

ESTRUCTURA, HETEROGENEIDAD DE ESTADIOS Y PATRÓN DE DISPERSIÓN ESPACIAL DE *DIOON HOLMGRENII* (ZAMIACEAE)

MARIO VALERIO VELASCO-GARCÍA^{1,5}, JUAN IGNACIO VALDEZ-HERNÁNDEZ¹,
CARLOS RAMÍREZ-HERRERA¹, MARÍA LUISA HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ², JAVIER LÓPEZ-UPTON¹,
LAURO LÓPEZ-MATA³ E HIGINIO LÓPEZ-SÁNCHEZ⁴

¹Postgrado en Ciencias Forestales Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Montecillo,
Estado de México, México

²Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido. Puerto Escondido, Oaxaca, México

³Postgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Montecillo, Estado de México, México

⁴Programa en Estrategias para el Desarrollo Agrícola Regional. Colegio de Postgraduados,
Campus Puebla. Santiago Momoxpan, Puebla, México

⁵Autor para correspondencia: taxodium01@hotmail.com

Resumen: El objetivo de este trabajo fue conocer la estructura, heterogeneidad de estadios y el patrón de dispersión espacial de diez poblaciones de *Dioon holmgrenii*, especie en peligro de extinción y endémica al sur de Oaxaca, con fines de conservación. Se establecieron once y nueve unidades de muestreo en sitios sin cambio aparente y con cambio de uso de suelo, respectivamente. Los individuos se clasificaron en reproductivos y no reproductivos, y en cada uno los estadios de desarrollo. La densidad promedio de individuos fue mayor en sitios sin cambio aparente que en sitios con cambio ($782 \text{ vs. } 353 \text{ plantas ha}^{-1}$). En sitios sin cambio aparente se determinó alta proporción de plántulas y adultos, y escasos juveniles y pre-reproductivos; en sitios con cambio se encontró alto porcentaje de adultos, baja proporción de plántulas, juveniles y pre-reproductivos. La heterogeneidad de estadios fue mayor en sitios sin cambio aparente que sitios con cambio ($H' = 1.57 \text{ vs. } 1.38, P = 0.048$). La semejanza dentro de sitios sin cambio aparente ($I_{M_H} = 0.93, IS_{ct} = 0.81$) y dentro de los sitios con cambio ($I_{M_H} = 0.83, IS_{ct} = 0.61$) fue mayor que entre ambas condiciones ($I_{M_H} = 0.70, IS_{ct} = 0.53$). El patrón de dispersión espacial de los individuos fue principalmente agregada (65 %). Los individuos reproductivos y no reproductivos se distribuyeron en agregados en 12 y 14 de 20 unidades de muestreo, respectivamente. Los resultados muestran que la agricultura y el pastoreo afectan en la estructura, heterogeneidad de estadios y dispersión espacial; esto debe considerarse en el manejo futuro de las poblaciones.

Palabras clave: agentes de perturbación, cambio de uso de suelo, densidad, índice de Shannon, semejanza, Ripley.

Abstract: The aims of this research were to determine the structure, heterogeneity of stages, and spatial dispersion pattern of ten populations of *Dioon holmgrenii*, an endangered species endemic to southern Oaxaca, for conservation purpose. Eleven and nine sampling units were established in conditions without apparent land use change and change in land use, respectively. The developed stages were identified in non-reproductive and reproductive plants, and inside each of them the development stages. The average density of individuals was higher in conditions without apparent land use change ($782 \text{ plants ha}^{-1}$) than in change in land use ($353 \text{ plants ha}^{-1}$). High percentage of seedlings and adults was occurring in conditions without apparent land use, and low pre-reproductive and juveniles; however, high percentage of adults and low percentage of seedlings, saplings and pre-reproductive were found in condition change in land use. The heterogeneity of stages was higher ($P = 0.048$) under conditions without apparent land use change ($H' = 1.57$) than with change in land use ($H' = 1.38$). The similarity was higher in conditions without apparent land use change ($I_{M_H} = 0.93, IS_{ct} = 0.81$) and within change in land use ($I_{M_H} = 0.83, IS_{ct} = 0.61$) than among both conditions ($I_{M_H} = 0.70, IS_{ct} = 0.53$). The spatial dispersion pattern of individuals was primarily aggregate (65 %). Reproductive and non-reproductive individuals were distributed in aggregates 12 and 14 out of 20 sampling units, respectively. The results show that agriculture and grazing affect the structure, heterogeneity of stages and the spatial dispersion pattern; so these should be considered in the future management of populations.

Key words: density, land use change, perturbation agents, Shannon index, similarity, Ripley.

D*ioon holmgrenii* De Luca, Sabato & Vázq.Torres, pertenece al orden Cycadales el cual se originó en el periodo pérmino o en el carbonífero, hace 280 a 325 millones de años (Donaldson, 2003). El orden Cycadales tiene 301 especies, agrupadas en diez géneros y dos familias (Cycadaceae y Zamiaceae), las cuales se distribuyen en zonas tropicales, subtropicales y templadas del mundo (Pérez-Farrera y Vovides, 2006; Christenhusz *et al.*, 2011; Osborne *et al.*, 2012). Muchas especies son endémicas, raras y de distribución restringida (Donaldson, 2003) y 82 % de ellas están amenazadas por la destrucción del hábitat y la extracción ilegal (Donaldson, 2003).

México es centro de diversidad de Cycadales neotropicales con 54 especies de los géneros *Ceratozamia* Brongn., *Dioon* Lindl. y *Zamia* L. correspondientes a Zamiaceae (Vovides e Iglesias, 1994; Osborne *et al.*, 2012; Nicolalde-Morejón *et al.*, 2014), de las cuales 88.9 % son endémicas, aunque todas están amenazadas o en peligro de extinción por la destrucción de su hábitat (Vovides e Iglesias, 1994; Nicolalde-Morejón *et al.*, 2014). Oaxaca y Veracruz son los estados con mayor diversidad de especies de Zamiaceae (Osborne *et al.*, 2012; Chemnick, 2013); el primero cuenta con mayor número de endemismos (Nicolalde-Morejón *et al.*, 2014). Siete de 13 especies mexicanas del género *Dioon* se distribuyen en el estado de Oaxaca (Nicolalde-Morejón *et al.*, 2014). *Dioon holmgrenii* es endémica del flanco externo de la Sierra Madre del Sur, del estado de Oaxaca, con 13 poblaciones que cubren una superficie estimada de 3,677 ha (De Luca *et al.*, 1981; Vovides y Nicolalde-Morejón, 2010; Velasco-García *et al.*, 2011). La situación de esta especie es crítica, debido a la fragmentación de su hábitat para la agricultura y el pastoreo (Chemnick *et al.*, 2010; Vovides y Nicolalde-Morejón, 2010); aproximadamente el 80 % de la superficie tiene algún grado de perturbación (Velasco-García *et al.*, 2011) y su diversidad genética es baja (González-Astorga *et al.*, 2008), por lo que esta especie está listada en el apéndice II de CITES (CITES, 2013), NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) y en la lista roja de la UICN (Chemnick *et al.*, 2010).

A pesar de la situación de *Dioon holmgrenii*, no existen actualmente planes de manejo para su conservación (Vovides y Nicolalde-Morejón, 2010), ni hay información sobre su estructura, heterogeneidad y distribución horizontal. Asimismo, la relación entre las perturbaciones antropógenas y los parámetros poblacionales no se han estudiado en las poblaciones de *D. holmgrenii*, pero es de suponer que las perturbaciones debidas a actividades humanas modifican los parámetros poblacionales de *D. holmgrenii*. Por esta razón, el objetivo fue conocer la estructura poblacional, heterogeneidad de estadios y el patrón de dispersión espacial de *D. holmgrenii* en sitios sin cambio aparente de uso de suelo (SCUS) y con cambio de uso de suelo (CCUS) con diferentes grados de perturbación. Lo anterior para que sirva de base para generar, en el futuro, planes de conservación

para la especie. Las hipótesis planteadas fueron: (1) tanto la densidad poblacional como los atributos estructurales y estructuras poblacionales son significativamente diferentes en los sitios SCUS y CCUS, (2) existen diferencias significativas en la heterogeneidad de estadios entre los grados de perturbación en sitios SCUS y CCUS y (3) la dispersión espacial de los individuos de *D. holmgrenii* se ve afectada también por las perturbaciones presentes en sitios SCUS y CCUS de las unidades de muestreo.

Materiales y métodos

Muestreo y medición de variables. El muestreo se realizó en 10 poblaciones de *Dioon holmgrenii*, distribuidas en las provincias fisiográficas Sierra Madre del Sur y Planicie Costera del Pacífico (Figura 1). En cada población se ubicaron dos unidades de muestreo (UM) de 50 × 50 m, una en un sitio sin cambio aparente de uso de suelo (SCUS) y otra en un sitio con cambio de uso de suelo (CCUS), salvo que en la población Cerro Caballo las dos UM se establecieron en sitios SCUS debido a que en esta población no hay deforestación.

