte en *Nectandra* los tépalos están unidos en la base y caen como una unidad mientras en las especies de *Ocotea* los tépalos son libres y caen individualmente (Gentry, 1996; Werff, 2009). Las especies del género *Nectandra* son importantes desde el punto de vista económico, puesto que su madera es considerada de buena calidad a excepción de aquellas especies que desprenden un olor desagradable (Rohwer, 1993).

6.1.3 *Nectandra reticulata* (Ruiz & Pav.) Mez.

De acuerdo con el sistema Tropicós y la lista de trabajo The Plant List la especie presenta 15 sinónimos, entre los que se encuentran *Nectandra rigida* Kunth, *Nectandra mollis* Kunth, *Laurus reticulata* Ruiz & Pav. y *Nectandra pittieri* Lasser.

Descripción botánica: árboles, de hasta 20 m de alto; ramitas jóvenes angulares, con pubescencia café-rojiza. Hojas elíptico-lanceoladas, 14-28 cm de largo y 4,5 a 8,5 cm de ancho, ápice agudo, base con 2 lobos reflexos que frecuentemente cubren al nervio principal, haz glabro en la madurez, envés con pubescencia café-rojiza, sin mechones de tricomas axilares. Inflorescencias de 10 cm de largo, con pubescencia igual a la de las hojas, flores 8–13 mm de diámetro, blancas, fragantes; anteras con parte apical estéril. Frutos jóvenes completamente encerrados en el tubo floral, elipsoides, 1–2 cm de largo y 0.6–1 cm de ancho; cúpula 5–10 mm de profundidad en la madurez, que por lo general cubre la mitad del fruto, pedicelo ligeramente engrosado. *N. reticulata* se reconoce fácilmente por los lobos reflexos en la base de la hoja, la pubescencia café-rojiza y las flores blancas, grandes para el género (Figura 3) (Tropicós.org, 2014; Franco *et al.* 2009). Usos: Su madera es de buena calidad, blanda liviana, durable, de grano recto y de color amarillento. Se le aprecia en carpintería, ebanistería y construcción (Reynel y Marcelo, 2009).

Distribución y hábitat: La especie presenta una amplia distribución que va desde México a Bolivia y sur de Brasil, en el gradiente altitudinal se encuentra entre los 1000 a 2500 msnm en zonas de bosque húmedo (UMATA, 2006; Reynel y Marcelo, 2009). En Colombia ha sido registrada para los departamentos de Antioquia, Cauca, Chocó, Guajira, Putumayo, Quindío y Valle del Cauca (UMATA, 2006;).

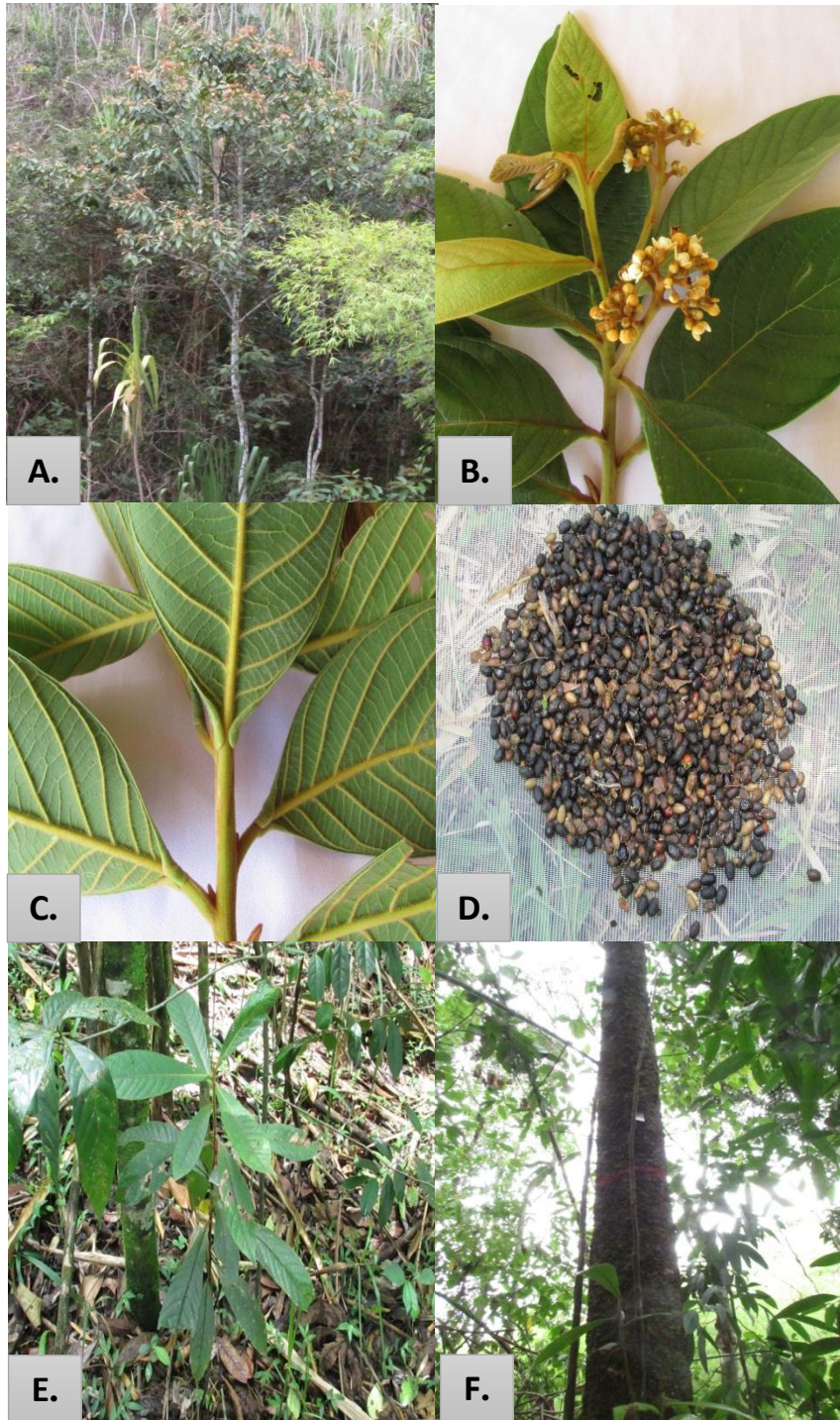


Figura 3. *Nectandra reticulata*. a) individuo adulto florecido, b) inflorescencia, c) hojas con lobos reflexos, d) frutos y semillas, e) individuo brinzal, f) individuo fustal. (Fotos: Didier Alfonso Vidal)

6.2 DINÁMICA DE POBLACIONES Y DEMOGRAFÍA

Una población está definida como el conjunto de organismos pertenecientes a una misma especie que comparten simultáneamente un territorio en un tiempo determinado (Ricklefs, 1998). La disciplina encargada del estudio de las poblaciones es la ecología de poblaciones; y su principal objetivo va dirigido a entender los cambios de estas, a través del tiempo y espacio (Gibson, 2002).

Los cambios numéricos de las poblaciones son tarea de la dinámica poblacional, que por medio de la demografía permite hacer un análisis cuantitativo a través del ciclo de vida de los organismos y con ello advertir si el tamaño de la población aumenta, disminuye o si permanece constante (Silvertown y Charlesworth, 2001). Los cambios en las poblaciones son producto de la interacción de los parámetros demográficos básicos: natalidad, mortalidad, inmigración y emigración, el balance de dichos parámetros determinan la estabilidad de las poblaciones a través del valor de Lambda (λ), llamada tasa finita de crecimiento o tasa de crecimiento poblacional (Silvertown y Charlesworth, 2001); que es la tasa de crecimiento por unidad de tiempo (Lemos *et al.* 2005).

El valor de lambda no permanece constante, puesto que los parámetros demográficos varían debido a la estocasticidad natural de las condiciones ambientales (Gibson, 2002), por tanto la tasa de crecimiento poblacional puede considerarse como una medida razonable de la adecuación biológica de una población, de este modo si λ es igual a 1, la población se mantiene constante, si λ es mayor que 1 la población crece y si λ es menor que 1 la población decrece (Castañeda, 2009). En la dinámica poblacional convergen factores demográficos (por ejemplo, número de descendientes); factores ambientales bióticos (interacciones intra e interespecíficas), así como factores ambientales abióticos, (eventos naturales catastróficos) (Lemos *et al.* 2005)

Existen diversas metodologías por medio de las cuales se puede plasmar la dinámica poblacional de las especies, una de ellas son los modelos de crecimiento poblacional estructurados, que permiten distinguir cómo los principales parámetros demográficos cambian a lo largo del ciclo de vida de los organismos (Begon y Mortimer, 1986 en Lemos *et al.* 2005). Las tablas de vida, los diagramas del ciclo de vida y los modelos matriciales son las formas más empleadas para modelar la dinámica poblacional.

6.3 ANÁLISIS DEMOGRÁFICO A TRAVÉS DE MODELOS MATRICIALES

Una matriz es, sencillamente, un arreglo de datos en columnas y renglones que sintetiza los procesos demográficos que experimenta una población a lo largo de un tiempo determinado, tradicionalmente se trabaja con matrices de transición anual que permiten distinguir la dinámica poblacional entre un año y otro (Lemos *et al.* 2005). Los modelos matriciales permiten que la estructura dinámica de una población sea modelada matemáticamente (Gibson, 2002).

Se conocen básicamente dos tipos de matrices de transición: la matriz de Leslie y la matriz de Leftkovich. La primera es usada para modelos clasificados según la edad de los organismos, en este modelo no hay crecimiento mayor al de una clase, no hay permanencia y no hay retroceso; de manera que estas matrices explican ciclos de vida sencillos donde las poblaciones están categorizadas únicamente por la edad (Lemos *et al.* 2005).

La matriz de Leftkovich se aplica cuando la relación tamaño-edad es pobre (Leftkovich, 1965), este modelo está estructurado según el estado de desarrollo o el tamaño de los individuos y es apropiado para poblaciones en las cuales las tasas vitales (supervivencia, crecimiento y fecundidad) son dependientes del tamaño o estado de desarrollo y no de la edad de los individuos, igualmente se recomienda para poblaciones donde hay varias categorías de recién nacidos, y donde la edad de los individuos es difícil de determinar, por ejemplo en plantas (Leftkovich, 1965; Cochran y Ellner, 1992). La matriz de Leftkovich permite modelar la permanencia de un organismo en el mismo estadio, puede explicar ciclos de vida complejos; por ejemplo cuando individuos de una población pasan de un estadio a otro sin seguir un orden, o retroceden a un estadio o clase anterior (Lemos *et al.* 2005).

6.3.1 Explicación del modelo matricial

La matriz de proyección poblacional es igual a: $\mathbf{nt} + \mathbf{1} = (\mathbf{A} * \mathbf{nt})$ donde A es una matriz cuadrada que representa las probabilidades de transición entre las categorías durante un lapso de tiempo y n es un vector de densidad que contiene el número de individuos en cada categoría en el tiempo t. En esta ecuación, la estructura de la población en el tiempo t+1 es obtenida multiplicando la estructura poblacional en el tiempo t por la matriz de transición (figura 4) que contiene información sobre la dinámica de la población suponiendo que los factores ambientales son constantes en el tiempo (Caswell, 2001; Gibson, 2002; Lemos *et al.* 2005).

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1s} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2s} \\ \cdot & \cdot & \cdots & \cdot \\ a_{s1} & a_{s2} & \cdots & a_{ss} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ \cdot \\ n_s \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ \cdot \\ n_s \end{bmatrix}_{t+1}$$

Figura 4. Esquema de proyección matricial

Fuente: Crouse *et al.* 1987.

La matriz de transición es cuadrada y tiene un número de filas y columnas igual al número de categorías en el ciclo de vida. La diagonal principal (a_{11}) define la probabilidad de permanencia (P), es decir la probabilidad de que un individuo sobreviva y permanezca en la misma clase o estadio (valores de 0 a 1); la diagonal por debajo de la principal (a_{21}) define la probabilidad de crecimiento o progresión (G), es decir que un individuo sobreviva y pase a la siguiente clase (valores de 0 a 1); la diagonal por encima de la principal (a_{12}) define la probabilidad de regresión o retroceso (R), es decir que un individuo sobrevive pero se devuelve a una clase o estadio anterior (común en las plantas con crecimiento clonal); por último el primer renglón (a_{12} , a_{13} , a_{14} ...) define el valor de fecundidad de las clases reproductivas (valores de cualquier magnitud), la fecundidad en plantas se expresa como el promedio de plántulas que produce un individuo en la clase de tamaño i (Leftkovich, 1965; Harcombe, 1987; Castañeda, 2009; Gibson, 2002).

Una vez elaborada la matriz de transición y encontrados los vectores de densidad es posible calcular la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), que representa el vector dominante de la matriz, su valor está definido por el cociente de N_{t+1}/N_t , este procedimiento es replicado (n) veces hasta que éste adquiere un valor constante (Caswell, 2001). Otros de los atributos demográficos que se pueden investigar con el análisis matricial son la estructura estable de la población (w) y el valor reproductivo (v), que en el álgebra matricial son el vector propio derecho e izquierdo respectivamente de la matriz A . El primero de ellos representa la distribución estable entre las distintas clases de la población que se alcanza tras un determinado tiempo, es decir, cuando la proporción de individuos en cada estadio de vida no cambia con el tiempo. Por su parte el vector izquierdo se calcula transponiendo A y multiplicándolo por el vector de densidad, este valor mide las posibilidades reproductivas de cada clase (Lemos *et al.* 2005, Crouse *et al.* 1987 y Domínguez y Valcarcel, 2007).

Cabe indicar que aunque las matrices de transición son consideradas como herramientas populares para el estudio demográfico de plantas, estas como todo modelo maneja supuestos poco realistas que limitan su alcance. El modelo asume

que las probabilidades de transición permanecen constantes en el tiempo, o sea que la dinámica poblacional no cambia; el modelo es sensible a la inclusión de variación individual puesto que trabaja con tasas vitales promedio, ignorando que los individuos de una población difieren en cuanto a su crecimiento, sobrevivencia, capacidad reproductiva y capacidad de respuesta frente a disturbios, así mismo no se tiene en cuenta la variación ambiental, esto no es realista en especies que dependen, por ejemplo, de la formación de claros para su regeneración (Zagt y Boot, 1997; Zuidema, 2000; Sebert *et al.* 2007).