Se identificaron cinco agentes de perturbación (incendio, pastoreo, huracán, extracción de leña y extracción de hojas de *Dioon holmgrenii*) en las UM SCUS. La severidad (Turner, 2010) de estos se evaluó cualitativamente (1 = nula, 2 = baja, 3 = media y 4 = alta). Para agrupar las UM SCUS por sus grados de perturbación se realizó un análisis de conglomerados, con base en la distancia euclíadiana y el método de agrupación jerárquica de varianza mínima de Ward, seguido de un análisis discriminante mediante el método K-medias, usando el programa estadístico SAS (SAS Institute, 2002).

Ambos análisis permitieron agrupar a las UM SCUS en tres grados de perturbación: SCUS 1, 2 y 3. En SCUS 1 (San Bartolomé UM1, Cerro Caballo UM1) sólo se observaron algunos árboles caídos por efecto de huracán Carlotta del 15 de junio de 2012; SCUS 2 (Río Leche UM1, La Lima UM1, Ocotlán UM1, Llano de León UM1, Cieneguilla UM1, Cerro Caballo UM2) con incidencia baja o media de incendios, pastoreo y extracción de leña; y SCUS 3 (Rancho Viejo UM1, Rancho el Limón UM1, Cerro Antiguo UM1) con alta incidencia de todos agentes de perturbación, incluida la extracción de hojas en Rancho Viejo.

Las UM CCUS, de acuerdo a su uso actual, se agruparon en tres grados de perturbación: CCUS 1, 2 y 3. En CCUS 1 (La Lima UM2 y Cieneguilla UM 2) se cultiva maíz de temporal mediante el sistema roza-tumba-quema; en CCUS 2 (Ocotlán UM 2, Rancho Viejo UM 2, Rancho El Limón UM 2, Llano de León UM) se realiza pastoreo intensivo de ganado bovino; y CCUS 3 (Río Leche UM 2, Cerro Antiguo UM 2, San Bartolomé UM2) son áreas en recuperación, con tres a cinco años sin agricultura o ganadería. La estructura, heterogeneidad de estadios y el patrón de dispersión espacial se analizaron por grados de perturbación.

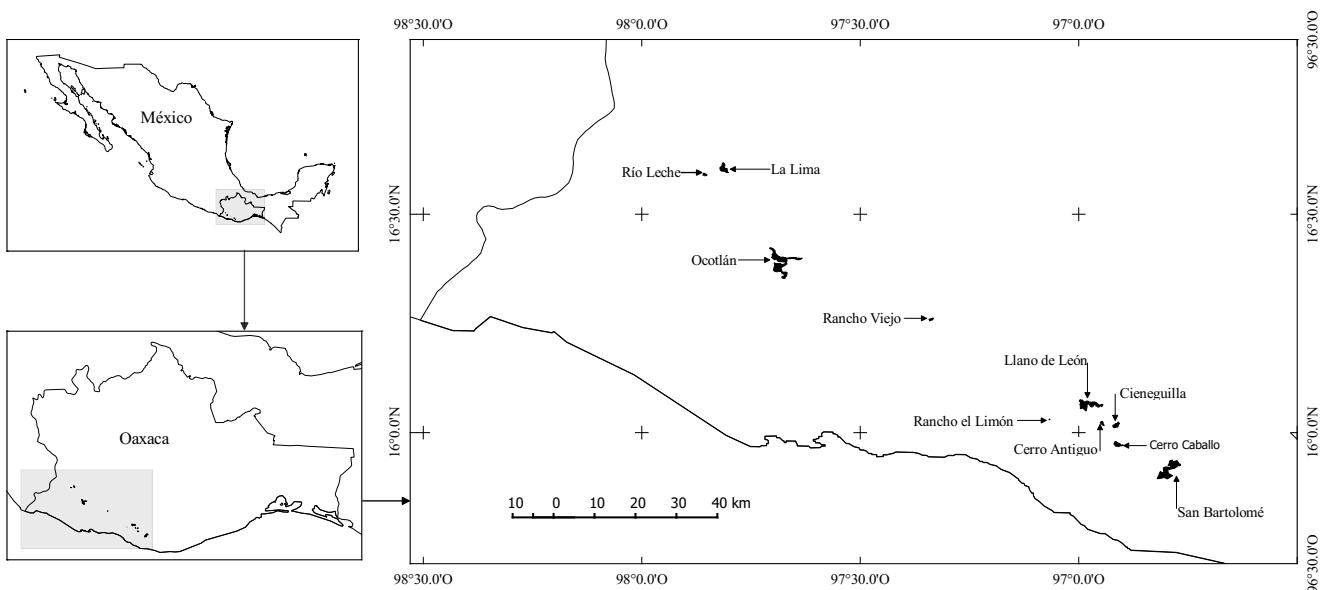


Figura 1. Ubicación de las 10 poblaciones de *Dioon holmgrenii* estudiadas en el sur de Oaxaca, México.

Las plantas de *Dioon holmgrenii* se enumeraron y cada individuo se ubicó mediante sus coordenadas cartesianas (X, Y) en las UM. El diámetro basal (DB), área basal (AB), altura de tallo (At), diámetro de copa promedio (DC) y el número de hojas (NH) se registraron para cada individuo en las UM. El área de copa (AC) de los estadios adultos y pre-reproductivos se determinó con la ecuación del área de la circunferencia, mientras que para los individuos juveniles y las plántulas se obtuvo con la ecuación del área de la elipse. La cobertura de copas (CC) en cada UM se obtuvo mediante la suma de las AC de todos los individuos. La densidad, AB y CC se transformó para una superficie de una ha y se obtuvo el promedio para cada grado de perturbación.

Estructura poblacional. Los individuos de *Dioon holmgrenii*, se clasificaron en reproductivos y no reproductivos (At <10 cm) para el estudio de la estructura; los primeros se definieron por la altura mínima con estróbilo (10 cm). Ambos se subclasiﬁcaron en estadios de desarrollo con base en la altura de tallo (At) y otras características (modificado de Lázaro-Zermeño *et al.*, 2011). Los estadios no reproductivos fueron: plántula (At < a 2.5 cm, o esclerotesta unida a ellas y de una a dos hojas), juvenil 1 (At de 2.5 a 5.0 cm, tres o cuatro hojas), juvenil 2 (At de 5.0 a 7.5 cm, cinco o más hojas, copa no circular) y pre-reproductivos (At de 7.5 a 9.9 cm, varias hojas, copa circular). Los estadios reproductivos fueron: adultos 1 (At de 0.1 a 1.0 m), adultos 2 (At de 1.0 a 2.0 m), adultos 3 (At de 2.0 a 3.0 m) y adultos 4 (At > 3.0 m).

El supuesto de normalidad de las variables se examinó con la prueba de Shapiro-Wilks. Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) y comparaciones de medias de Tukey para las variables (densidad, AB, CC) que cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

Se realizaron pruebas no paramétricas de varianza y comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis para las variables (DB, At, DC, AC, NH) que no cumplieron con el supuesto de normalidad.

La frecuencia absoluta y relativa por estadios se obtuvo para cada grado de perturbación. La curva de estructura poblacional se determinó con la frecuencia relativa. La estructura poblacional entre los grados de perturbación se comparó con la prueba de χ^2 . Los índices de valor de importancia (IVI = densidad relativa + dominancia relativa + frecuencia relativa; Curtis y McIntosh, 1951) y valor forestal (IVF = DB relativo + At relativa + CC relativa; Corella-Justavino *et al.*, 2001) se calcularon considerando a los estadios como elementos diferenciados de la población en cada grado de perturbación. Las diferencias de IVI e IVF entre estadios se obtuvieron con las pruebas y comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis con el programa InfoStat versión 2013 (Di Rienzo *et al.*, 2013).

Heterogeneidad y semejanza de estadios. La heterogeneidad (Peet, 1974) de estadios se determinó con el índice de Shannon (H') y también se obtuvieron la varianza de H' y la uniformidad (Magurran, 1988, 2004). Las diferencias de la heterogeneidad de estadios entre los grados de perturbación se determinaron con la prueba de t de Hutcheson modificado (Magurran, 1988; Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández, 2003). La semejanza de estadios entre los grados de perturbación se determinó con los coeficiente de Morisita-Horn (I_{M-H}) y cuantitativo de Sørensen (IS_{ct}) (Magurran, 1988).

Patrón de dispersión espacial. El patrón espacial de dispersión espacial univariado de los individuos de *Dioon hol-*

mgrenii se analizó en cada UM usando la transformación $L_{(t)}$ de la función $K_{(t)}$ (Besag, 1977; Ripley, 1977). La significancia ($P \leq 0.01$) de la función $L_{(t)}$ se determinó con simulaciones de Monte Carlo (Besag, 1977; Besag y Diggle, 1977; Marriott, 1979). La función $K_{(t)}$ y las simulaciones de Monte Carlo se obtuvieron usando el programa TOOL-BOX (Fisher, 2000). El análisis del patrón de dispersión espacial se complementó con el índice I_d de Morisita (Morisita, 1959).

Resultados

Estructura poblacional. La densidad promedio fue de 589 ± 365 ind. ha^{-1} , de los cuales 250 ± 156 fueron reproductivos y 339 ± 249 no reproductivos. La densidad promedio varió de 489 a 1,000 plantas ha^{-1} en sitios SCUS y de 229 a 532 en sitios CCUS (Figura 2).

No se rechaza la hipótesis de diferencias en densidad, atributos estructurales y estructuras poblacionales entre las UM con diferentes grados de perturbación. La densidad de individuos reproductivos de *Dioon holmgrenii* no fue significativamente diferente ($P = 0.107$) entre los grados de perturbación; sin embargo, la densidad de plantas no reproductivas fue significativamente ($P = 0.033$) menor en sitios CCUS. Para individuos reproductivos y no reproductivos se encontraron diferencias significativas entre los grados de perturbación en todos los atributos estructurales ($P \leq 0.034$) excepto en área basal ($P \geq 0.293$), cobertura de copa ($P \leq 0.176$), así como el número de hojas ($P \geq 0.999$) en individuos no reproductivos (Tabla 1). Las estructuras poblacionales fueron estadísticamente diferentes ($P \leq 0.044$) entre todos los grados de perturbación, excepto entre SCUS 2 y 3

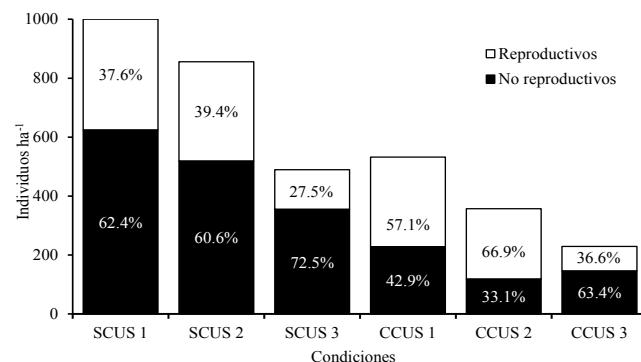


Figura 2. Densidad de individuos de *Dioon holmgrenii* por grados de perturbación en sitios sin cambio aparente de uso de suelo (SCUS) y con cambio de uso de suelo (CCUS) en el sur de Oaxaca, México.

($P = 0.115$) (Figura 3). Se encontraron diferencias significativas en IVI ($P \leq 0.034$) y el IVF ($P \leq 0.046$) entre estadios en todos los grados de perturbación, excepto en CCUS 1 ($P \geq 0.121$) para ambos índices y en CCUS 3 ($P = 0.150$) para el IVF (Tabla 2).

Heterogeneidad y semejanza de estadios. No se rechaza la hipótesis de diferente heterogeneidad de estadios entre UM con diferentes grados de perturbación. La heterogeneidad de estadios fue significativamente mayor ($P \leq 0.038$) en los sitios SCUC 1 ($H' = 1.60$), 2 ($H' = 1.56$) y 3 ($H' = 1.77$) que en CCUS 1 ($H' = 1.35$) y 2 ($H' = 1.31$) (Tabla 3). No se encontraron diferencias significativas ($P \geq 0.101$) entre los tres grados de perturbación SCUS con CCUS 3 ($H' = 1.48$), quizás debido a que la uniformidad de ésta fue mayor (0.90) que en el resto de los grados de perturbación (SCUS

Tabla 1. Atributos estructurales de *Dioon holmgrenii* por grados de perturbación en sitios sin (SCUS) y con cambio de uso de suelo (CCUS), considerando por separado individuos reproductivos y no reproductivos. Medias por individuo: DB = diámetro basal (cm), At = Altura de tallo (m), DC = diámetro de copa (cm), AC = Área de copa (m^2), NH = número de hojas. Medias ha^{-1} : De = densidad (individuos), AB = Área basal (m^2), CC = Cobertura de copa (m^2). †Medias con distinta letra en la misma columna son estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$).

Grado de perturbación	DB	At	DC	AC	NH	De	AB	CC
Individuos reproductivos (altura de tallo ≥ 0.10 m)								
SCUS 1	19.23 ^{c†}	0.89 ^a	1.64 ^a	2.46 ^a	18.44 ^c	376 ^a	12.08 ^a	796.17 ^a
SCUS 2	19.21 ^c	0.78 ^{ab}	1.73 ^a	2.68 ^a	17.66 ^c	337 ^a	10.73 ^a	867.35 ^a
SCUS 3	21.09 ^{ab}	0.89 ^a	1.71 ^a	2.61 ^a	23.38 ^b	135 ^a	5.21 ^a	330.66 ^a
CCUS 1	19.59 ^{bc}	0.40 ^c	1.07 ^c	1.09 ^c	18.10 ^c	304 ^a	9.92 ^a	290.49 ^a
CCUS 2	21.03 ^{ab}	0.74 ^b	1.49 ^b	2.08 ^b	28.91 ^b	239 ^a	9.32 ^a	469.14 ^a
CCUS 3	22.33 ^a	0.77 ^{ab}	1.74 ^a	2.73 ^a	37.87 ^a	84 ^a	3.57 ^a	214.99 ^a
Individuos no reproductivos (altura de tallo < 0.10 m)								
SCUS 1	2.79 ^d	0.04 ^{bc}	0.15 ^d	0.05 ^d	1.40 ^a	624 ^a	0.61 ^a	29.22 ^a
SCUS 2	3.03 ^d	0.04 ^{bc}	0.21 ^b	0.10 ^b	1.60 ^a	519 ^a	0.64 ^a	52.38 ^a
SCUS 3	2.30 ^e	0.03 ^c	0.14 ^c	0.04 ^c	1.28 ^a	355 ^{ab}	0.21 ^a	13.68 ^a
CCUS 1	3.97 ^c	0.04 ^b	0.23 ^b	0.08 ^b	2.67 ^a	228 ^{ab}	0.43 ^a	17.63 ^a
CCUS 2	5.53 ^b	0.06 ^a	0.51 ^a	0.35 ^a	4.58 ^a	118 ^b	0.39 ^a	39.15 ^a
CCUS 3	6.38 ^a	0.07 ^a	0.58 ^a	0.43 ^a	6.22 ^a	145 ^b	0.60 ^a	62.00 ^a

Tabla 2. Índice de valor de importancia (IVI) e índice de valor forestal (IVF) de los estadios de *Dioon holmgrenii* en sitios sin cambio aparente de uso de suelo (SCUS) y con cambio de uso de suelo (CCUS). Estadios: Pl = plántula, J1 = Juvenil 1, J2 = juvenil 2, Pr = pre-reproductivos, A1 = adultos 1, A2 = adultos 2, A3 = adultos 3, A4 = adultos 4). ^aMedias con distinta letra en la misma columna son estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$).

Estadios	SCUS 1		SCUS 2		SCUS 3		CCUS 1		CCUS 2		CCUS 3	
	IVI	IVF	IVI	IVF	IVI	IVF	IVI	IVF	IVI	IVF	IVI	IVF
Pl	55.4 ^{ab†}	8.9 ^b	50.8 ^a	8.7 ^c	62.7 ^a	11.4 ^{bcd}	39.1 ^a	3.5 ^a	10.1 ^{cd}	0.6 ^b	18.5 ^b	4.8 ^a
J1	27.4 ^{ab}	5.3 ^b	42.1 ^{ab}	10.6 ^c	36.7 ^{abc}	9.6 ^{bc}	25.3 ^a	6.1 ^a	14.2 ^{cd}	3.0 ^b	20.1 ^b	3.5 ^a
J2	25.3 ^{ab}	7.3 ^b	18.1 ^{bc}	5.8 ^c	16.8 ^{bc}	4.2 ^d	28.1 ^a	11.0 ^a	10.4 ^{cd}	2.1 ^b	66.4 ^{ab}	28.5 ^a
Pr	17.7 ^b	8.3 ^b	16.6 ^c	8.9 ^c	13.6 ^c	6.9 ^{bc}	20.5 ^a	11.5 ^a	33.3 ^{abc}	15.7 ^{ab}	65.8 ^{ab}	53.6 ^a
A1	94.3 ^a	127.5 ^a	100.8 ^a	141.0 ^a	93.8 ^a	130.7 ^a	165.3 ^a	231.2 ^a	147.2 ^a	153.4 ^a	105.1 ^a	113.9 ^a
A2	37.0 ^{ab}	63.0 ^a	44.4 ^a	75.2 ^{ab}	44.7 ^{ab}	81.1 ^{ab}	21.7 ^a	36.7 ^a	61.8 ^{ab}	87.7 ^a	11.7 ^b	76.0 ^a
A3	25.9 ^{ab}	48.5 ^a	16.7 ^c	28.1 ^{bc}	20.6 ^{bc}	33.2 ^{abc}			17.2 ^{bcd}	27.0 ^{ab}	12.4 ^b	19.7 ^a
A4	17.0 ^b	31.2 ^a	10.5 ^c	21.7 ^{bc}	11.1 ^{bc}	22.9 ^{bcd}			5.8 ^d	10.5 ^b		
Total	300.0	300.0	300.0	300.0	300.0	300.0	300.0	300.0	300.0	300.0	300.0	300.0