6.3.2 Estructurando el ciclo de vida: Conociendo al individuo y su población

Los individuos de una población desde que nacen hasta que mueren están expuestos constantemente a riesgos, los cuales van a depender de las condiciones que provea el medio y de la capacidad de los individuos de adaptarse a él. Estos riesgos precisamente determinan las tasas de nacimiento, crecimiento, maduración, fertilidad y mortalidad, que en su conjunto son denominadas tasas vitales, y son determinantes en la dinámica poblacional (Caswell, 2001).

En los modelos matriciales las unidades básicas son las clases o categorías, que están integradas por grupos de individuos con demografía similar (de Kroon *et al.* 2000). La dimensión de la matriz dependerá directamente del número de clases que integren el ciclo de vida de la especie, los individuos de dichas clases deben presentar tasas similares de crecimiento, supervivencia y reproducción (Zagt y Boot 1997).

6.3.3 Análisis de perturbación prospectiva

Derivados de los modelos matriciales, se han desarrollado los análisis de perturbación prospectiva que evalúan el impacto de pequeños cambios en las tasas de crecimiento, reproducción y supervivencia (Lemos *et al.* 2005). Los análisis de perturbación prospectiva se dividen en dos tipos: análisis de sensibilidad y de elasticidad; estos análisis exploran la dependencia funcional de la tasa de crecimiento poblacional (λ) sobre las tasas vitales, quiere decir que evalúan cómo responde λ a cambios que se hagan en dichas tasas (Caswell, 2000); gracias a estas herramientas se puede conocer que tasas vitales y que clases de edad, tamaño o estadio contribuyen mayormente a la tasa de crecimiento poblacional (Lemos *et al.* 2005). Es precisamente esto lo que ha hecho que sean considerados como herramientas fundamentales para resolver cuestiones referentes al manejo y conservación de poblaciones de plantas y de animales (Lemos *et al.* 2005). El gran uso que han tenido los análisis de sensibilidades y elasticidades los han convertido en importantes herramientas estandarizadas en estudios demográficos y evolutivos (Caswell, 2000).

6.3.3.1 Análisis de Sensibilidad

La sensibilidad de las entradas de una matriz de proyección poblacional (s_{ij}) miden el impacto absoluto en la tasa de crecimiento poblacional de un cambio absoluto en cada elemento particular de la matriz (Lemos *et al.* 2005). Las sensibilidades están determinadas por: $S_{ij} = v_i w_j / (v, w)$, donde $(v, w) = (v_1) (w_1) + (v_2) (w_2) + \dots + (v_n) (w_n)$.

6.3.3.2 Análisis de Elasticidad

La elasticidad es una medida de perturbación en el modelo matricial que cuantifica el efecto que tienen cambios proporcionales en las transiciones demográficas (supervivencia, crecimiento, reproducción) sobre el cambio proporcional en la tasa de crecimiento poblacional (Silvertown *et al.* 1996; Caswell, 2000; de Kroon *et al.* 2000). La elasticidad indica la sensibilidad relativa de λ a cambios en una transición particular del ciclo de vida. Cuanto más grande es el valor de la elasticidad mayor será el cambio en λ (Castañeda, 2009).

Los valores de los elementos de una matriz de elasticidad suman uno, por lo tanto pueden ser interpretados como las contribuciones relativas de los elementos de la matriz de transición a λ (Heppell *et al.* 2000). El hecho de que las elasticidades estén relativizadas permite comparar la importancia que tienen diferentes tasas vitales o estadios de desarrollo para el crecimiento poblacional, así mismo es posible hacer comparaciones entre poblaciones de una misma especie y entre poblaciones de diferentes especies (Silvertown *et al.* 1993; Silvertown *et al.* 1996)

Los análisis de elasticidad han ganado gran popularidad debido a su utilidad en asuntos de manejo y conservación de poblaciones naturales, puesto que el efecto que tiene cada parámetro demográfico sobre la tasa de crecimiento poblacional ha sido utilizado como un indicador de "importancia" que representa determinado estadio o tasa vital para el crecimiento de la población (Happell *et al.* 2000; Lemos *et al.* 2005). En un sentido práctico, si se desea centrar esfuerzos para conservar una población se debe hacer énfasis en preservar o aumentar transiciones con elasticidades grandes (Castañeda, 2009).

Otra de las características que han hecho frecuente su uso en estudios demográficos y evolutivos es la facilidad con la que pueden ser calculadas y su clara conexión con los datos empíricos (Happell *et al.* 2000). Sin embargo Silvertown *et al.* (1996) afirma que a pesar de ser fácil su cálculo, el análisis de las elasticidades debe ser cuidadoso, ya que una interpretación ingenua puede conducir a decisiones erróneas en cuanto al manejo y conservación de especies. Las elasticidades están determinadas por $e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) (s_{ij})$, donde a_{ij} es cada entrada original de la matriz **A** y (s_{ij}) representa los respectivos valores de sensibilidades encontrados en la matriz **S**.

7. ANTECEDENTES

En la revisión bibliográfica se encontraron dos estudios sobre *Nectandra reticulata*. El primero de ellos es reportado por el instituto IPGRI (1998), en su compendio electrónico de viabilidad de semillas almacenadas se reportó que las semillas de *Nectandra reticulata* presentan un comportamiento recalcitrante.

Por su parte León y Espinoza (2001), realizaron un estudio sobre la estructura anatómica de la madera de *Nectandra reticulata* y otras 17 especies del género *Nectandra*.

Dentro de los estudios demográficos hechos a nivel de género se encuentra el realizado por Cuevas *et al.* (2008), en su trabajo se estudió una población de la especie arbórea *Nectandra rudis* C.K. Allen, en un gradiente altitudinal al occidente de México, se identificó su estructura poblacional y factores ambientales que podrían estar relacionados con su distribución y abundancia.

Vergara (2010) realizó una evaluación acerca del estado de conservación de la especie *Nectandra turbacencis* (Kunth) Ness a través de una caracterización ambiental y poblacional rápida y una evaluación de la estructura poblacional. Esta investigación está enmarcada dentro del proyecto denominado Plan de manejo para la conservación de 22 especies focales de plantas en el Departamento del Valle del Cauca, liderado por la Corporación Autónoma del Valle del Cauca (CVC) y la fundación Agua Viva (FUNAGUA). El propósito de la investigación fue diseñar acciones de manejo encaminadas a la conservación y aprovechamiento sostenible de especies nativas del departamento del Valle del Cauca.

En cuanto al uso de modelos matriciales se encontró que el grupo de plantas que más ha sido estudiado es el grupo de las palmas. Ejemplo de ello son los estudios realizados por Bernal (1998), quien evaluó por medio de matrices y análisis de elasticidad el impacto del aprovechamiento de las semillas de la especie *Phytelephas seemannii* O. F. Cook en el departamento de Chocó (Colombia); Piñero *et al.* (1984) construyeron un modelo poblacional y elaboraron un análisis de sensibilidad para la especie *Astrocaryum mexicanum* Liebm. Ex Mart. Quitete *et al.* (2010) Compararon la demografía de tres especies de palmas aprovechadas y no aprovechadas (*Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret, *Euterpe edulis* Mart. y *Geonoma schottiana* Mart.) en cinco fragmentos de la Selva Atlántica de Brasil, este estudio se realizó utilizando matrices promedio, ya que uno de los objetivos de los autores fue evaluar el comportamiento de las poblaciones a una escala de paisaje y no a nivel de fragmento; Rodríguez *et al.* (2005) caracterizaron la historia de vida y dinámica poblacional de la palma de sotobosque *Geonoma orbygniana* Mart. como un primer paso para evaluar el aprovechamiento de sus hojas las cuales son comercializadas en Colombia como follaje para arreglos florales; Zuidema (2000) estudió la demografía de especies arbóreas

aprovechadas en la Amazonía Boliviana y por medio de análisis de elasticidades evaluó el impacto de la extracción de palmito de la palma de subdosel *Euterpe precatoria* Mart. y la extracción de hoja de la palma de sotobosque *Geonoma deversa* (Poit.) Kunth.

En cuanto al estudio demográfico en árboles se conoce la experiencia de Guedje *et al.* (2003) que estudiaron la dinámica poblacional de *Garcinia lucida* Vasque (Clusiaceae) en un bosque del Atlántico de Camerún, esta especie es altamente valorada por los productos forestales no maderables (corteza y semillas) que son utilizadas con propósitos medicinales y para el procesamiento de vino de palma en Camerún, Gabón y Guinea Ecuatorial.

Zuidema (2000) estudio por medio de modelos matriciales una población del árbol emergente *Bertholletia excelsa* Bonpl. en la Amazonía Boliviana, en este trabajo se evalúa el impacto del aprovechamiento de sus semillas, ya que de ellas se obtiene la nuez de castaña, que es considerada como uno de los productos amazónicos con más reconocimiento a nivel internacional.

Batista *et al.* (1998) evaluaron las respuestas demográficas de una población de *Fagus grandifolia* Ehrh. al impacto del huracán Kate (1985) en la costa norte de la Florida, modelos matriciales fueron utilizados para evaluar el comportamiento de la población antes y después del huracán, el estudio tuvo una duración de 14 años.

Fagua (2005) formuló un proyecto para un Plan de Monitoreo de *Aniba perutilis* Hemsley en cuatro fragmentos de bosque de la región cafetera de Colombia.

Zagt y Boot (1997) estudiaron la dinámica poblacional de *Chlorocardium rodiei* (R.H.Schomb.) Rowher, H. G. Richt. & van der Werff (Lauraceae), *Dicymbe altsonii* Sandw. (Caesalpiniaceae) y *Duguetia neglecta* Sandw. (Annonaceae) en una selva lluviosa en el centro de Guyana, modelos matriciales fueron también utilizados para simular el efecto de explotación e intervención silvicultural de la especie *Chlorocardium rodiei*, ya que esta especie es altamente valorada en la región por su madera de excelente calidad.

Sebert *et al.* (2007) construyeron un modelo matricial estocástico para explorar la dinámica poblacional del Cerezo Negro Norteamericano *Prunus serotina* Ehrh. Una especie invasora con una compleja historia de vida, cuyo éxito invasivo depende de la disponibilidad de recursos, especialmente lumínicos, los cuales ocurren ocasionalmente a causa de la apertura de claros en el bosque.

Kaneko *et al.* (1999) analizaron la dinámica y estructura poblacional de la especie *Aesculus turbinata* Blume, una especie de dosel representativa de los bosques templados de Japón. El análisis demográfico se realizó por medio de matrices de transición. El estudio se desarrolló a lo largo de un gradiente ambiental, que incluyó tres tipos de hábitat: colinas bajas, terrazas rivereñas y llanura inundable.

Con los datos recolectados durante un periodo de 8 años se construyó una matriz para cada subpoblación y una matriz general para conocer el estado de la especie a lo largo del gradiente ambiental.

Dentro de otros estudios demográficos con matrices de transición aplicados a plantas con diferente tipo de crecimiento se encuentra el trabajo realizado por Castañeda (2009) quien analizó parámetros ecológicos y demográficos de *Dioon spinolosum* Dyer & Eichler una cycada mexicana en peligro de extinción. Silva *et al.* (2000) construyó modelos matriciales para dos poblaciones de rosetas gigantes *Espeletia timotensis* Cuatrec. y *Espeletia spicata* Sch. Bip. Wedd. en la cordillera de Mérida, Venezuela. Por su parte Bruna (2003) utilizó modelos matriciales para entender de qué manera afecta la reducción extrema de reclutamiento de plántulas de *Heliconia acuminata* A. Rich., en hábitats fragmentados y continuos de la Amazonía brasileña.

8. FORMULACIÓN DE HIPÓTESIS

8.1 HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) indica que la población de *Nectandra reticulata* está experimentando un ligero crecimiento.

Las transiciones demográficas de los estadios adultos son las que mayor contribución hacen a λ y por tanto son las más relevantes para el mantenimiento de la población.

Un aprovechamiento mayor al 20% de los individuos adultos ocasiona un declive por debajo de 1 en la tasa de crecimiento poblacional (λ).

8.2 HIPÓTESIS ALTERNAS

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) indica que la población de *Nectandra reticulata* se encuentra estable.

Las transiciones demográficas de los estadios adultos no hacen la mayor contribución a λ y por tanto son transiciones demográficas de otros estadios las más relevantes para el mantenimiento de la población.

Un aprovechamiento mayor al 20% de los adultos no ocasiona una disminución considerable en la tasa de crecimiento poblacional y por tanto la población puede soportar un nivel de aprovechamiento mayor.

9. METODOLOGÍA

9.1 RECOLECCIÓN DE LA INFORMACIÓN

9.1.1 Muestreo poblacional

La poca disponibilidad de árboles y el tamaño restringido de los relictos impidieron muestrear individuos grandes (juveniles y fustales) a través de parcelas estandarizadas y equidistantes, por tal razón se decidió emplear dos metodologías de muestreo: una para evaluar los individuos con altura mayor a 1.50 m y otra para evaluar individuos de los primeros estadios de desarrollo.

Para muestrear individuos de altura mayor a 1.50 m se realizaron recorridos aleatorios de longitud y ancho variable en los 3 bosques, donde se registraron todos los individuos encontrados durante cada recorrido. Este muestreo fue de tipo preferencial donde se hizo énfasis en individuos de la especie según su disponibilidad. De este modo la intensidad de muestreo en el relicto de bosque 1 fue de 500 metros recorridos, en el bosque 2 400 metros y en el bosque 3 la distancia total recorrida fue de 415 metros, para muestrear en total 1.3 km en la zona.