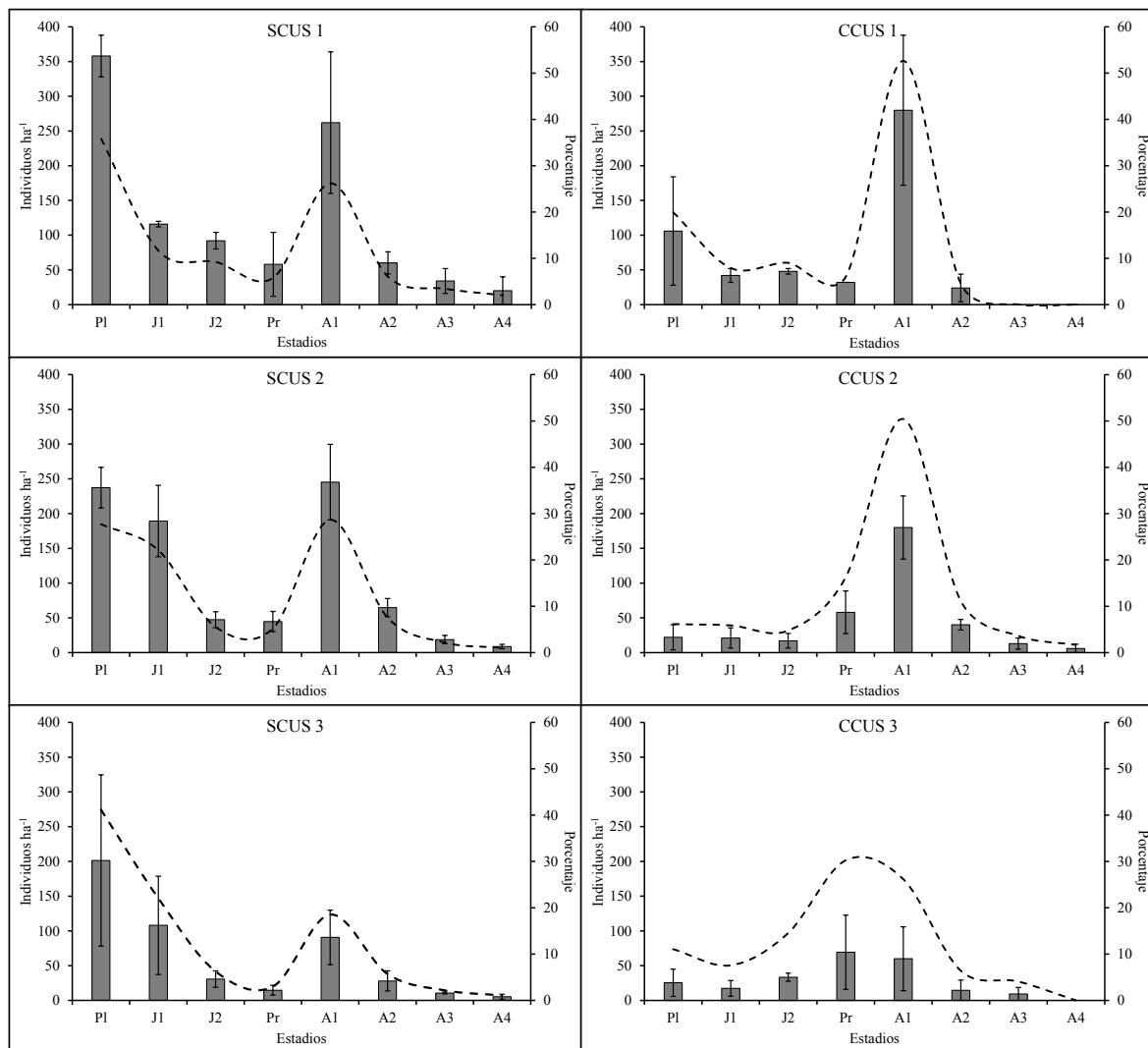


Figura 3. Densidad promedio (barras, escala izquierda) y curva de estructura poblacional (líneas punteadas, escala derecha) por estadios (Pl = plántula, J1 = juvenil 1, J2 = juvenil 2, Pr = pre-reproductivos, A1 = adultos 1, A2 = adultos 2, A3 = adultos 3, A4 = adultos 4) de *Dioon holmgrenii* en sitios sin cambio aparente de uso de suelo (SCUS 1, 2, y 3) y con cambio de uso de suelo (CCUS 1, 2 y 3).

Tabla 3. Indicadores de significancia del índice de heterogeneidad H' y los coeficientes de semejanza (I_{M-H} : Morisita-Horn, IS_{ct} : Sørensen cuantitativo) de estadios de *Dioon holmgrenii*. SCUS = sin cambio aparente de uso de suelo, CCUS = con cambio aparente de uso de suelo. *Valor t de tablas con grados de libertad infinito: $\alpha 0.01 = 2.236$ y $\alpha 0.05 = 1.645$.

Grados de perturbación comparados		t calculada*	Significación de la heterogeneidad H'	gl	probabilidad	I_{M-H}	Semejanza IS_{ct}
SCUS 1	SCUS 2	0.507	1,629.623		0.306	0.944	0.909
SCUS 1	SCUS 3	0.293	575.499		0.385	0.945	0.605
SCUS 1	CCUS 1	2.759	470.630		0.003	0.826	0.671
SCUS 1	CCUS 2	2.298	478.796		0.011	0.689	0.526
SCUS 1	CCUS 3	1.271	309.750		0.102	0.708	0.355
SCUS 2	SCUS 3	0.076	690.805		0.470	0.897	0.931
SCUS 2	CCUS 1	2.231	587.493		0.013	0.863	0.793
SCUS 2	CCUS 2	1.945	537.204		0.026	0.754	0.637
SCUS 2	CCUS 3	0.820	383.246		0.206	0.701	0.431
SCUS 3	CCUS 1	1.882	632.580		0.030	0.655	0.536
SCUS 3	CCUS 2	1.772	672.934		0.038	0.497	0.436
SCUS 3	CCUS 3	0.735	506.487		0.231	0.573	0.412
CCUS 1	CCUS 2	1.224	589.382		0.111	0.940	0.666
CCUS 1	CCUS 3	1.224	416.244		0.111	0.738	0.480
CCUS 2	CCUS 3	1.228	528.618		0.110	0.817	0.688

1 = 0.80, SCUS 2 = 0.77, SCUS 3 = 0.79, CCUS 1 = 0.754 y CCUS 2 = 0.73). La semejanza promedio dentro de los sitios SCUS ($I_{M-H} = 0.93$, $IS_{ct} = 0.81$) y dentro de los CCUS ($I_{M-H} = 0.83$, $IS_{ct} = 0.61$) fue mayor que entre SCUS y CCUS ($I_{M-H} = 0.70$, $IS_{ct} = 0.53$).

Patrón de dispersión espacial. No se rechaza la hipótesis de que el patrón de dispersión espacial de los individuos de *Dioon holmgrenii* es afectado por las perturbaciones. Los índices $L_{(0)}$ de Ripley e I_8 de Morisita coincidieron en que el patrón de dispersión espacial de *D. holmgrenii* es agregado (55 %) y aleatorio (30 %). Los valores de ambos índices fueron cercanos al límite de la dispersión espacial aleatoria en los casos donde los índices no coincidieron (15 %). El índice $L_{(0)}$ de Ripley indicó que el patrón de dispersión espacial fue mayoritariamente (65 %) agregado ($P \leq 0.01$) tanto para los individuos reproductivos (12 de 20 UM) como para los no reproductivos (14 de 20 UM) (Figuras 4, 5).

Discusión

Estructura poblacional. La densidad de *Dioon holmgrenii* disminuyó con el grado de perturbación (Figura 2), lo cual es indicativo que estas pueden disminuir la calidad de hábitat para la especie, por tratarse de áreas bajo perturbación recurrente, dedicadas a la agricultura, ganadería o ambas. La densidad y el tamaño de plantas son atributos poblacionales que indican que los bosques perturbados representan hábitats de menor calidad (López-Gallego, 2008). Menores densidades se reportaron en ambientes perturbados donde

crecen *Ceratozamia matudae* Lundell, *Ceratozamia mirandae* Vovides, Pérez-Farr. & Iglesias, *Zamia melanorrhachis* D.W. Stev. y *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Pérez-Farrera y Vovides, 2004; Pérez-Farrera et al., 2006; López-Gallego, 2008; Rivera-Fernández et al., 2012). La densidad promedio de individuos de *D. holmgrenii* en los sitios SCUS fue menor a la densidad que se encontró en poblaciones de *Dioon edule* Lindl. (2,100 a 4,633 ind. ha^{-1}) en el centro de Veracruz (Octavio-Aguilar et al., 2008; Vovides, 1990).

La densidad promedio de individuos de *Dioon holmgrenii* en sitios CCUS es mayor a la densidad que se reporta para *Dioon purpusii* Rose (37 plantas ha^{-1}) y *Dioon merolae* De Luca, Sabato & Vázq.Torres (116 a 167 individuos ha^{-1}) en áreas con vegetación arbórea o con aprovechamiento de hojas (Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa, 2007; Lázaro-Zermeño et al., 2011; Flores-Vázquez et al., 2012). Las plantas adultas y juveniles responden diferencialmente a las perturbaciones humanas (López-Gallego, 2008). La proporción de individuos no reproductivos fue mayor en sitios SCUS (60.6 a 72.5 %); mientras que esta proporción fue menor (42.9 y 33.1 %) en CCUS 1 y 2 (Figura 2), lo que indicó que la supervivencia de los individuos no reproductivos fue menor en áreas perturbadas por la agricultura y la ganadería. Una elevada proporción de individuos no reproductivos en hábitats SCUS se reportó también para *Dioon edule* (78.4 y 91.7 %) (Octavio-Aguilar et al., 2008). La proporción baja de individuos no reproductivos de *D. holmgrenii* en áreas donde se practica la agricultura y la ganadería ponen en riesgo a la población; sin embargo, esta proporción vuelve a ser similar a los sitios SCUS cuando estas actividades se suspenden. El

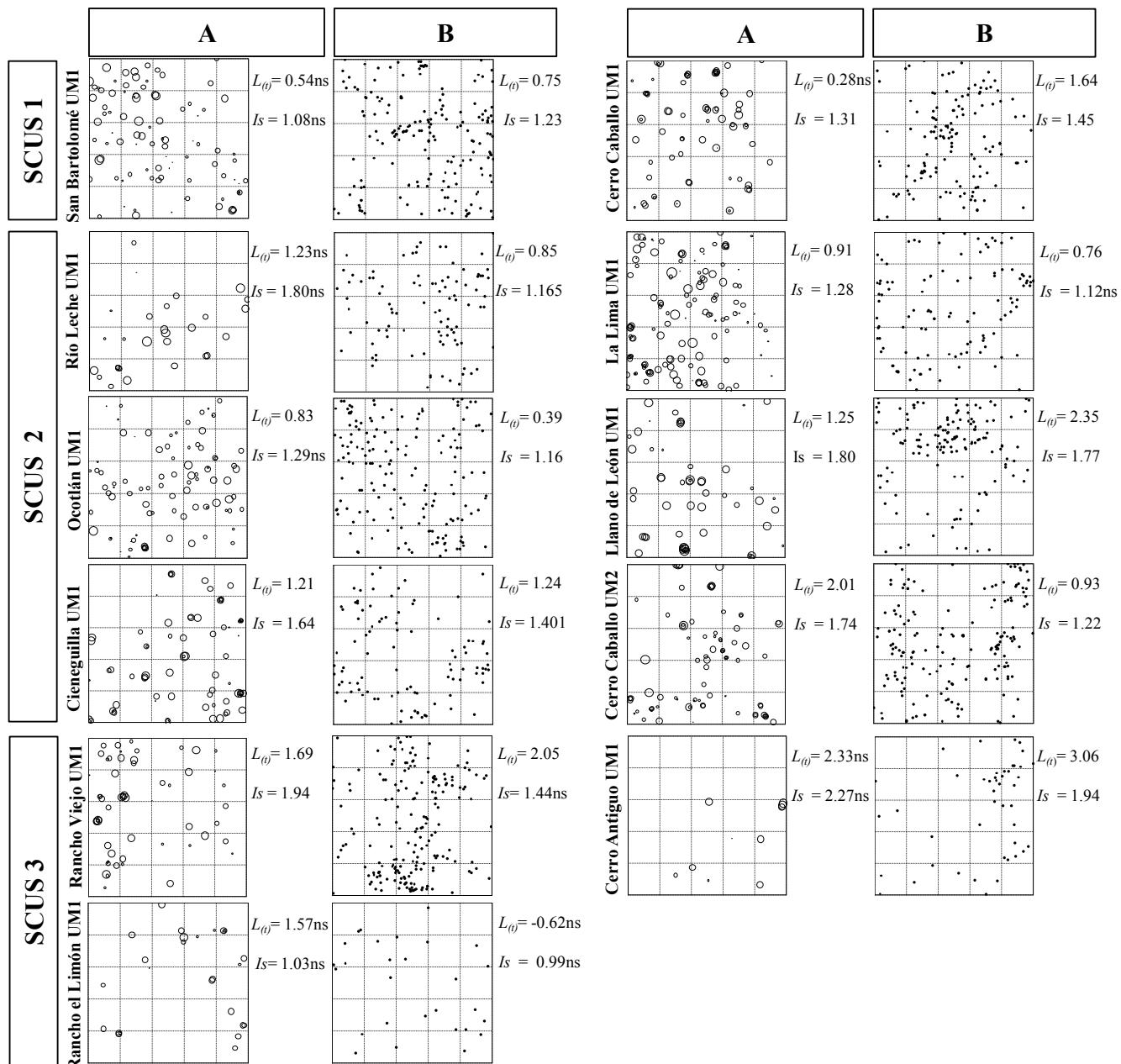


Figura 4. Matriz del patrón de dispersión espacial de *Dioon holmgrenii* (A: proyección de copa de individuos reproductivos, B: ubicación de individuos no reproductivos) en tres grados de perturbación en sitios sin cambio aparente de uso de suelo (SCUS 1, 2 y 3), con índices $L_{(t)}$ de Ripley e I_s de Morisita (ns: no significativo al patrón de dispersión aleatorio con $P \leq 0.01$).

grado de perturbación CCUS 3 debido a que anteriormente en él se realizó agricultura y ganadería intensiva, presenta la densidad promedio más baja, pero la proporción de individuos no reproductivos es mayor que la de los individuos reproductivos (Figura 2), esto último posiblemente porque al suspenderse las perturbaciones humanas, las condiciones de captación de agua y las propiedades químicas del suelo mejoran (Cruz-Ruiz *et al.*, 2012).

Los individuos no reproductivos tuvieron, en promedio, mayor diámetro basal, altura de tallo, diámetro de copa y

área de copa en sitios CCUS (Tabla 1), influenciados por la alta proporción de individuos juveniles y pre-reproductivos (53.5 a 82.6 %) en comparación con la proporción de plántulas (17.4 a 46.5 %). En cambio, los promedios en altura total, diámetro de copa y área de copa de individuos reproductivos fueron mayores en sitios SCUS, lo cual posiblemente se debe a la mayor disponibilidad de humedad en el suelo por tratarse de áreas con cobertura de copa de otras especies arbóreas (López-Gallego, 2008). González-Espinoza *et al.* (2012) encontraron individuos de *Dioon merolae* con