Para la búsqueda de individuos con altura inferior a 1.50 m se establecieron 15 parcelas de 10x10 m en dos bosques y 7 parcelas de igual dimensión en el tercero, muestreando en total un área de 3700 m². Las unidades de muestreo fueron instaladas con base en criterios preferenciales, de tal manera que se eligieron lugares "típicos" donde se observó mayor cantidad de individuos. Dentro de las parcelas se registraron todas las plántulas (altura menor a 0.30 m) e individuos brinzales (altura entre 0.31 y 1.50 m).

Durante octubre y noviembre de 2014 todos los individuos registrados en los recorridos y las parcelas fueron medidos y etiquetados utilizando placas de aluminio con un código de identificación previamente asignado. Se registró la altura de todos los individuos que presentaron un tamaño inferior a los 1.50 m, a aquellos que presentaron una altura mayor se les registró solo su DAP (diámetro a la altura del pecho) tomado a 1,3 metros del suelo, para el caso de individuos jóvenes que no presentaron aún un tronco bien definido (presencia de varias ramificaciones antes del 1,30 m) se registró solo su DAB (diámetro a la altura de la base) que fue tomado a los 10 cm del suelo. En cada individuo se pintaron los sitios exactos en los que se realizó la primera medición, para garantizar que al final del año de estudio (noviembre, 2015) se tomara la medida nuevamente en el mismo lugar y evitar así errores de muestreo.

Debido a que una pequeña proporción de individuos (3%) presentó crecimiento clonal (genets) se optó por estudiar solo la dinámica poblacional de los ramets, siguiendo la metodología empleada por Castañeda (2009), en donde los individuos clonales fueron considerados como individuos simples teniendo en cuenta para el análisis demográfico los datos del tronco de mayor grosor. De otro lado a los árboles adultos se les registró su estado fenológico y se midió el área que proyecta su copa sobre el suelo, tomando la longitud de los dos ejes (X y Y), y con base en ellos se calculó la cobertura de la copa según Prieto (citado por Rangel *et al.* 1997), la cual definió el tamaño de las trampas de frutos que fueron instaladas durante la estación reproductiva.

A cada individuo registrado fue necesario asignarle una categoría. Para tal fin, la población fue dividida inicialmente en tres clases principales: plántulas, juveniles y adultos; para la determinación del estadio de plántula se tomó como referencia el criterio dado por Melo y Vargas (2003), donde se les clasifica como individuos con altura inferior a 30 cm. Para discriminar entre individuos juveniles y adultos se utilizó la ocurrencia o no de la primera reproducción, esto se logró mediante el seguimiento fenológico (presencia de flores o frutos) que se realizó cada tres meses durante el año de estudio y de esta manera se evidenció el tamaño aproximado en que un individuo de *Nectandra reticulata* empieza a reproducirse por primera vez, este tamaño fue tomado como el límite entre individuos juveniles (no reproductivos) y adultos (individuos con capacidad de reproducirse).

El seguimiento de la sobrevivencia de todos los individuos y el reclutamiento de nuevas plántulas en las parcelas se llevó a cabo durante el mes de junio de 2015 (8 meses después de iniciado el estudio).

9.1.2 Estimación de la producción de semillas y porcentaje de germinación

Para estimar la producción de semillas se utilizaron trampas de frutos instaladas bajo la copa de cada uno de los individuos que se encontraron fértiles, el número de trampas instaladas dependió de la cobertura que cubrió la copa del árbol; para el cálculo de la cobertura se utilizó la fórmula propuesta por Prieto, (1994) (citado por Rangel *et al.* 1997) quien asumió una forma ovalada en la copa de árboles arbustos y arbolitos y a partir de las estimaciones de longitud de los ejes se calculó la proyección de la copa. La cobertura de la copa se definió como el área del rombo inscrito: $C1 = 1/2 [D2 \times 1/2 D1] \times 2$

Dónde: C1= Cobertura de copa de cada individuo en m².

D1= Diámetro mayor

D2= Diámetro menor

Howe, (citado por Rozo y Parrado, 2004) propone que la trampa de frutos debe cubrir el 6% del área de la copa proyectada sobre el suelo y de esta manera se logra dar una estimación indirecta de la producción de semillas, puesto que el total de semillas capturadas es extrapolado al área total de la copa. En este estudio se aseguró por razones prácticas que las trampas de frutos cubrieran el 10% del área total y no el 6%. Las trampas fueron construidas con tubos de PVC y malla plástica (Figura 5a). La revisión de las trampas se hizo semanalmente, los frutos fueron contados y retirados después de cada visita. Debido a que el fruto de la especie es una baya simple o monosperma se asumió que el número de semillas fue igual al número de frutos recolectados.

El porcentaje de germinación de semillas fue estimado en 3 cuadrantes de 100 X 50 cm, en cada uno de ellos se sembraron 160 semillas. Los cuadrantes se establecieron en el mismo sitio donde se ubicaron las parcelas, y las semillas fueron recolectadas de individuos de la misma población. Con el fin de evitar la remoción y depredación de semillas los cuadrantes fueron aislados con ayuda de tablas de madera y malla plástica (Figura 5b). La revisión se hizo semanalmente, durante cada visita se contó y marcó todas las plántulas emergidas, la emergencia de la radícula se utilizó como criterio para determinar la viabilidad de la semilla.

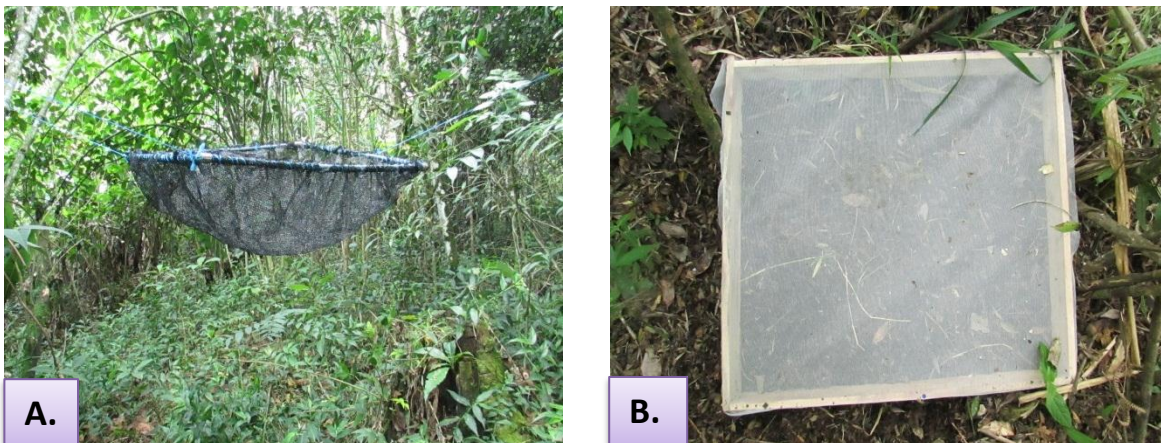


Figura 5. A) Trampa de frutos, B) Cuadrante de germinación

Fuente: Didier Alfonso Vidal

9.2 ESTIMACIÓN DE LOS ESTADÍSTICOS POBLACIONALES

A continuación se presentan los estadísticos poblacionales que permitieron conocer el estado de la población de *N. reticulata*. Los estadísticos se calcularon con base a los datos de campo que fueron tomados durante el año de estudio.

9.2.1 Determinación del número de categorías

Los modelos matriciales requieren que la población esté estructurada en clases que están conformadas por individuos con demografía similar. La clasificación de la población se realiza empleando categorías que usualmente son armadas con base en el tamaño, características morfológicas y ritmos de crecimiento de los individuos (Fagua, 2005).

En poblaciones de árboles por lo general la determinación de clases está basada en altura, DAP y criterios reproductivos (Zagt y Boot, 1997; Zuidema, 2000; Guedje *et al.* 2007), generalmente la altura es utilizada para crear clases de plántulas y juveniles pequeños, mientras el DAP es mayormente utilizado en la conformación de las clases superiores. La idea es relacionar las características que se han utilizado como criterio para estructurar la población (altura, DAP, número de hojas, volumen del tronco) con las tasa vitales (crecimiento, supervivencia y reproducción), de tal forma que se maximicen diferencias en tasas vitales entre categorías (Zuidema, 2000).

En este estudio la categorización fue realizada de acuerdo a los ritmos de crecimiento, sobrevivencia y capacidad reproductiva de los individuos, estos atributos se relacionaron con la altura y DAP mediante análisis de regresión lineal simple. La estructuración de la población se hizo tratando de establecer diferencias en las tasas vitales, así por ejemplo, las categorías reproductivas fueron establecidas contrastando la fecundidad entre clases, por su parte en las categorías de plántulas y juveniles se utilizaron las diferencias en crecimiento y supervivencia entre individuos de diferentes tamaños.

9.2.2 Construcción de la matriz de transición

Debido al bajo número de individuos registrados en la zona de estudio fue necesario integrar los datos de los tres relictos de bosque para construir un solo modelo matricial, esto fue posible dado que los bosques están próximos entre sí, y por lo tanto pueden ser considerados como parte del área boscosa de un mismo sector. De esta manera se evitó trabajar con muestras poblacionales demasiado pequeñas que por lo general impiden hacer estimaciones confiables de las probabilidades de transición (Tremblay y Hutchings, (2002).

Los valores de los elementos de la matriz fueron calculados de la siguiente manera: la probabilidad de crecimiento (G) fue calculada como $G = \sigma \cdot T_x$ (Zagt y Boot, 1997; Peña y Zuidema, 2000), donde σ es la tasa de supervivencia y T_x es la duración media del estado, que representa el tiempo en el que un individuo crece a través de la clase de tamaño x . La tasa de supervivencia por categoría (σ_i) se obtuvo dividiendo el número de individuos sobrevivientes en la clase i después de un año, sobre el número total de individuos en esa clase al inicio del estudio (Peña

y Zuidema, 2000), por su parte T_x fue calculado como $T_x = c_i / b_i$ donde c_i es el crecimiento promedio de la categoría i , y b_i es la amplitud de clase de dicha categoría. La probabilidad de permanencia o supervivencia sin crecimiento (P) fue determinada como $P_i = \sigma_i - G_i$

Debido a que la mortalidad fue muy baja en árboles adultos la tasa de supervivencia para estas categorías fue calculada con base en Peña y Zuidema (2000), quienes recomiendan el uso de una tasa de supervivencia promedio para las clases en las que la mortalidad haya sido baja o nula. En este caso el valor de la tasa de supervivencia se obtuvo agrupando todos los individuos adultos de la población ($n= 50$), y utilizando para el cálculo 2 individuos que murieron durante el año de estudio.

La fecundidad en las clases adultas fue calculada como $F_i = p_i \cdot f_i \cdot g$, donde p_i es la probabilidad de producir frutos en la clase i , f_i es el número promedio de semillas producidas en la categoría i y g es la probabilidad de germinación para la población (Rodríguez *et al.* 2005). La probabilidad de producir frutos en la clase i se obtuvo dividiendo el número de individuos reproductivos en la clase i sobre el número total de adultos en esa categoría.

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ), estructura estable de la población (w), valor reproductivo (v), sensibilidades y elasticidades se calcularon con la ayuda del software Populus, Microsoft Excel y Poptools. Intervalos de confianza de λ fueron calculados con base a Caswell (2001), esto se llevó a cabo utilizando la varianza de cada transición de la matriz y su sensibilidad asociada, a partir de las cuáles se obtuvo la varianza demográfica total $V(\lambda)$, que luego fue usada para estimar el 95% de intervalos de confianza. La raíz cuadrada de $V(\lambda)$ es el error estándar de λ . Por lo tanto el 95% de intervalos de confianza es igual a $\lambda \pm 1.96 \cdot$ error estándar de λ (Tremblay & Hutchings, 2002). Se utilizó una prueba χ^2 de bondad de ajuste con el objetivo de conocer si existían diferencias significativas entre la estructura observada y la estructura estable de la población.

Se realizaron simulaciones de aprovechamiento de individuos pertenecientes a las clases adulto 1 y adulto 2, puesto que árboles de estas clases son mayormente utilizados por los pobladores locales. Las simulaciones de aprovechamiento fueron realizadas con base a matrices modificadas, que se construyeron a partir de la manipulación de la tasa de supervivencia (σ) de las clases de interés. Se realizaron 3 escenarios de aprovechamiento, el primero incluyó individuos de la clase adulto 1, el segundo, individuos de la clase adulto 2 y en el tercero se incluyeron individuos de ambas clases. Las simulaciones de aprovechamiento se realizaron bajo una intensidad del 10 al 100% en intervalos de 10%.

10. RESULTADOS

10.1 CICLO DE VIDA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL

La población de estudio fue dividida dentro de 8 categorías, las 3 primeras se basaron en la altura de las plantas y las restantes en el DAP, la figura 6 ilustra el ciclo de vida de la especie donde se muestra las transiciones usadas para construir el modelo matricial. En la tabla 1 se presentan las características de cada clase.

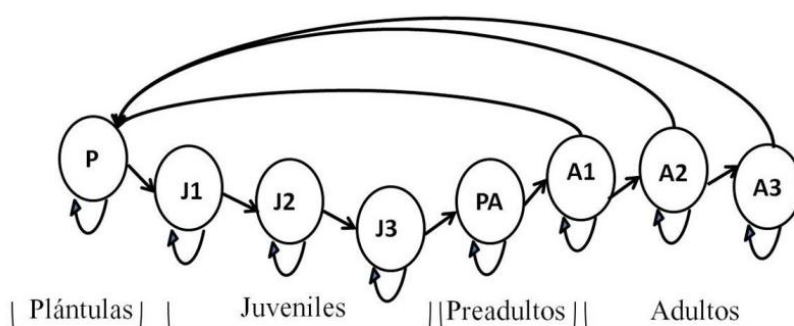


Figura 6. Ciclo de vida de *N. reticulata*

Fuente: Didier Vidal Pame

Durante el año de estudio no se observó regresión entre individuos de estadios clasificados por altura. Solo el 3% ($n=17$) de los individuos presentaron crecimiento clonal o bifurcaciones antes del 1,30 m de altura, y de estos 8 correspondieron a adultos.

En el área muestreada por los recorridos (1.3 km) y parcelas (3700 m²) se registraron en total 559 individuos. La estructura poblacional presentó una distribución en forma de J invertida (figura 7), es decir con una mayor proporción de individuos de clases pequeñas y una disminución a medida que se avanza hacia las categorías mayores. Se observa que la clase juvenil 3 fue la única que aumentó con relación a la clase anterior, y dicho aumento posiblemente este reflejando un episodio puntual de reclutamiento en el pasado. En general, la estructura de la población estuvo dominada por juveniles y árboles inmaduros (58,9%), seguido de plántulas (32,2%) y por último árboles adultos (8,9%). Los 2 individuos de mayor tamaño observados en la población presentaron un DAP de 40.2 y 54.4 cm.

Tabla 1. Categorización de individuos de una población de *N. reticulata* en la vereda Figueroa Municipio de Popayán*

Categoría	Límite de categoría	N	Tasa de crecimiento	Tasa de supervivencia	Total semillas
Plántula	A [0-30]	180	1.78 (± 0.18)	0.73	
Juvenil I	A [30.1-70]	109	4.3 (± 0.57)	0.89	
Juvenil II	A [70.1-150]	70	10.3 (± 1.85)	0.94	
Juvenil III	D [1-3.5]	117	0.13 (± 0.02)	0.93	
Preadulto	D [3.6-8.9]	33	0.55 (± 0.11)	0.97	
Adulto I	D [9-15]	22	0.54 (± 0.13)	0.96	19.554 (15/22)
Adulto II	D [15.1-25]	18	0.12 (± 0.04)	0.96	65.850 (16/18)
Adulto III	D >25	10	0.14 (± 0.06)	0.96	167.973 (9/10)

* En el límite de categoría: (A) equivale a altura y (D) a diámetro; N representa el tamaño de la muestra al inicio del estudio; la tasa de crecimiento promedio (\pm error estándar) está expresado en altura o DAP según corresponda. En la columna de producción de semillas los números entre paréntesis indican el número de adultos fértiles en la clase i/ el total de adultos en dicha clase.

10.2 CRECIMIENTO Y SOBREVIVENCIA

Según los altos coeficientes de variación (CV) obtenidos para las tres primeras clases, el crecimiento en altura fue altamente variable dentro de las categorías; en la clase plántula el CV tomó un valor de 108, en juvenil 1 fue de 123 y en juvenil 2 el coeficiente alcanzó un valor de 135. El error estándar indica también que las tasas de crecimiento varían de un individuo a otro (tabla 1). Se presentó una relación muy débil entre la altura de la planta y la tasa de crecimiento $R^2 = 0,16$ (figura 8). Sin embargo se observa que el crecimiento promedio es menor en la clase de plántulas y aumenta considerablemente en la clase juvenil I y juvenil II (tabla 1). Las tasas de crecimiento máximo observado se encontraron por encima de los 15 cm y rara vez sobrepasaron los 30 cm. El 9.2% ($n=33$) de los individuos presentaron crecimiento negativo debido a daños por herbívora o a muerte del meristemo apical, sin embargo la reducción de tamaño fue mínimo y no influyó en transiciones de regresión entre categorías.

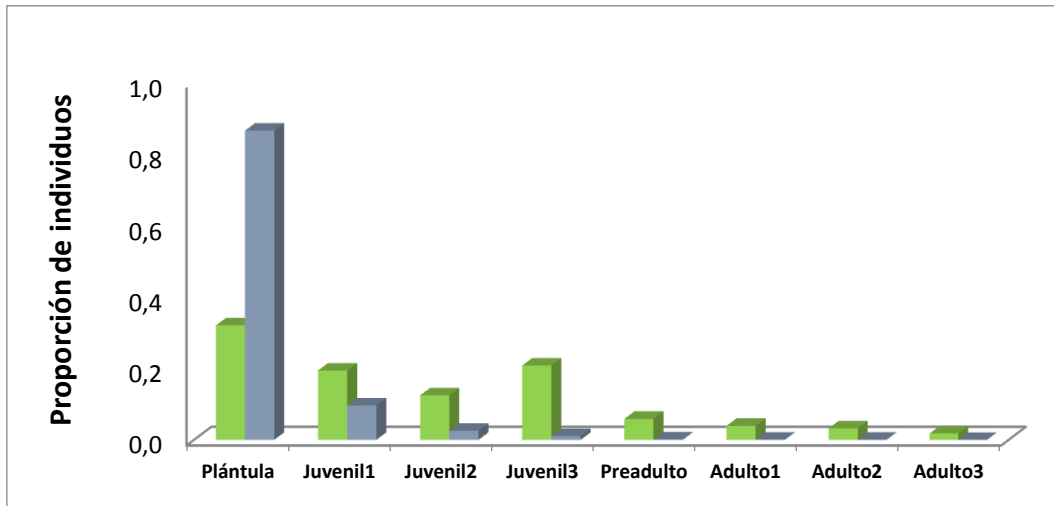


Figura 7. Estructura poblacional observada durante el estudio (barras verdes) y estructura ideal o esperada (barras azules)

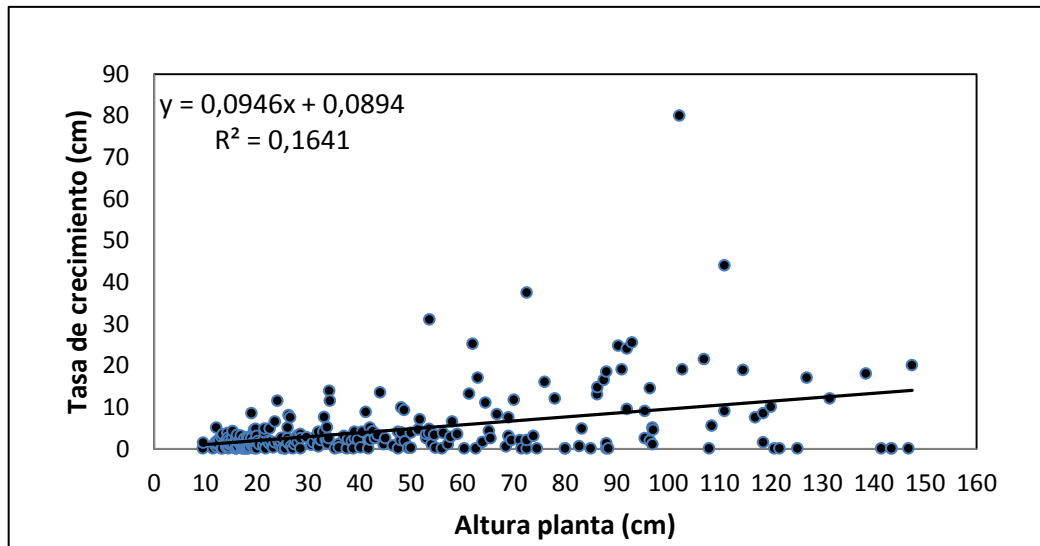


Figura 8. Relación entre altura de plantas y tasa de crecimiento de *N. reticulata* en la vereda Figueroa con base en modelos de regresión lineal simple ($n = 258$, $R^2 = 0,16$)

El crecimiento en DAP también mostró una variación considerable dentro de las categorías; adulto 1 y preadulto fueron las clases con mayor variación respecto al promedio (tabla 1), del mismo modo la tasa de crecimiento promedio fue mayor en estas dos clases y tiende a disminuir en las dos últimas categorías. El crecimiento en DAP observado en campo alcanzó un punto máximo en individuos preadultos que crecieron hasta 2.6 cm. Por su parte las clases juvenil 3 y adultos 2 fueron las que menor crecimiento promedio presentaron, esto puede explicarse si se tiene en cuenta que en el 44.4 y 61% de los individuos de estas clases no se observó crecimiento. Hay que considerar que el año de estudio es un intervalo demasiado corto que no permite hacer inferencias más profundas y limita el análisis sobre patrones de crecimiento en la especie, por tal razón se recomienda monitorear el crecimiento en intervalos de tiempo más extensos.

La sobrevivencia de la población estudiada tiende a aumentar con el tamaño de los individuos (tabla 1), lo que indica que en la población se presentan altas tasas de mortalidad en plántulas y elevadas tasas de supervivencia en individuos de clases superiores. La tasa de supervivencia de plántulas a juveniles varió de 73 a 94%, mientras que en clases de preadulto a adultos varió entre 96 a 97%. En la figura 9 se muestra una relación positiva entre la altura de la planta y la tasa de supervivencia $R^2= 0,90$.

Dentro de las principales causas de mortalidad en plántulas y juveniles figura la muerte por deshidratación, daños físicos ocasionados por caída de ramas del estrato arbóreo, decapitación de individuos durante la apertura de trochas dentro del bosque y en menor medida aparece la muerte de individuos por aplastamiento ocasionado por el ganado bovino. Por otra parte, el establecimiento de nuevos individuos en la población parece ser un punto crítico debido a las altas tasas de mortalidad que se experimentan en esta fase, durante el año de estudio se registraron 2398 plántulas reclutadas y de estas el 62% murió en solo cuatro meses.

Durante el año de estudio se registró la muerte de dos árboles en la población, uno de ellos murió a causa de un incendio y el otro fue aserrado con fines de aprovechamiento, lo anterior pone en evidencia que la supervivencia de estadios adultos en áreas fuertemente perturbadas está influenciada más por la actividad del hombre que por fuentes naturales. Pese a que la mortalidad fue relativamente baja se esperaría a futuro un pequeño aumento, ya que se observó aparentes signos de senescencia en dos individuos, mientras a otro se le extrajo la corteza en parte de su tronco, esta práctica es muy usual entre las comunidades rurales, ya que con ello se busca ocasionar la muerte del individuo para posteriormente hacer aprovechamiento de su madera como fuente energética.

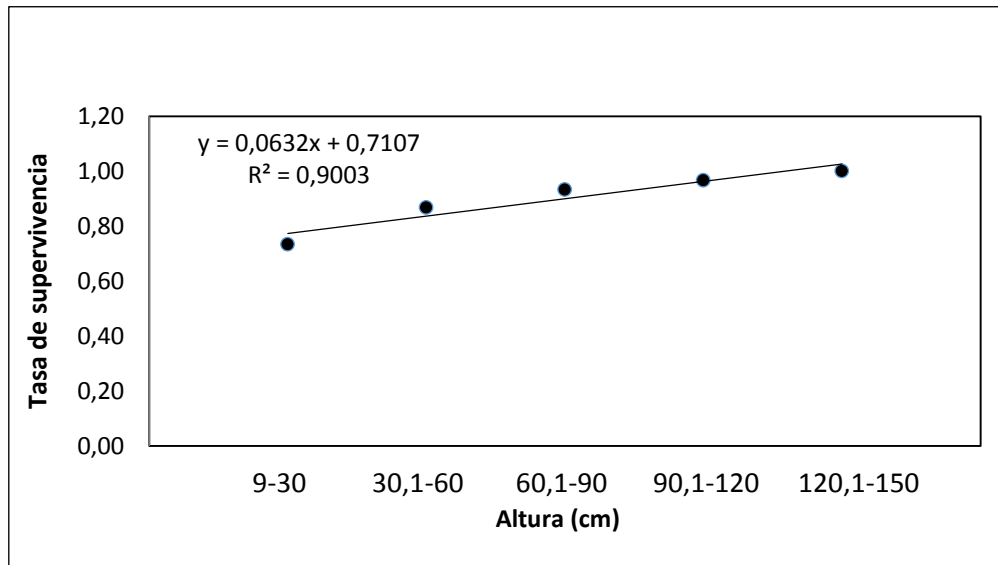


Figura 9. Relación entre altura de la planta y tasa de supervivencia de *N. reticulata* en la Vereda Figueroa con base a modelos de regresión lineal simple ($n=359$, $R^2 = 0,90$)

10.3 FENOLOGÍA, PRODUCCIÓN DE FRUTOS Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS

Los árboles de *N. reticulata* regularmente florecen y producen frutos cuando alcanzan los 9 cm de DAP. Sin embargo, se observó que un individuo con diámetro de 8.6 cm presentó algunas flores en septiembre de 2015. Teniendo en cuenta que la cantidad de flores producidas por este individuo fue muy baja y que en individuos con igual diámetro no se observó evidencia de fertilidad, se tomó los 9 cm de DAP como la talla mínima de reproducción en la población.

Los árboles exhibieron flores de septiembre a noviembre y la dispersión de frutos se inició en el mes de enero y se extendió hasta abril, lo que indica que la formación y maduración del fruto requiere un tiempo aproximado de cuatro a cinco meses. Un importante pico de fructificación se presentó entre la primera semana de febrero y la tercera semana de marzo. En cuanto a la proporción de individuos reproductivos en cada clase, se observa que hay un aumento gradual entre clases, así en adultos 1, el 68% de los individuos se encontraron en estado fértil, en adultos dos el 88% y en adulto 3 el 90%.

El número de frutos y el DAP mostraron una relación lineal significativa ($y= 654,61x- 6062,7$, $p < 0.01$, $n= 36$), si bien el coeficiente de determinación fue bajo

($R^2= 0.36$), como una consecuencia de dicha relación se observó que el número de frutos aumentó con el tamaño de la clase, esto es evidente si se tiene en cuenta que 9 individuos reproductivos de la clase adulto 3 aportaron el 66% del total de los frutos.

El porcentaje de germinación de semillas fue de 53%. La germinación inició 3 semanas después de la siembra, durante la cuarta y quinta semana germinó el 73% de las semillas viables, y a partir de la octava no se observó germinación; lo que indica que las semillas de *N. reticulata* pierden viabilidad en corto tiempo, la curva de germinación se muestra en la figura 10.