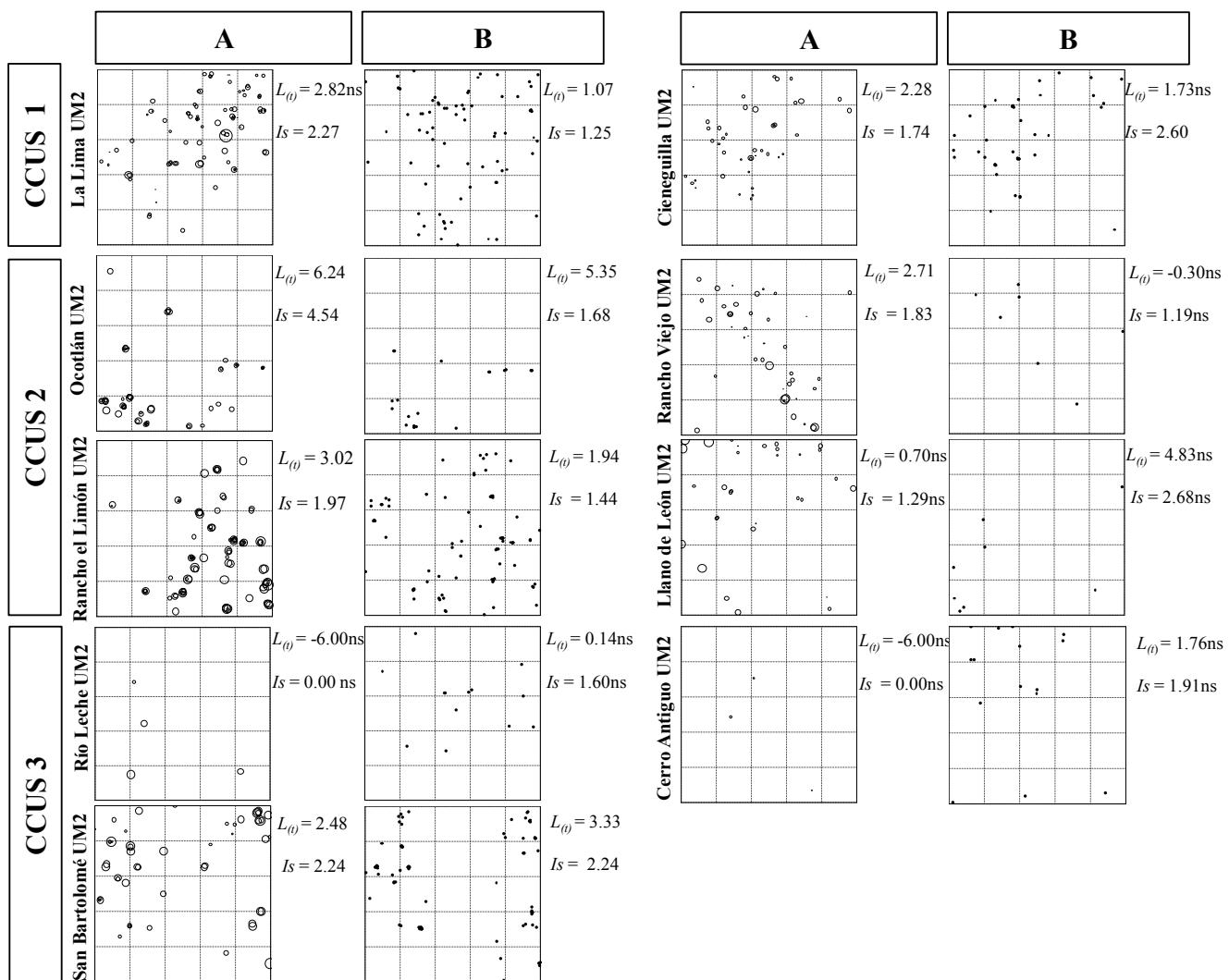


Figura 5. Matriz del patrón de dispersión espacial de *Dioon holmgrenii* (A: proyección de copa de individuos reproductivos, B: ubicación de individuos no reproductivos) en tres grados de perturbación en sitios con cambio de uso de suelo (CCUS 1, 2 y 3), con índices $L_{(t)}$ de Ripley e I_s de Morisita (ns: no significativo al patrón de dispersión aleatorio con $P \leq 0.01$).

mayores longitudes y volúmenes de tallo en condiciones de mayor humedad. Asimismo, diferencias de altura y diámetro de *Ceratozamia matudae* (Pérez-Farrera *et al.*, 2000) y *Dioon purpusii* (Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa, 2007) se han encontrado por diferencias de perturbación.

Contrario a lo que ocurre con los individuos no reproductivos de *Dioon holmgrenii*, el número de hojas de individuos reproductivos es afectado por las perturbaciones. Las condiciones con menor grado de perturbación en sitios SCUS (SCUS 1 y 2) y CCUS (CCU 1) tuvieron menores cantidades de hojas. La cobertura del dosel influye en las características de hojas de *Zamia melanorrhachis* (López-Gallego, 2008). En *Zamia skinneri* Warsz la producción de hojas se correlacionó positivamente con la apertura del dosel (Klark y Klark, 1988), por lo que el menor número de hojas de los individuos reproductivos en SCUS 1 y 2 (Tabla 1) probablemente se debe a la mayor cobertura de dosel ob-

servada, que limita la entrada de luz provocando la muerte de hojas adultas. Diferencias de 1 a 3 % de apertura del dosel ocasionan diferencias en irradiación fisiológicamente importantes (Klark y Klark, 1988). Cantidades abundantes de hojas muertas en la parte inferior de las copas de *D. holmgrenii* se observaron en SCUS 1 y 2. Resultados contrarios se encontraron en SCUS 3 donde la cobertura de dosel observada es menor.

El mayor número de hojas en CCUS 2 y 3 se debe a la presencia de ramas. En promedio 18.2 % (CCUS 2) y 17.9 % (CCUS 3) de los individuos reproductivos tuvieron de una a 14 ramas, mientras que en el grado de perturbación CCUS 1 sólo 5.5 % de estos individuos tuvieron de una a seis ramas. Lázaro-Zermeño *et al.* (2011) encontraron mayor frecuencia de plantas con varias copas en individuos de *Dioon merolae* severamente defoliados. Las ramas de *Dioon holmgrenii*, como en *Dioon edule* y *D. merolae*, se originan por la

decapitación, quemas severas recurrentes y daños mecánicos por humanos y animales (Octavio-Aguilar *et al.*, 2008; González-Espinoza *et al.*, 2012). En los sitios con ganadería intensiva, individuos adultos de *D. holmgrenii* son defoliados y decapitados para evitar que las hojas causen heridas al ganado; sólo en la población Rancho Viejo se constató la defoliación para el uso en ceremonias religiosas Chatinas; sin embargo, esta defoliación no es severa, contrario a lo que ocurre con *D. edule* y *D. merolae* donde la decapitación de plantas para su venta como plantas ornamentales y la defoliación para ceremonias constituyen una amenaza (Octavio-Aguilar *et al.*, 2008; Lázaro-Zermeño *et al.*, 2012).

La estructura poblacional de plantas puede ser descrita por clases de tamaños o de diámetro (Peters, 1994). En cíadas, la estructura poblacional se ha descrito por clases de diámetro basal (Pérez-Farrera *et al.*, 2000), de altura (Vovides, 1990; Pérez-Farrera *et al.*, 2006), número de hojas (Negrón-Ortiz y Breckon, 1989; López-Gallego, 2008), clases de tamaños o estadios (Raimondo y Donalson, 2003; Lázaro-Zermeño *et al.*, 2011; Rivera-Fernández *et al.*, 2012) y considerado dos o más de estas clases (Watkinson y Powell, 1997; Pérez-Farrera y Vovides, 2004; Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa, 2007). De acuerdo con el parámetro que se use para estudiar la estructura poblacional, se obtienen diferentes tipos de curvas de estructura (Bongers *et al.*, 1988; Peters, 1994; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). La estructura poblacional de *Ceratozamia mexicana* (Alejandre-Rosas *et al.*, 1990) y *Dioon spinulosum* Dyer ex Eichler (Salomé-Catañeda, 2009) se estudió con base en clases de diámetro, altura, número de hojas y estadios; el tipo de curva de estructura poblacional fue el mismo en todos los casos. Sin embargo, la representatividad del estadio de plántulas no es clara y puede llevar a conclusiones erróneas cuando se usan clases de diámetro o altura (Flores-Vázquez *et al.*, 2012).

Varios tipos estructurales se obtuvieron con el uso de estadios para los sitios SCUS y CCUS de *Dioon holmgrenii* (Figura 3). La curva tipo II (*sensu* Bongers *et al.*, 1988; Peters, 1994) se presentó en los sitios SCUS, similar a las obtenidas para *Encephalartos villosus* Lem. (Raimondo y Donalson, 2003). Estas curvas estructurales se caracterizaron por alta proporción de plántulas, disminución gradual de la proporción de juveniles y pre-reproductivos, alta proporción de adultos 1 y disminución progresiva de la proporción de adultos; esto indicó reproducción adecuada pero con incorporación discontinua. Esta estructura es común en especies que dependen de claros para su repoblación, aunque también puede ser el reflejo de una interrupción temporal en la repoblación por factores físicos y biológicos (Peters, 1994).

La proporción alta de plántulas y proporción baja de juveniles y pre-reproductivos en los sitios SCUS puede ser consecuencia de incendios esporádicos que promueven la producción de conos (Negrón-Ortiz y Gorchov, 2000; Pérez-Farrera y Vovides, 2004) y ocasionan mortalidad alta

de plántulas, disminuyendo la transición al estadio superior (Pérez-Farrera *et al.*, 2006). Las cíadas presentan diferentes patrones estructurales en áreas con vegetación arbórea; *Zamia debilis* L.f. (Negrón-Ortiz y Breckon, 1989), *Ceratozamia mirandae* (Pérez-Farrera *et al.*, 2006), *Ceratozamia mexicana* (Alejandre-Rosas *et al.*, 1990; Rivera-Fernández *et al.*, 2012) y *Zamia melanorrhachis* (López-Gallego, 2008) mostraron curvas tipo I (Bongers *et al.*, 1988); *Dioon edule* (Vovides 1990), *Ceratozamia matudae* (Pérez-Farrera *et al.*, 2000; Pérez-Farrera y Vovides, 2004) y *Dioon purpusii* (Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa, 2007) presentaron curvas tipo III (Bongers *et al.*, 1988); *Cycas armstrongii* Miq. mostró ambos patrones estructurales (Watkinson y Powell, 1997).

Curvas de estructura poblacional de tipo III (*sensu* Peters, 1994) o su equivalente tipo II (*sensu* Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995) se encontraron en sitios CCUS de *Dioon holmgrenii*. Estas curvas estructurales se caracterizaron por baja proporción de los primeros y últimos estadios y alta proporción de estadios intermedios como resultado de fuertes limitantes para el establecimiento y supervivencia de plántulas y juveniles (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Este tipo de estructura poblacional también se encontró para *Encephalartos cycadifolius* (Jacq.) Lehm. en un sitio afectado por el fuego (Raimondo y Donalson, 2003), para *Zamia melanorrhachis* en bosque secundario (López-Gallego, 2008) y para *Dioon merolae* en áreas afectadas por cosecha de hojas (Lázaro-Zermeño *et al.*, 2011) y ganado (Flores-Vázquez *et al.*, 2012). La elevada intensidad lumínica, evapotranspiración, quemas controladas y pastoreo interfieren en la captación de agua y nutrientes en las áreas agrícolas y de pastoreo (Alejandre-Rosas *et al.*, 1990; Lázaro-Zermeño *et al.*, 2012). Estos factores pudieron disminuir la supervivencia de los primeros estadios de *D. holmgrenii* en áreas CCUS del presente estudio. Pérez-Farrera y Vovides (2004) mencionan que insectos del género *Eumaeus* que consumen hojas de *Ceratozamia matudae* también pueden influir en la reproducción y reincorporación. Larvas de *E. chilrenae* se observaron alimentándose de las hojas de *D. holmgrenii* en todas las poblaciones del presente estudio.