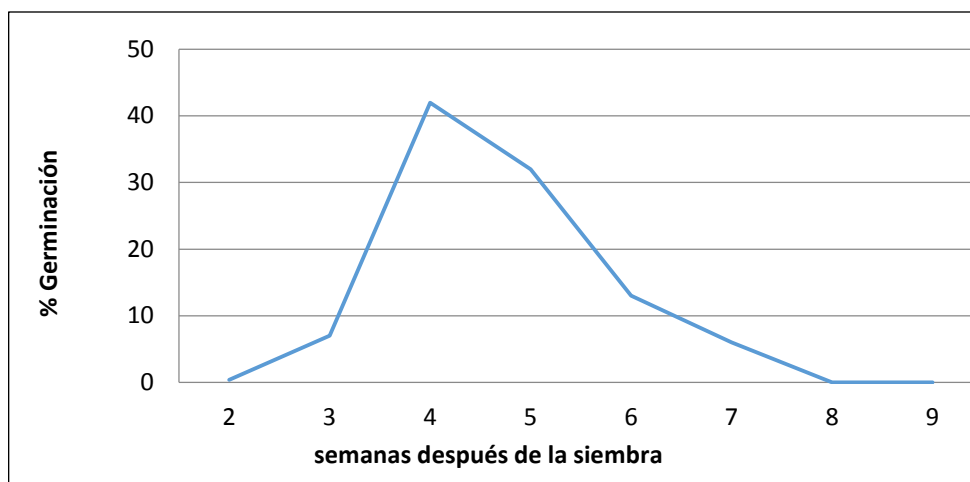


Figura 10. Porcentaje de germinación de semillas de una población de *N. reticulata* en la Vereda Figueroa, Municipio de Popayán

10.4 ANÁLISIS DEL MODELO MATRICIAL

Los valores de cada una de las transiciones de la matriz (tabla 2), se calcularon a partir de los datos presentados en la tabla 1. La tasa de crecimiento poblacional registró un valor muy por encima de la unidad $\lambda= 1.193$, lo que sugiere que la población se encuentra experimentando un fuerte crecimiento, los intervalos de confianza estimados para λ fueron (1.084-1.302), lo cual indica que en efecto la tasa de crecimiento poblacional es significativamente diferente de uno, que es dado para poblaciones en estabilidad. Se encontró que la estructura estable (w) fue significativamente diferente de la estructura observada ($x^2 = 100.78$; 7 g. l, $P < 0.001$). Este resultado está mayormente dado por las grandes diferencias encontradas en los estadios de plántula y juvenil 3, se observa por ejemplo, que las plántulas presentan la mayor proporción de individuos en la población cuando se alcanza la estructura estable (86%), mientras en la estructura observada

representan solo el 32%, del mismo modo, el estadio juvenil 3 se presenta como la segunda clase más abundante en la estructura observada, mientras en la estructura estable está representado por una proporción muy baja de individuos. En la figura 5 se ilustra la proporción de individuos en cada clase.

Tabla 2. Matriz de Lefkovitch usando datos de un año (octubre-noviembre 2014-noviembre 2015) en una población de *N. reticulata* en la Vereda Figueroa, Municipio de Popayán

	Plántula	Juvenil 1	Juvenil 2	Juvenil 3	Preadulto	Adulto 1	Adulto 2	Adulto 3
Plántula	0,690	0	0	0	0	471,074	1938,917	8902,569
Juvenil 1	0,044	0,794	0	0	0	0	0	0
Juvenil 2	0	0,096	0,821	0	0	0	0	0
Juvenil 3	0	0	0,121	0,897	0	0	0	0
Preadulto	0	0	0	0,035	0,869	0	0	0
Adulto 1	0	0	0	0	0,101	0,881	0	0
Adulto2	0	0	0	0	0	0,080	0,950	0
Adulto3	0	0	0	0	0	0	0,012	0,962

El valor reproductivo (λ) fue más alto en la clase adulto 3 y disminuyó paulatinamente hacia las clases inferiores, esto se explica si se tiene en cuenta que los individuos más grandes aportaron la mayor cantidad de semillas (tabla1). El valor reproductivo para cada clase se muestra en la tabla 3.

Tabla 3. Valor reproductivo de las categorías de una población de *N. reticulata*

Categoría	Valor reproductivo
Plántula	1
Juvenil 1	11,441
Juvenil 2	47,408
Juvenil 3	145,090
Preadulto	1225,309
Adulto 1	3956,462
Adulto 2	9708,335
Adulto 3	37928,46

En la tabla 4 se presenta el análisis de sensibilidad de la matriz, cada valor representa la sensibilidad que tiene la tasa de crecimiento poblacional asociada a cada probabilidad de transición. Los valores que aparecen subrayados corresponden a las transiciones que se observaron en este estudio, no obstante, aparecen valores en todas las transiciones, aunque estas sean consideradas como hipotéticas o irrealistas. Por ejemplo, nótese que la transición plántula-adulto 3 obtiene el más alto valor en toda la matriz (3819), sin embargo, la probabilidad de que una plántula salte a la clase adulto 3 en un año es prácticamente imposible. Por esta razón el análisis de sensibilidad debe ser cuidadoso y debe complementarse con el análisis de elasticidad.

Tabla 4. Sensibilidad dada para la matriz de transición de *N. reticulata*

	Plántula	Juvenil 1	Juvenil 2	Juvenil 3	Preadulto	Adulto 1	Adulto 2	Adulto 3
Plántula	<u>0,1007</u>	0,0110	0,0028	0,0012	0,0001	<u>4E-05</u>	<u>1E-05</u>	<u>7E-07</u>
Juvenil 1	<u>1,1522</u>	<u>0,1259</u>	0,0323	0,0133	0,0014	0,0005	0,0002	8E-06
Juvenil 2	4,7746	<u>0,5217</u>	<u>0,1340</u>	0,0550	0,0060	0,0019	0,0006	3E-05
Juvenil 3	14,6123	1,5968	<u>0,4101</u>	<u>0,1685</u>	0,0183	0,0059	0,0019	1E-04
Preadulto	123,404	13,485	3,4637	<u>1,4227</u>	<u>0,1547</u>	0,0501	0,0162	0,0008
Adulto 1	398,465	43,542	11,1841	4,5938	<u>0,4996</u>	<u>0,1617</u>	0,0525	0,0027
Adulto 2	977,751	106,84	27,4433	11,272	1,2260	<u>0,3967</u>	<u>0,1287</u>	0,0066
Adulto 3	3819,87	417,42	107,215	44,038	4,7898	1,5499	<u>0,5028</u>	<u>0,0258</u>

Según el análisis de elasticidad la tasa de crecimiento poblacional está más fuertemente influenciada por transiciones de permanencia o supervivencia que por transiciones de crecimiento y fecundidad. Las transiciones con contribuciones mayores al 10% aparecen en cursiva en la tabla 5. Dado que las elasticidades se encuentran relativizadas y suman uno se presenta el análisis por parámetro (supervivencia, crecimiento y fecundidad) y por categoría. La elasticidad en supervivencia (71.8%) fue más grande que la elasticidad de crecimiento (24%) y este a su vez fue mayor que la elasticidad de fecundidad (4.2%), lo que quiere decir que la tasa de crecimiento poblacional es más sensible al aprovechamiento de individuos que al aprovechamiento de semillas. En la figura 11 se observa que la supervivencia de individuos de las clases juvenil 3 (0.13), preadulto (0.11) y adulto 1 (0.12) revisten gran importancia para el auto mantenimiento de la población. En cuanto al elemento de crecimiento, se puede observar que este fue más importante en las clases no reproductivas que en las clases adultas.

Tabla 5. Matriz de elasticidad para la población de *N. reticulata*

	Plántula	Juvenil 1	Juvenil 2	Juvenil 3	Preadulto	Adulto 1	Adulto 2	Adulto 3
Plántula	0,058	0	0	0	0	0,016	0,021	0,005
Juvenil 1	0,042	0,084	0	0	0	0	0	0
Juvenil 2	0	0,042	0,093	0	0	0	0	0
Juvenil 3	0	0	0,042	0,127	0	0	0	0
Preadulto	0	0	0	0,042	0,113	0	0	0
Adulto 1	0	0	0	0	0,042	0,119	0	0
Adulto 2	0	0	0	0	0	0,026	0,103	0
Adulto 3	0	0	0	0	0	0	0,005	0,021

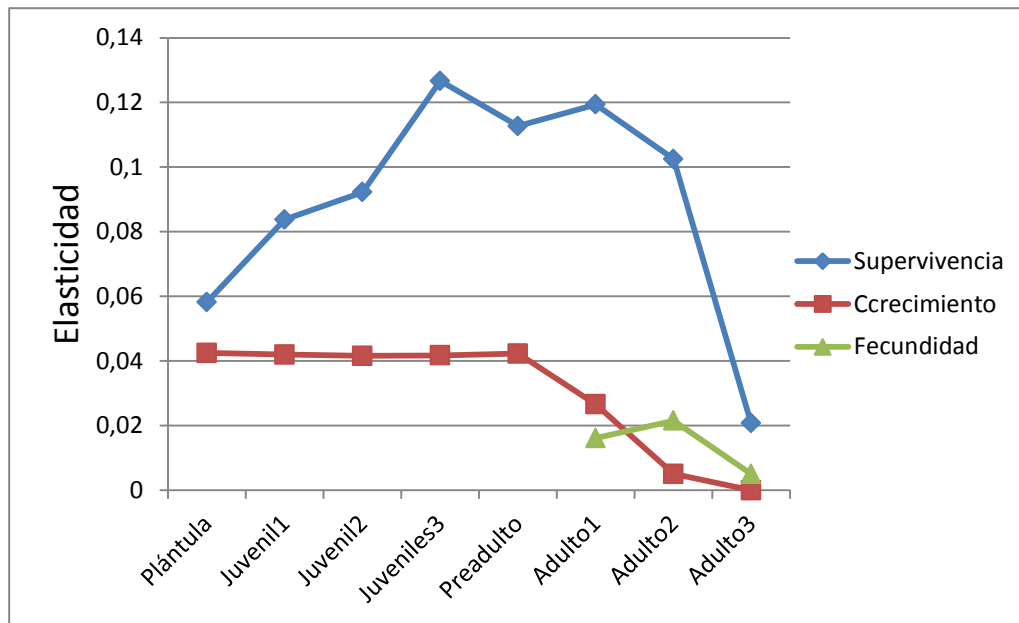


Figura 11. Elasticidad de λ a cambios en supervivencia, crecimiento y fecundidad de *N. reticulata*

Cuando se agruparon las elasticidades por estadio (figura 12), el mayor aporte a λ lo hizo la clase juvenil 3 (0.17) que comprende individuos entre 1 y 3,5 cm de DAP, el segundo estadio más importante en su orden fue adulto 1 (0.16) individuos entre 9-15 cm de DAP, por su parte el estadio de preadulto presentó también un valor importante (0.15), en conjunto estos 3 estadios acumularon casi la mitad de la elasticidad (0,48) y por esta razón son considerados claves en el mantenimiento de la población. Las clases juvenil 1 y 2 realizan también importantes contribuciones al crecimiento poblacional (0,26). Por su parte, las categorías 7 y 8 que comprenden los individuos reproductivos de mayor tamaño suman solo el (0,15) del total de la elasticidad.

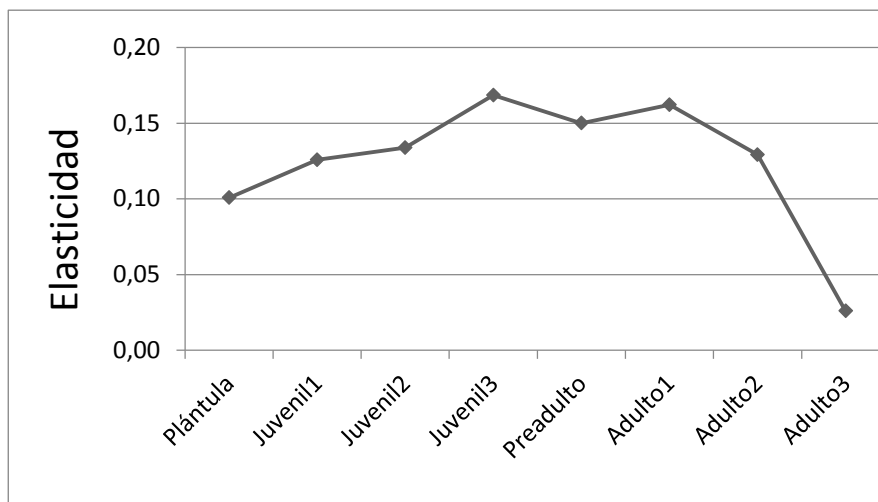


Figura 12. Elasticidad total para las categorías de una población de *N. reticulata*

10.5 SIMULACIONES DE APROVECHAMIENTO

Las simulaciones de aprovechamiento mostraron que las clases adultos 1 y adulto 2 pueden ser aprovechadas sin que el valor de λ descienda por debajo de 1 (tabla 6 y figura 13). Se observa que aun con intensidad de extracción del 100% la población sigue experimentando un alto crecimiento. Si se toma a λ como indicador de aprovechamiento sostenible se puede afirmar que la población puede soportar niveles de extracción muy altos. No obstante, esto debe ser considerado con precaución dado que una intensa tala selectiva podría afectar la estructura poblacional y a su vez comprometer procesos de regeneración natural, como una consecuencia de la reducción extrema de árboles semilleros.

En los escenarios de aprovechamiento se observa que la extracción de individuos de la clase adultos 2 fue la que ocasionó menor efecto en λ , con base en esto se

recomienda aprovechar preferiblemente individuos de esta clase, en vez de individuos de la clase adulto1, pues de acuerdo con los análisis de elasticidad, la categoría adulto 1 puede ser considerada como crítica para el mantenimiento de la población.

Tabla 6. Simulaciones de aprovechamiento de individuos de las clases adulto 1 y adulto 2 de una población de *N. reticulata* y su respuesta en el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ).

Intensidad de aprovechamiento (%)	λ		
	Adulto 1	Adulto 2	Adulto 1 y Adulto 2
10	1,185	1,186	1,176
20	1,171	1,176	1,153
30	1,153	1,173	1,131
40	1,142	1,168	1,116
50	1,131	1,164	1,104
60	1,121	1,160	1,094
70	1,111	1,158	1,085
80	1,094	1,157	1,075
90	1,081	1,155	1,069
100	1,064	1,153	1,064

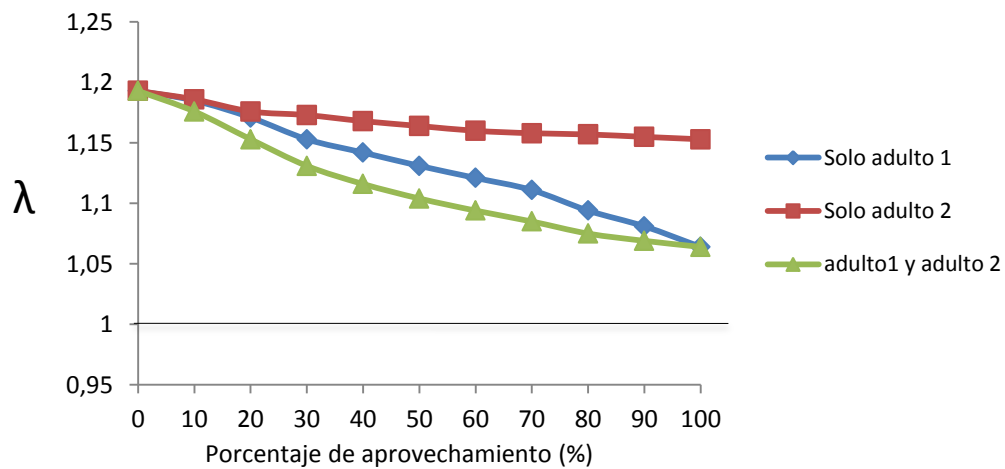


Figura 13. Cambio en la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de *N. reticulata* bajo diferentes intensidades de aprovechamiento

Para comparar los anteriores resultados se decidió realizar un cuarto escenario de aprovechamiento utilizando la clase preadulto, en la simulación se observa que cuando individuos de esta clase fueron aprovechados el valor de λ decreció a un ritmo más rápido (figura 14), al extraer el 100% de los individuos, la tasa de crecimiento poblacional descendió por debajo de 1, lo cual pone en evidencia que este estadio es clave para la persistencia de la población. Cabe aclarar que aunque en las simulaciones se plantearon niveles de aprovechamiento muy altos estos se realizaron solo con el fin de explorar el comportamiento de λ , ya que en la realidad el aprovechamiento del recurso forestal se hace de manera esporádica y con baja intensidad.

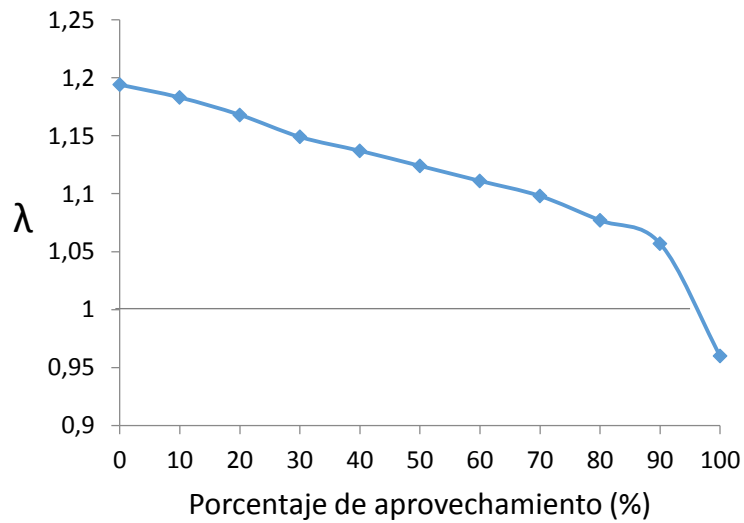


Figura 14. Decrecimiento en λ bajo diferente intensidad de aprovechamiento de individuos de la clase preadulto de una población de *N. reticulata*

11. DISCUSIÓN

11.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL

La estructura de tamaños en forma de “J” invertida presentada por *N. reticulata* corresponde a un típico comportamiento encontrado para miembros de la familia Lauraceae, que se caracterizan por una gran producción de semillas y plántulas, de las cuáles pocas alcanzan el estado adulto, a consecuencia de una alta mortalidad denso-dependiente (Martínez, 1985 en Cuevas *et al.* 2008). La estructura en forma de “J” invertida en general refleja altas tasas de reclutamiento y establecimiento de individuos pequeños, de los cuales un reducido número alcanza las clases adultas (Cuevas *et al.* 2008). Estructuras similares a las de este estudio fueron obtenidas para otras poblaciones de especies arbóreas, tales como *Nectandra rudis* (Cuevas *et al.* 2008), *Garcinia lucida* (Guedje *et al.* 2003), *Fagus grandifolia* (Batista *et al.* 1998), *Croton schedianus* Schltld., *Brosimum alicastrum* Sw. y *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn. Sm. (Martínez y Álvarez, 1995).

El predominio en la población de individuos de clases inferiores y adultos jóvenes, que, a su vez, contrastan con una muy baja o casi nula presencia de individuos de tallas diámétricas grandes (> 40 cm), permite afirmar que la población de *N. reticulata* es relativamente joven y que actualmente se encuentra en pleno desarrollo, esto suena lógico si se considera que el área de estudio se encuentra en zonas altamente perturbadas, en donde se están llevando a cabo procesos de reciente colonización vegetal. La alta proporción de individuos jóvenes dentro de la población sugiere una activa regeneración; lo cual reflejaría que los micrositios favorables para la germinación y el desarrollo de los individuos son abundantes (Martínez y Álvarez, 1995).

La acumulación de individuos en la clase juvenil 3 (figura 5) posiblemente está dada por un evento de reclutamiento en la historia reciente de la población, cabe resaltar que la mayoría de individuos pertenecientes a esta clase se encontraron en el relicto de bosque número 3, el cual se encuentra en una fase de sucesión vegetal temprana. Otra forma de explicar parte de la acumulación de individuos en esta categoría puede estar relacionada con el bajo crecimiento que se reportó en esta clase, es lógico pensar que individuos que exhiben tasas de crecimiento lentas tarden más tiempo en atravesar una categoría, lo que a su vez genera un estancamiento de individuos en la misma.

11.2 CRECIMIENTO, SOBREVIVENCIA Y REPRODUCCIÓN

La demografía de *N. reticulata* aparentemente está caracterizada por una alta variabilidad en las tasas de crecimiento, especialmente en las clases no reproductivas y en adultos pequeños. Tasas de crecimiento variables fueron

reportadas para poblaciones naturales de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Álvarez y Martínez, 1992), *Bertholletia excelsa* (Zuidema, 2000), *Garcinia lucida* (Guedje et al. 2003) y *Dicymbe altsonii* en parcelas perturbadas (Zagt y Boot, 1997). La variación en crecimiento entre individuos puede darse a consecuencia de un ambiente altamente heterogéneo. Según Zuidema (2000) la variabilidad en crecimiento se explica en parte por la variación en la disponibilidad de recursos lumínicos dentro del bosque. El hecho de que algunos individuos de la población hayan registrado un crecimiento en DAP por encima de los 1.5 cm alcanzado un punto máximo de 2.6 cm, sugiere que la especie presenta alto crecimiento en condiciones de luz. La plasticidad en crecimiento es considerada según Denslow (1987), como un importante rasgo para responder adecuadamente frente a un incremento en la disponibilidad de luz, lo cual es necesario en la competencia con otras plantas vecinas cuando un claro es formado en el bosque.

N. reticulata exhibió la más alta tasa de crecimiento en el estado preadulto, y a partir de este se presentó un decrecimiento en las categorías adultas. Resultados similares fueron reportados para *Cecropia obtusifolia* (Álvarez y Martínez, 1992), *Bertholletia excelsa* (Zuidema, 2000) y *Garcinia Lucida* (Guedje et al. 2003). Según Álvarez y Martínez (1992), la reducción en la tasa de crecimiento en las categorías adultas puede darse debido a un compromiso energético entre crecimiento y reproducción.

En cuanto a la sobrevivencia de individuos, se puede afirmar que la población presentó altas tasas de mortalidad en las categorías de menor tamaño y elevadas tasas de sobrevivencia en las clases mayores, este patrón es característico en poblaciones de árboles tropicales, especialmente en aquellas especies que son demandantes de luz (Martínez y Álvarez, 1995; Zuidema, 2000). Las principales causas de mortalidad reportadas en este estudio coinciden con las expuestas por Martínez y Álvarez, (1995), cabe resaltar que en lugares con alta intervención, la actividad humana puede jugar un papel importante en la mortalidad de individuos a lo largo de todo el ciclo de vida. El aumento en las tasas de supervivencia en las categorías mayores puede explicarse, debido a una disminución en intensidad de los daños físicos, o porque hay un aumento en la capacidad de las plantas grandes para contrarrestar daños. Así mismo, el riesgo de muerte tiende a disminuir a medida que los árboles crecen y acceden a mejores condiciones de luz (Martínez y Álvarez, 1995).

N. reticulata alcanza la madurez sexual muy tempranamente (9 cm DAP), según Álvarez y Martínez (1992) esta característica es propia de especies pioneras y constituye una ventaja en la colonización de nuevas áreas. La especie presenta una abundante producción de frutos lo cual es característico de la familia Lauraceae (Martínez, 1985, en Cuevas et al. 2008). Las semillas exhibieron una rápida germinación, que concuerda con lo dicho por Pinedo (2000), quien reportó que las semillas de la familia Lauraceae son recalcitrantes y se caracterizan por perder la viabilidad en corto tiempo, además necesitan buena humedad para

germinar. Esto último explica el por qué la germinación se dio durante la primera estación lluviosa que se presenta en la Meseta de Popayán (Marzo-Mayo) (CRC y WWF, 2006).

La tasa de germinación reportada en este estudio (53%) fue mayor a la encontrada en otras especies de la familia Lauraceae, por ejemplo Flores *et al.* (1985) registró una tasa de germinación del 30% para las especies *Nectandra globosa* (Aubl.) Mez, *Nectandra laurel* Klotzsch ex Nees y *Nectandra. Sinuata* Mez y *Ocotea cernua* (Nees) Mez (40%), así mismo, Pinedo (2000) reportó solo el 6% de germinación en una población de *N. globosa* en Colombia, mientras González (1991) registró una germinación del 23% con semillas frescas de *Nectandra membranacea* (Sw.) Griseb. El porcentaje de germinación en este estudio fue menor al reportado en *Licaria limbosa* (Ruiz & Pav.) Kosterm. (60%), *Ocotea veraguensis* (Meisn.) Mez (80%) (Flores *et al.* 1985), *Nectandra Hihua* (Ruiz & Pav.) Rowher (95%) (Ramírez y Sandoval, 2000), *Beilschmiedia sulcata* (Ruiz & Pav.) Kosterm. (95%) (Pinedo, 2000) y *Aniba perutilis* (60-100%) (Gómez y Toro, 2007).

Según los resultados de la prueba de germinación, aproximadamente la mitad de las semillas producidas durante la estación reproductiva da origen a plántulas, no obstante la alta tasa de mortalidad presentada por plántulas recién emergidas puede ser considerada como un filtro ambiental en el ciclo de vida de la especie. Altas tasas de mortalidad en plántulas durante el primer año fueron observadas en *Nectandra globosa*, *Persea caerulea* (Ruiz & Pav.) Mez y *Phoebe brenesii* Standl. (Flores *et al.* 1985).

Según Silvertown *et al.* (1996) la demografía de una especie está ligada a la posición que ocupa en la sucesión vegetal, y en este sentido la especie presenta características propias de una especie pionera. Se puede argumentar que la demografía de *N. reticulata* está caracterizada por una alta variabilidad en las tasas de crecimiento, altas tasas de mortalidad en individuos de clases menores, que contrastan a su vez con altas tasas de supervivencia en las categorías mayores, una madurez sexual temprana, abundante producción de semillas, ausencia de dormancia y una aceptable tasa de germinación. En conjunto todo esto puede ser considerado como ventajas para la dinámica poblacional de una especie que crece en ambientes impredecibles.

11. 3 MODELO MATRICIAL Y ELASTICIDAD

El valor presentado por la tasa de crecimiento poblacional en este estudio fue considerablemente más alto en comparación al obtenido para otras poblaciones de especies arbóreas. Esto se aleja del patrón general reportado para árboles y palmas, en donde mayormente se han encontrado valores de λ cercanos a la unidad (Silvertown *et al.* 1993; Zuidema, 2000). Altos valores de λ en poblaciones

de plantas han sido asociados con áreas perturbadas los cuales tienen mayor disponibilidad de luz (Silvertown *et al.* 1996; Rodríguez *et al.* 2005). Al igual que *N. reticulata* otras poblaciones arbóreas han sido reportadas experimentando un gran crecimiento, es el caso de *prunus serotina* en presencia de claros ($\lambda = 1.160$, Sebert *et al.* 2007), *Vochycia ferruginea* Mart. ($\lambda = 1.155$, Boucher y Mallona, 1997), *Dicymbe alstonii* en parcelas explotadas ($\lambda = 1.135$, Zagt y Boot, 1997) y *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze ($\lambda = 1.101$, Hoffmann, 1999).

El alto valor de λ parece confirmar que la población se encuentra en un periodo de fuerte proliferación, es importante mencionar que dicha tasa de crecimiento poblacional es específica para el periodo y el sitio de estudio. En este sentido Zagt y Boot (1997) explican que un alto valor en λ puede deberse a un periodo de transición demográfico de la especie, este puede ser el caso de especies que colonizan un área, y por consiguiente se espera que un alto valor en la tasa de crecimiento poblacional no sea sostenido indefinidamente. En este contexto λ es considerado como un elemento de medición de la población durante un periodo de rápida expansión (Zagt y Boot, 1997).

En algunas especies de árboles así como en *N. reticulata*, se ha encontrado que la estructura estable de la población (w) difiere significativamente de la estructura observada (Zagt y Boot, 1997), de acuerdo con Zuidema (2000), es frecuente observar este tipo de resultados en los modelos matriciales, lo cual puede atribuirse a que la estructura de la población se encuentra en constante cambio; por ejemplo a causa de la sucesión vegetal. Se espera entonces que una vez el sistema alcance su capacidad de carga y la fase de colonización cese, la distribución de individuos en las clases va a alcanzar una estructura similar a la observada en la estructura estable.