El estadio adultos 1 tuvo mayores IVI e IVF en todos los grados de perturbación; sin embargo, estos índices jerarquizaron de manera diferente a los demás estadios de *Dioon holmgrenii*, como ocurre en estudios de la estructura de vegetación arbórea (Zarco-Espinoza *et al.*, 2010; López-Toledo *et al.*, 2012; Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014). Plántula fue el segundo estadio de mayor IVI en todas las grados de perturbación, excepto en CCUS 2 y 3; mientras adultos 2 fue el segundo estadio con mayor IVF (Tabla 2). Adultos 4 tuvo los IVI menores, excepto en CCUS 1 y 3; en cambio, plántula, juvenil 1 y juvenil 2 tuvieron los IVF menores (Tabla 2). Esto se debe a que el IVI involucra variables de tipo horizontal, mientras que el IVF incluye una variable de tipo vertical (Curtis y McIntosh, 1951; Corella-Justavino *et al.*, 2001). Los IVI altos de adultos 1 y plántula

en SCUS y CCUS 1 fue resultado de la alta densidad relativa de éstos (Figura 3); en cambio, los valores bajos y altos de IVF en plántula y adultos 2, respectivamente, se debieron a la influencia de la altura relativa. Los valores altos de IVI e IVF del estadio adultos 1 en sitios CCUS, puede favorecer a la regeneración natural de la especie, debido a que los individuos de este estadio pueden tener mayor vigor reproductivo; sin embargo, la agricultura y la ganadería deben moderarse en estos sitios para mejorar las propiedades químicas y la captación de agua en los suelos (Jamioy-Orozco, 2011; Cruz-Ruiz *et al.*, 2012).

Heterogeneidad y semejanza de estadios. La actividad agrícola en CCUS 1 y la ganadera en CCUS 2 posiblemente disminuyó la heterogeneidad y uniformidad de estadios. La heterogeneidad y uniformidad fueron similares en CCUS 3 y en los sitios SCUS debido a la suspensión de dichas actividades en CCUS 3 (Tabla 3). Los resultados demostraron que H' y los coeficientes de semejanza de Morisita-Horn (I_{M-H}) y de Sørensen cuantitativo (IS_{ct}), como medidas de heterogeneidad y semejanza de estadios, permitieron evaluar la relación entre los disturbios y *Dioon holmgrenii*.

Patrón de dispersión espacial. El patrón de dispersión agregado de *Dioon holmgrenii* puede deberse a múltiples factores biológicos relacionados con la dispersión de semillas y factores físico-ambientales como en otras especies del género *Dioon* (Vovides, 1990; Octavio-Aguilar *et al.*, 2008; Rivera-Fernández *et al.*, 2012). La separación de plantas reproductivas femeninas y el tamaño de las semillas pueden ser los principales factores que definen el patrón de dispersión espacial y el establecimiento de plántulas (Pérez-Farrera y Vovides, 2004). Abundancia de plántulas y juveniles de *D. holmgrenii* se observaron alrededor de la planta progenitora formando agregados. Los estróbilos femeninos de *D. holmgrenii* permanecen unidos a la planta durante el proceso pasivo de dispersión de semillas, ocasionando que una elevada proporción de ellos permanezcan a una distancia cercana a ella; además de que el tamaño de sus semillas puede reducir la distancia al progenitor (Pérez-Farrera *et al.*, 2000; Pérez-Farrera y Vovides, 2004). La dispersión espacial en agregados y la mayor densidad de plántulas y juveniles alrededor de la planta madre de *Ceratozamia matudae*, *Ceratozamia mirandae* y *Dioon edule* puede deberse a deficiencias en los mecanismos de dispersión y bajos niveles de depredación de la semilla (Pérez-Farrera *et al.*, 2000; Pérez-Farrera y Vovides, 2004; Pérez-Farrera *et al.*, 2006; Octavio-Aguilar *et al.*, 2008). Las semillas de las Cycadales contienen compuestos altamente tóxicos para los mamíferos (Khabazian *et al.*, 2002; Schneider *et al.*, 2002; Monson *et al.*, 2003), los cuales pueden ser factores limitantes para su dispersión (Pérez-Farrera *et al.*, 2006). Otro factor que puede determinar el patrón de dispersión agregado de *D. holmgrenii* es la profundidad del suelo. Por ejemplo *C. ma-*

tudae, *C. mirandae*, *D. edule* y *Dioon spinulosum* crecen en suelos someros para evitar la competencia con angiospermas de rápido crecimiento (Pérez-Farrera *et al.*, 2000; Pérez-Farrera *et al.*, 2006; Octavio-Aguilar *et al.*, 2008; Salomé-Castañeda, 2009). Se ha demostrado que algunas gimnospermas tienen menor capacidad de competir en ambientes mésicos por lo que se confinan en ambientes inhóspitos (Bond, 1989; Becker, 2000). Asimismo, la pendiente del terreno define la distancia de dispersión en semillas de *C. matudae* y *C. mirandae* (Pérez-Farrera *et al.*, 2000; Pérez-Farrera *et al.*, 2006).

El patrón de dispersión espacial de *Dioon holmgrenii* fue aleatorio en individuos reproductivos y agregado en los no reproductivos en todas las UM de SCUS 1 y en una UM de SCUS 3. Octavio-Aguilar *et al.* (2008) encontraron un patrón agregado para adultos y aleatorio para plántulas y juveniles, es decir, un patrón de dispersión espacial entre estadios inverso al anterior, lo que puede deberse a la distinta inclinación de los terrenos la cual es de 6 a 36° en esas UM de *D. holmgrenii* y de 50° para *Dioon edule*.

La dispersión espacial aleatoria fue mayor en sitios CCUS (44.4 % de las UM) que en sitios SCUS (27.3 % de las UM) considerando individuos reproductivos y no reproductivos. Tanto los individuos reproductivos y no reproductivos presentaron un patrón aleatorio de dispersión espacial en 33 % de las UM CCUS y solo en 9 % de las UM SCUS. Las UM Llano de León 2, Río Leche 2 y Cerro Antiguo 2 de CCUS y Rancho el Limón 1 de SCUS tuvieron mayor perturbación y menor densidad de individuos; por lo que este patrón de dispersión espacial aleatorio parece ocurrir en áreas con baja densidad de individuos, occasionada por factores de perturbación más intensos y frecuentes. Trabajos publicados sobre la relación de los factores de perturbación con el patrón de dispersión espacial no existen para Cycadales. Otro factor que puede estar generando el patrón de dispersión horizontal aleatoria es la mayor interacción entre las semillas y dispersores en sitios CCUS. En las poblaciones estudiadas se observó que las semillas de *Dioon holmgrenii* son consumidas y dispersadas por ardillas (*Sciurus spp.*) y urracas (*Calocitta formosa* Swainson). Las semillas de *Dioon edule* son depredadas y dispersadas por *Peromiscus mexicanus* Saussure (González-Christen, 1990; Vovides, 1990), y las de *Ceratozamia matudae* y *Ceratozamia mirandae* por pecaríes (*Pecari tajacu* L.) (Pérez-Farrera *et al.*, 2000; Pérez-Farrera y Vovides, 2004; Pérez-Farrera *et al.*, 2006); asimismo, las semillas de *Zamia pumila* L. y *Zamia furfuracea* L. f. son dispersadas por cenzontles (*Mimus polyglottos* L.) (Eckenwalder, 1980).

Conclusiones

Las perturbaciones humanas disminuyen la calidad de hábitat para *Dioon holmgrenii*. La actividad agrícola y la ganadería intensiva disminuyen la densidad de plantas y la hetero-

geneidad de estadios y modifican los patrones estructurales, las curvas de estructura poblacional y el patrón de dispersión espacial. Las plántulas y los individuos juveniles son los más afectados por estas actividades, lo que pone en riesgo la persistencia indefinida de la especie en los sitios con cambio de uso de suelo. Una disminución de la agricultura e intensidad del pastoreo podrían contribuir al éxito de la repoblación natural de *D. holmgrenii* y reducir los riesgos de extinción local de estas poblaciones. Actualmente, ninguna de las poblaciones cuenta con planes de conservación. Los resultados del presente trabajo sugieren la urgencia de diseñar planes de manejo para *D. holmgrenii*, donde se consideren estrategias para la recuperación de áreas con cambio de uso de suelo y que reduzcan la actividad agrícola y el pastoreo.