En *N. reticulata* se encontró el mismo patrón de otros estudios, en los cuales las categorías adultas concentraron los más altos valores reproductivos (Bernal, 1998; Silva *et al.* 2000; Castañeda, 2009). La mayor capacidad reproductiva en las clases adulto 2 y 3 posiblemente estén relacionadas a características tales como la altura y el tamaño de las copas de los árboles, estas características pueden garantizar un mejor acceso a los recursos lumínicos, lo cual hace que los individuos puedan hacer una mayor inversión de recursos en reproducción.

La alta contribución de los elementos de supervivencia (P) a la elasticidad total que se observó en *N. reticulata*, corresponde a un comportamiento típico de especies leñosas de larga vida (Silvertown *et al.* 1993; Silvertown *et al.* 1996; Zuidema, 2000). En poblaciones de plantas con ciclos de vida prolongados λ depende fuertemente de la supervivencia, debido a que el crecimiento de los individuos es lento y el tránsito de los organismos por todo el ciclo de vida toma mucho tiempo (Martínez y Álvarez, 1995). En este sentido, *N. reticulata* se puede identificar entonces con aquellas especies que invierten más recursos en persistir que en crecer o reproducirse (Silvertown *et al.* 1993).

El hecho de que en *N. reticulata* como en muchas otras especies predomine un parámetro demográfico sobre los otros, en este caso supervivencia (P), se debe a que en la naturaleza los organismos distribuyen sus recursos en los procesos de sobrevivir, crecer y reproducirse de manera diferencial (Lemos *et al.* 2005). De esta manera la asignación de recursos que hace un organismo a determinado proceso se hace a expensas de los otros dos; y en teoría, es el proceso de mayor predominancia el más relevante para la maximización del crecimiento poblacional.

Una gran contribución al crecimiento poblacional lo hicieron individuos de las clases intermedias (juveniles grandes, preadultos y adultos pequeños) (figura 10), lo cual parece ser frecuente en árboles y palmas (Piñero *et al.* 1984; Enright y Watson, 1991; Batista *et al.* 1998; Bernal 1998; Guedje *et al.* 2003; Navarro *et al.* 2011). Los resultados obtenidos para *N. reticulata* sugieren que las transiciones asociadas con las clases intermedias del ciclo de vida es donde recaen las más altas presiones de selección; esto parece estar en concordancia con lo expresado por Zagt y Boot (1997) que afirman que existe un patrón general para árboles, los cuales a menudo muestran más alta elasticidad en los primeros estadios reproductivos o en estadios adyacentes a estos.

11.4 SIMULACIONES DE APROVECHAMIENTO

Las simulaciones realizadas sugieren que hay buenas perspectivas para el aprovechamiento de árboles. Aunque la extracción de adultos 1 y 2 no causó gran sensibilidad en la tasa de crecimiento poblacional, se recomienda aprovechar preferiblemente individuos de las clases más grandes (adulto 2 y 3), puesto que fueron estas categorías las que presentaron los valores de elasticidad más bajos. Al observar la estructura poblacional actual (figura 5) se infiere que puede haber buena oferta del recurso maderero a largo plazo, dado que la población presenta actualmente una activa regeneración y no se observan clases diamétricas vacías, sugiriendo que hay buen reclutamiento de árboles. Cabe aclarar que en el caso específico de este estudio el aprovechamiento es viable debido a que la población se encuentra experimentando un alto crecimiento, tal vez en poblaciones que tienden a la estabilidad las perspectivas de aprovechamiento sostenible sean menores. Se ha argumentado que en especies abundantes puede haber mejores expectativas para el aprovechamiento, mientras especies raras o poblaciones de plantas con baja abundancia pueden ser más propensas a sobre-explotación (Zuidema, 2000).

Cabe resaltar que los resultados de las simulaciones que aquí se presentan son producto de simples exploraciones sobre el comportamiento de λ frente a diferentes regímenes de aprovechamiento, aunque aparentemente la población tolera un alto nivel de extracción de adultos no debe abusarse de esta interpretación. En este caso es importante considerar el contexto ambiental de la zona, ya que en la vereda Figueroa la cobertura natural está representada

solamente por el bosque de galería el cual está siendo sometido a fuertes presiones de extracción (Municipio de Popayán, 2000), y en este sentido un nivel de aprovechamiento muy alto podría contribuir con esta problemática.

12. CONCLUSIONES

- La estructura poblacional presentó muchos más individuos pequeños que grandes, lo cual es frecuente encontrarlo en poblaciones de especies arbóreas. La baja presencia de individuos con diámetro mayor a 40 cm sugiere que la población es relativamente joven y que actualmente se encuentra en pleno desarrollo.
- La población exhibió tasas de crecimiento en altura y diámetro muy variables, lo cual posiblemente esté relacionado con la heterogeneidad ambiental. La variación en crecimiento sugiere que la población puede responder favorablemente frente a la apertura de claros en el bosque. Al parecer, la clase preadulto exhibe la mayor tasa de crecimiento promedio en diámetro; sin embargo son requeridos periodos de medición más extensos para corroborar esta información.
- La población presentó alta mortalidad en los primeros estadios del ciclo de vida y elevadas tasas de supervivencia en las categorías superiores.
- *N. reticulata* se caracterizó por presentar una madurez sexual temprana, alta producción de frutos, ausencia de dormancia en semillas y una germinación cercana al 50%, estas características son consideradas como propias de una especie pionera y constituyen ventajas para la dinámica poblacional de la especie.
- La tasa de crecimiento poblacional (λ) fue de 1.193, lo que indica que la población se encuentra experimentando un alto crecimiento. La estructura observada en campo difirió significativamente de la estructura ideal o esperada. El análisis de elasticidad mostró que la supervivencia o permanencia de individuos es mucho más importante para λ , que el crecimiento y la reproducción; así mismo las categorías intermedias (juvenil 2, preadulto y adulto 1) contribuyeron importantemente a λ , y por tal motivo son consideradas claves en la dinámica poblacional.
- Las simulaciones mostraron que hay buenas perspectivas para el aprovechamiento de árboles, debido a que la tasa de crecimiento poblacional mostró poca sensibilidad a la extracción de individuos adultos. De acuerdo con los análisis de elasticidad se recomienda aprovechar preferiblemente individuos de las clases adulto 2 y adulto 3. Se recomienda hacer una interpretación cautelosa de los resultados de las simulaciones, dado que regímenes de extracción intensos podrían alterar las características estructurales de los relictos de bosque, comprometiendo así su persistencia en la zona.

13. RECOMENDACIONES

Hay que considerar que los resultados de este estudio son producto de un tiempo de observación muy corto, un año de muestreo representa un tiempo breve en estudios demográficos, lo cual puede limitar la exactitud de las predicciones y restringir el alcance de los resultados. Sin embargo se trata de un primer acercamiento diagnóstico de la población, por lo cual se hace necesario llevar a cabo estudios demográficos más extensos, de tal forma que se tenga en cuenta la variabilidad temporal.

Así mismo se recomienda realizar muestreos en diferentes poblaciones, puesto que cada una de ellas se enfrenta a condiciones ambientales particulares. Con la replicación de estudios en diferentes sitios se asegura la inclusión de la variabilidad espacial y de esta manera se podrían dar conceptos generalizados acerca de la dinámica poblacional de *N. reticulata* en la llamada Meseta de Popayán.

Se recomienda profundizar conocimientos sobre otros aspectos de la especie tales como los relacionados con su sistema reproductivo (mecanismos de autocompatibilidad y capacidad de auto fecundación), germinación y desarrollo de plántulas, patrones de sobrevivencia y crecimiento e interrelaciones ecológicas.

Es necesario adelantar estudios que permitan conocer la estructura genética de las poblaciones en diferentes fragmentos de bosque y generar códigos de barras de ADN, que proveen información útil para adelantar planes de conservación y manejo de poblaciones naturales. Así mismo se debe revisar el estatus de conservación de la especie a nivel local y regional.

Se recomienda llevar a cabo estudios poblacionales con otras especies forestales características de los bosques de la región, tal como el Roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.), Guayacán (*Lafoensia acuminata* Ruiz & Pav. DC.) y especies de la familia lauraceae, especialmente de los géneros *Nectandra* y *Ocotea*. Un conocimiento profundo sobre la dinámica poblacional de estas especies permitiría dar generalizaciones a cerca del comportamiento de especies forestales en bosques altamente perturbados, y de esta manera se podría aportar información valiosa para el manejo y conservación de dichas especies. Es claro que los estudios demográficos logísticamente son muy complejos, puesto que requieren una considerable inversión de recursos económicos, humanos y de tiempo, por tal motivo se necesita unir esfuerzos entre profesionales de áreas a fines a la ecología para lograr tal objetivo. La recopilación de una base de datos lo suficientemente robusta, permitiría un mejor entendimiento acerca de los patrones demográficos de las especies de plantas en la región.

14. BIBLIOGRAFÍA

ALCALDÍA MUNICIPAL DE POPAYÁN. Plan de Ordenamiento Territorial, 2013. Disponible en: <http://popayan.gov.co/ciudadanos/la-alcaldia/planeacion-gestion-y-control/plan-de-ordenamiento-territorial-pot>

ALVAREZ, Helena y MARTINEZ, Miguel. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree- an evaluation of the climax- pioneer paradigm for tropical rain forests. En: Journal of Ecology. 1992. no. 80, p. 275-290.

ANTE, William. Diversidad de la comunidad aviaria asociada a bosques relictuales de guadua (*Bambusa angustifolia*) en la meseta de Popayán, Cauca. Trabajo de grado en Ecología. Popayán: Fundación Universitaria de Popayán, Facultad de Ciencias Naturales. Programa de Ecología, 2002. 62 p.

AIZEN, Marcelo y FEINSINGER, Peter. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. En: Ecology. 1994. vol. 75, no. 2, p. 330-351.

APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants: APG III. En: Botanical Journal of the Linnean Society. 2009. no. 61, p. 105-121.

BATISTA, William., PLATT, William y MACCHIAVELLI, Raul. Demography of a shade- tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane -disturbed forest. En: Ecology. 1998. vol. 79, no.1, p. 38-53.

BEGON, Michael., MORTIMER, Martin y THOMPSON, David. Population ecology. An unified study of animals and plants. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1996. Citado por: Lemos, S., Rojas, I y Zúñiga, J. Guía para la conservación de fauna silvestre. México: Universidad Autónoma de México, 2005. 155 p.

BERNAL, Rodrigo. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemannii*, in Colombia and the impact of seed harvesting. En: Journal of Applied Ecology. 1998. no. 35, p. 64-74.

BOUCHER, Doug. y MALLONA, Maria. Recovery of the rain forest tree *Vochysia ferruginea* over 5 years following Hurricane Joan in Nicaragua: a preliminary population projection matrix. En: Forest Ecology and Management. 1997. no. 91, p. 195-204.

BRUM, Heloísa., NASCIMENTO, Henrrique., LAURANCE, William., ANDRADE, Ana. LAUREN, Susan y LUIZAO, Regina. Rainforest fragmentation and the demography of economically important palm *Oenocarpus bacaba* in central Amazonia. En: Plant Ecology. 2008. no.199, p. 209-215.

BRUNA, Emilio. Seed germination in rainforest fragment. En: Nature. 1999. no. 402, p. 139.

------. Are plant populations in fragmented in habitats recruitment limited? Test with an Amazonian herb. En: Ecology. 2003. vol. 84, no. 4, p. 932-947.

-----., FISKE, Ian y TRAGER, Matthew. Habitat fragmentation and plant populations: is what we know demographically irrelevant? En: Journal of Vegetation Science. 2009. no. 20, p. 569-576.

CASTAÑEDA, Edith. Parámetros demográficos de *Dioon spinulosum* Dyer & Eichler (Zamiaceae), en San Miguel Soyaltepec, Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias. Veracruz: Universidad de Veracruz, instituto de ecología, 2009. 129 p.

CASWELL, Hal. Prospective and retrospective perturbation analysis: Their roles in conservation biology. En: Ecology. 2000. vol. 81, no. 3, p. 619-627.

------. Matrix Population Model: Construction, Analysis and interpretation. Second edition. Massachusetts, USA: Sunderland Sinauer Associates, 2001. 772 p.

COCHRAN, Margaret y ELLNER, Stephen. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured population. En: Ecological Monographs. 1992. vol. 62, no. 3, p. 345-364.

CRC y WWF. Caracterización ambiental preliminar de los humedales de la meseta de Popayán y Puracé en el departamento del Cauca, 2006. Disponible en:

http://www.crc.gov.co/files/ConocimientoAmbiental/Informe_final_humedales_Agosto_2006.pdf

CROUSE, Deborah., CROWDER, Larry y CASWELL, Hal. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. En: Ecology. 1987. vol. 68, no. 5, p. 1412-1423.

CUEVAS, Ramón., GARCÍA, Edmundo., VÁSQUEZ, Antonio y NÚÑEZ, Nora. Estructura poblacional y relaciones ambientales del árbol tropical *Nectandra rudis* (Lauraceae), una especie rara en el occidente de México. En: Revista Biológica Tropical. 2008. Vol 56, no. 1, p. 247-256.

CVC y FUNAGUA. Planes de manejo para la conservación de 22 especies focales de plantas en el departamento del Valle del Cauca. Cali: Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca & Fundación Agua Viva, 2010. 308 p.

DE KROON, Hans., PLAISIER, Anton., GROENENDAEL, Jan y CASWELL Hal. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. En: Ecology. 1986. no. 67, p. 1427-1431.

-----., GROENENDAEL, Jan y EHRLÉN, Johan. Elasticities. A review of methods and model limitations. En: Ecology. 2000. vol. 81, no.3, p. 607-618.

DENSLOW, Julie. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. En: Annual review of Ecology and Systematics. 1987. no. 18, p. 431-451.

DOMÍNGUEZ, Felipe y VALCARCEL, Virginia. Introducción al análisis demográfico de *Vella pseudocytidus* Pau con Poop Tools. 2007. 19p.

ENRIGHT, Neal y WATSON, A. A matrix population model analysis for the tropical tree, *Araucaria cunninghami*. En: Australian Journal of Ecology. 1991. no. 16, p. 507-520.

ETTER, Andres y VAN WYNGAARDEN, Willem. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in Andean Region. En: Ambio. 2000. vol. 29, no. 29, p. 432-439.

FAGUA, Camilo. Caracterización y diseño de un plan de monitoreo para una población de *Aniba perutilis* Hemsley (Lauráceae), en el cañón del río Barbas. Instituto de Investigaciones de Recursos biológicos Alexander von Humboldt. 2005.

FLORES, Eugenia., FOURNIER, Luis y GARCÍA, Elmer. Morfología y demografía de la germinación en Lauráceas de Costa Rica. En: Revista de Biología Tropical. 1985. P. 163-170.

FRANCO, Mireille., GOLDEMBERG, Renato y RODRIGUES de MORAES, Pedro. O gênero *Nectandra* Rol. ex Rottb. (Lauraceae) no Estado do Paraná, Brasil. En: Act bot. Bras. 2009. vol. 23, no. 1, p. 22-35.

GARCÍA, Hernando., MORENO, Luz., LONDOÑO, Carolina y SOFRONY, Carolina. Estrategia Nacional para la conservación de plantas: actualización de los antecedentes normativos y políticos, y revisión de avances. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Red Nacional de Jardines Botánicos. Bogotá: Ediprint Ltda, 2010. 160 p.

Gentry, Alwyn. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). Washington: University Of Chicago Press, 1996. 462 p.

GHAZOUL, Jaboury y MCLEISH, Moray. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. En: Plant Ecology. 2001. no. 133, p. 335-345.

GIBSON, David. Methods in comparative plant population Ecology. 1 ed. New York: Oxford University Press, 2002. 344 p.

GÓMEZ, Martha y TORO, Juan. Manejo de las semillas y propagación de diez especies forestales del Bosque Andino. Boletín Técnico Biodiversidad No 1. Medellín: Corporación Autónoma Regional del centro de Antioquia, 2007.

GONZÁLEZ, Eugenio. Contenido de humedad y germinación de semillas de *Virola koschnyi* y *Nectandra membranacea*. En: Agronomía Costarricense. 1991. no. 15, p. 181-183.

GUEDJE, Nicole., LEJOLY, Jean., NKONGMENECK, Bernard y JONKERS, Wyb. Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forest. En: Forest Ecology and Management. 2003. no. 177, p. 231-241.

HARCOMBE, P. Tree Life Tables. En: Bioscience. 1987. vol. 37, no.8, p. 557-568.

HEPPELL, Selina., PFISTER, Cathy y De KROON, Hans. Elasticity analysis in population biology: methods and applications. En: Ecology. 2000. vol. 81, no.3, p. 605-606.

HOFFMANN, William. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. En: Ecology. 1999. vol. 80, no. 4, p. 1354-1369.

HOWE, H. Producción de frutos y actividad animal en dos árboles tropicales. Segunda Edición. Washington D.C: Smithsonian Institution Press, 1982. Citado por: ROZO, Carolina y PARRADO, Ángela. Primary diurnal seed dispersal of *Dacryodes chimantensis* and *Protium paniculatum* (Burseraceae) in a terra firme forest of the Colombian Amazon. En: Caldasia. 2004. vol. 26, no. 1, p. 111-124.

IPGRI (1988). The electronic seed storage behavior (ESSB) compendium. International Plant Genetic Resources Institute. On-line version: www.cgiar.org/ipgri

LEFKOVITCH, L. The study of population growth in organisms grouped by Stages. En: Biometrics. 1965. vol. 21, no. 1, p. 1-18.

LEMOS, S., ROJAS, I y ZÚÑIGA, J. Guía para la conservación de fauna silvestre. México: Universidad Autónoma de México, 2005. 155 p.

LEÓN, William. Y ESPINOZA, Narcisana. Estudio anatómico del leno de 18 especies del género *Nectandra* Rol. Ex Robttb. (Lauraceae). En: Revista Forestal Venezolana. 2001. vol. 45, no. 1, p. 33-44.

LOZANO, Fabio., Vargas, Ana., VARGAS, William., JIMÉNEZ, Elizabeth., MENDOZA, Javier., CAYCEDO, Paula., ARISTIZÁBAL, Sandra., RAMÍREZ,

Diana., MURILLO, Xatlí y RÍOS, Clara. Modelo de manejo sostenible de paisajes rurales para la conservación de la biodiversidad en la región andina colombiana. (Informe técnico). 2006. Disponible en: [http://filandia-quindio.gov.co/apc-aa-files/34373838333435393431666366353030/Conservaci n y uso sostenible de la biodiversidad en los andes Colombianos.pdf](http://filandia-quindio.gov.co/apc-aa-files/34373838333435393431666366353030/Conservaci%20n%20y%20uso%20sostenible%20de%20la%20biodiversidad%20en%20los%20andes%20Colombianos.pdf)

-----., VARGAS, Ana., ARISTIZÁBAL, Sandra., MENDOZA, Javier., VARGAS, William., RENJIFO, Luis., JIMÉNEZ, Elizabeth., CAYCEDO, Paula y RAMÍREZ, Diana. Planeación del paisaje rural: un aporte metodológico para la conservación de la biodiversidad. En: Herramientas de manejo para la conservación de biodiversidad en paisajes rurales. Bogotá: Alianza Ediprint Ltda- Guerra Editores, 2009. p. 15-27.

MADRIÑÁN, Santiago. 2010. Laboratorio de Botánica Sistemática. Universidad de los Andes. Base de Datos en Línea. Disponible en: <http://botanica.uniandes.edu.co/lauraceae>.

MARQUES, Carlos. importância econômica da família Lauraceae Lindl. En: Floresta e Ambiente. 2001. vol. 8, no. 1, p. 195-206.

MARTINEZ, Miguel. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. P. 191-240. En GOMEZ, A & DEL AMO, S (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Xalapa: Editorial Alambra Mexicana. Citado por: CUEVAS, Ramón., GARCÍA, Edmundo., VÁSQUEZ, Antonio y NÚÑEZ, Nora. Estructura poblacional y relaciones ambientales del árbol tropical *Nectandra rudis* (Lauraceae), una especie rara en el occidente de México. En: Revista Biológica Tropical. 2008. vol. 56, no. 1, p. 247-256.

----- y ÁLVAREZ, Elena. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. En: Boletín de la Sociedad Botánica de México. 1995. no. 56, p. 121-153.

MELO, Omar y VARGAS, Rafael. Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos. 1a edición. Ibagué: Impresiones Conde, 2002. 222 p.

NAVARRO, Jaime., GALEANO, Gloria y BERNAL, Rodrigo. Impact of leaf harvest on the population of *Lepidocaryum tenue*, an Amazonian understory palm used for thatching. En: Tropical Conservation Science. 2011. vol. 4, no.1, p. 25-38.

PEÑA, Marielos y ZUIDEMA, Pieter. Limitaciones demográficas para el aprovechamiento sostenible de *Euterpe precatoria* para producción de palmito en dos tipos de bosque de Bolivia. En: Ecología en Bolivia. 2000. no. 34, p. 7-25.

PINEDO, Mauricio. Contribución al conocimiento de la morfología de la semilla, la germinación y el desarrollo de las plántulas de *Beilschmiedia sulcata* (R. et. P) y *Nectandra globosa* (Aublet) Mez. (Lauraceae). Trabajo de grado Biología. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias. Departamento de Biología, 2000. 62 p.

PIÑERO, Daniel., MARTÍNEZ, Miguel y SARUKHAM, José. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitive analysis of its Finite Rate of Increase. En: Journal of Ecology. 1984. vol. 72, no. 3, p. 977-991.

POT, POPAYÁN. Plan de ordenamiento territorial. Documento técnico, Componente ambiental, 2000. Disponible en: http://popayan-cauca.gov.co/apc-aa-files/32366631656237666436366564333734/Microsoft Word_FINAL AMBIENT AL_1_1.pdf

PRIETO, A. (1994). Análisis estructural y florístico de la vegetación de la isla Mocagua, río Amazonas (Amazonia Colombiana). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia, citado por: RANGEL, Orlando., LOWY, Petter y AGUILAR, Mauricio. (Eds). (1997). Colombia diversidad biótica II. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, IDEAM, Universidad Nacional de Colombia. 436 p.

QUITETE, Rita., BRUNA, Emilio y MAES, Flavio. Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. En: Biodivers Conserv. 2010. no. 19, p. 2389-2402.

RAMIREZ, José y SANDOVAL Carlos. Producción y tratamiento de semillas de 20 especies maderables del bosque húmedo tropical en Honduras. 2000.

REYNEL, Carlos y MARCELO, Jorge. Árboles de los ecosistemas forestales andinos. Manual de identificación de especies. Lima: Serie investigación y sistematización N° 9. Programa regional ECOBONA- INTERCOOPERATION, 2009. 163p.

RICKLEFTS, Robert. Invitación a la ecología, la economía de la naturaleza. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana, 1998. 704 p.

RODRÍGUEZ, Susana., ORJUELA, María y GALEANO, Gloria. Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: An understory palm used as foliage in Colombia. En: Forest Ecology and Management. 2005. no. 211, p. 329-340.

ROHWER, Jens. Lauraceae: Nectandra. Flora Neotropica. Monograph 60. The New York Botanical Garden. New York, citado por: CVC & FUNAGUA. Planes de manejo para la conservación de 22 especies focales de plantas en el departamento del Valle del Cauca. Cali: Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca & Fundación Agua Viva, 2010. 308 p.

----- y KUBITZKI, K. Ecogeographical differentiation in *Nectandra* (Lauraceae), and its historical implications. En: Botanica Acta. 1993. no. 106, p. 88-99.

SEBERT, Emmanuelle., PACCAUT, Frédéric., CHABRERIE, Oliver., ENDELS, Patrick., GOUBET, Oliver y DECOCQ, Guillaume. Local population dynamics of an invasive tree species with a complex life- history cycle: A stochastic matrix model. En: Ecological modeling. 2007. no. 201, p.127-143.

SILVA, JUAN., TREVISAN, María., ESTRADA, Carlos y MONASTERIO, Maximina. Comparative demographic of two giant caulescents rosettes (*Speletia timotensis* y *S. spicata*) from the high tropical Andes. En: Global Ecology & Biogeography. 2000. no. 9, p. 403-413.

SIVERTOWN, Jonathan., FRANCO, Miguel., PISANTY, Irene y MENDOZA, Ana. Comparative plant demography relative importance of life- cycle components to the finite rate of increase of woody and herbaceous perennials. En: Journal of ecology. 1993. no. 81, p. 465-476.

-----., FRANCO, Miguel, y MENGES, Eric. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant population for conservation. En: Conservation Biology. Abril, 1996. vol.10, no.2, p. 591-597.

----- y CHARLESWORTH, Deborah [online]. Introduction to Plant Population Biology. Malden (USA): Blackwell Publishing Science Ltd, 2001. [Citado 30, julio, 2014]. Disponible en: <http://books.google.com.co/books?id=r4vM2->

[eafFwC&printsec=frontcover&dq=introduction+to+plant+population+biology+silvertown&hl=es&sa=X&ei=IUPpU_fSOZfMsQSRIIDIAg&ved=0CBkQ6AEwAA#v=onepage&q=introduction%20to%20plant%20population%20biology%20silvertown&f=false](http://www.scribd.com/doc/100000000/eafFwC&printsec=frontcover&dq=introduction+to+plant+population+biology+silvertown&hl=es&sa=X&ei=IUPpU_fSOZfMsQSRIIDIAg&ved=0CBkQ6AEwAA#v=onepage&q=introduction%20to%20plant%20population%20biology%20silvertown&f=false)

TABARELLI, Marcelo., CARDOSO, José y GASCON, Claude. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. En: Biodiversity and conservation. 2004. no. 13, p. 1419-1425.

The Plant List (2013). Version 1.1. Disponible en: <http://www.theplantlist.org>. Consultado 08 Abr 2016

TREMBLAY, Raymond y HUTCHINGS, Michael. Population dynamics in orchid conservation: a review of analytical methods based on the rare species *Lepanthes eltoroensis*. En: Orchid conservation. Sabah. Natural History Publications, 2002.p. 163-183.

Trópicos. Missouri Botanical Garden. Disponible en: <http://www.tropicos.org>. Consultado 10 Jun 2014

UMATA & ADMINISTRACIÓN MUNICIPAL DE DONMATÍAS. Diversidad vegetal en el municipio de Donmatías: Administración Municipal de Donmatías. 2006, 187 p.

VERGARA, Diana. *Nectandra turbacencis*. En: CVC & FUNAGUA. Planes de manejo para la conservación de 22 especies focales de plantas en el departamento del Valle del Cauca. Cali: Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca & Fundación Agua Viva, 2010. p. 129-140.

WERFF, Henk. A key to the genera of Lauraceae in the new world. En: Anals of the Missouri Botanical Garden. 1991. no. 78, p. 377-387.

----- . Lauraceae. En: Flora Mesoamericana. 2009. vol. 2, no. 1, p. 1-248.

----- y RICHTER, H. Toward and improved classification of Lauraceae. En: Annals of the Missouri Botanical Garden. 1996. no. 83, p. 409-418, citado por.

LEÓN, Williams y ESPINOZA, Narcisana. Estudio anatómico del leno de 18 especies del género *Nectandra* Rol Ex Rottb. En: Revista Forestal Venezolana. 2001. vol. 45, no.1, p. 33-44.

ZAGT, Roderick. Y BOOT, René. The response of tropical trees to logging: a cautions application of matrix models. En: Tree demography in the tropical rain forest of Guyana. Georgetown: Tropenbos- Guyana serie 3, 1997. p.167-214.

ZUIDEMA, Pieter. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Riberalta. Bolivia: Promab Scientific serie 2, 2000. 240 p.