Agradecimientos

A las autoridades (comunales, ejidales y administrativas) y a los poseedores de los terrenos por permitir la toma de datos. A los guías de campo de las comunidades, así como a Silvestre B. Ramírez López, Juan Hernández Hernández, Eduardo Molina García y Edgar López Velasco, por el apoyo en la toma de datos. Al “Fideicomiso Revocable de Administración en Inversión No. 167304 para el Establecimiento y Operación de los Fondos para la Investigación Científica y Desarrollo Tecnológico del Colegio de Posgrados, Modalidad 3”. Al CONACyT por la beca otorgada al primer autor para realizar estudios de doctorado en el Colegio de Posgrados. A los dos revisores anónimos quienes sugerieron cambios importantes que mejoraron sustancialmente el manuscrito original.

Literatura citada

- Alejandro-Rosas J.A., Sánchez-Tinoco M.Y. y Vázquez-Torres M. 1990. Estructura poblacional de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un bosque del centro de Veracruz. *La Ciencia y el Hombre* **5**:93-112.
- Becker P. 2000. Competition in the regeneration niche between conifers and angiosperms: Bond's slow seedling hypothesis. *Functional Ecology* **14**:401-212.
- Besag J. 1977. Contribution to the discussion on Dr Ripley's paper. *Journal of the Royal Society B (Methodological)* **39**:193-195.
- Besag J. y Diggle P.J. 1977. Simple Monte Carlo test for spatial pattern. *Journal of the Royal Statistical Society C (Applied Statistics)* **26**:327-333.
- Bond W.J. 1989. The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biological Journal of the Linnean Society* **36**:227-249.
- Bongers F., Popma J., Meave-del Castillo J. y Carabias J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* **74**:55-80.
- Carreón-Santos R.J. y Valdez-Hernández J.I. 2014. Estructura y diversidad arbórea de la vegetación secundaria derivada de una selva mediana superrenifolia en Quintana Roo. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **20**:119-130.
- Chemnick J. 2013. The Dioons of Oaxaca. *Cactus and Succulent Journal* **85**:19-27.
- Chemnick J., Gregory T. y Morales S. 2010. *Dioon holmgrenii*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. (Consultado 16 agosto 2014).
- Christenhusz M.J.M., Reveal J.L., Farjon A., Gardner M.F., Mill R.R. y Chase M.W. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa* **19**:55-70.
- CITES [The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora]. 2013. Appendices I, II and III. Valid from 24 June 2014. Ginebra. <<http://www.cites.org/eng/app/appendices.php>> (Consultado 19 agosto 2014).
- Corella-Justavino F., Valdez-Hernández J.I., Cetina-Alcalá V.M., González-Cossío F.V., Trinidad-Santos A. y Aguirre-Rivera J.R. 2001. Estructura forestal de un bosque de manglares en el noreste del estado de Tabasco, México. *Revista Ciencia Forestal en México* **26**:73-102.
- Cruz-Ruiz E., Cruz-Ruiz A., Aguilera-Gómez L.I., Norman-Mondragón H.T., Velázquez R.A., Nava-Bernal G., Dendooven L. y Reyes-Reyes B.G. 2012. Efecto en las características edáficas en un bosque templado por el cambio de uso de suelo. *Terra Latinomericana* **30**:189-197.
- Curtis J.T. y McIntosh R.P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* **32**:476-496.
- De Luca P., Sabato S. y Vázquez-Torres M. 1981. *Dioon holmgrenii* (Zamiaceae), a new species from Mexico. *Brittonia* **33**:552-555.
- Di Renzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y Robledo C.W. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <<http://www.infostat.com.ar>> (Consultado 19 agosto 2014).
- Donaldson J. 2003. *Cycads. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Cycad Specialist Group, Gland y Cambridge.
- Eckenwalder J.E. 1980. Dispersal of the West Indian cycad, *Zamia pumila* L. *Biotropica* **12**:79-80.
- Fisher M. 2000. Software available for sophisticated spatial statistics. University of South Pacific, Suva, Fiji.
- Flores-Vázquez J.C., Valverde T. y Lucas-González J.L. 2012. How critical are the early life-cycles stages in the population ecology of cycads? A case study with *Dioon merolae* in southeastern Mexico. En: Stevenson D.W., Osborne R y Taylor-Blake A.S. Eds. *Proceedings of Cycad 2008. The 8th International Conference on Cycad Biology*, pp. 40-58. The New York Botanical Garden Press, Nueva York.
- González-Astorga J., Vergara-Silva F., Vovides A.P., Nicolalde-Morejón F., Cabrera-Toledo D. y Pérez-Farrera M.A. 2008. Diversity and genetic structure of three species of *Dioon* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales) from the Pacific seaboard of Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society* **94**:765-776.
- González-Christen A. 1990. Algunas interacciones entre *Dioon edule* (Zamiaceae) y *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Cricetidae). La Ciencia y el Hombre **5**:77-92.
- González-Espinoza A., Pérez-Espinoza B.A. y Ramírez-Marcial N. 2012. Distribución espacial y respuesta fototrópica de *Dioon merolae* (Zamiaceae) en poblaciones relictuales del centro de Chiapas. *Botanical Sciences* **90**:63-72.
- Jamioy-Orozco D.D. 2011. Propuesta de indicadores de calidad edafológicos para valorar la influencia de los sistemas produc-

- tivos sobre algunas propiedades físicas y química en oxisoles del piedemonte llanero colombiano. Tesis maestría. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmeira, Colombia. 110 pp.
- Khabazian I., Bains J.S., Williams D.E., Cheung J., Wilson J.M.B., Pasqualotto B.A., Pelech S.L., Andersen R.J., Wang Y.-T., Liu L., Nagai A., Kim S.U., Craing U-K. y Shaw C.A. 2002. Isolation of various forms of sterol β -D-glucoside from the seed of *Cycas circinalis*: neurotoxicity and implications for ALS-parkinsonism dementia complex. *Journal of Neurochemistry* **82**:516-528.
- Klark D.B. y Klark D.A. 1988. Leaf production and the cost of reproduction in the neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri*. *Journal of Ecology* **76**:1153-1163.
- Lázaro-Zermeño J.M., González-Espinoza M., Mendoza A. y Martínez-Ramos M. 2012. Historia natural de *Dioon merolae* (Zamiaceae) en Chiapas, México. *Botanical Sciences* **90**:73-87.
- Lázaro-Zermeño J.M., González-Espinoza M., Mendoza A., Martínez-Ramos M. y Quintana-Ascencio P.F. 2011. Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae) under different leaf harvest histories in central Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **261**:427-439.
- López-Gallego C. 2008. Demographic variation in cycad populations inhabiting contrasting forest fragments. *Biodiversity and Conservation* **17**:1213-1225.
- López-Toledo J.F., Valdez-Hernández J.I., Pérez-Farrera M.A. y Cetina-Alcalá V.M. 2012. Composición y estructura arbórea de un bosque tropical estacionalmente seco en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* **3**:43-56.
- Magurran A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Biodiversity*. Blackwell Publishing, Malden.
- Marriott F.H.C. 1979. Barnard's Monte Carlo test: how many simulations? *Journal of the Royal Statistical Society C (Applied Statistics)* **28**:75-77.
- Martínez-Ramos M. y Álvarez-Buylla E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas de una selva húmeda en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**:121-153.
- Monson C.S., Banack S.A. y Cox P.A. 2003. Conservation implications of Chamorro consumption of flying foxes as a possible cause of amyotrophic lateral sclerosis-parkinsonism dementia complex in Guam. *Conservation Biology* **17**:678-686.
- Morisita M. 1959. Measuring the dispersion and analysis of distribution patterns. *Memories of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E (Biology)* **2**:215-235.
- Negrón-Ortíz V. y Breckon G.J. 1989. Population structure in *Zamia debilis* (Zamiaceae). I. Size classes, leaf phenology, and leaf turnover. *American Journal of Botany* **76**:891-900.
- Negrón-Ortíz V. y Gorchov D.L. 2000. Effects of fire season and postfire herbivory on the Cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae) in slash pine savanna, Everglades National Park, Florida. *International Journal of Plant Sciences* **161**:659-669.
- Nicolalde-Morejón F., González-Astorga J., Vergara-Silva F., Stevenson D.W., Rojas-Soto O. y Medina-Villarreal A. 2014. Biodiversidad de Zamiaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**:S114-S125.
- Octavio-Aguilar P., González-Astorga J. y Vovides A.P. 2008. Population dynamics of the Mexican cycad *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae): life history stages and management impact. *Botanical Journal of the Linnean Society* **157**:381-391.
- Osborne R., Calonje M.A., Hill K.D., Stanberg L. y Stevenson D.W. 2012. The world list of cycads. En: Stevenson D.W., Osborne R. y Taylor-Blake A.S. Eds. *Proceedings of Cycad 2008. The 8th International Conference on Cycad Biology*, pp. 480-510. The New York Botanical Garden Press, Nueva York.
- Peet R.K. 1974. The measurements of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:285-307.
- Pérez-Farrera M.A., Vovides A.P., Octavio-Aguilar P., González-Astorga J., de la Cruz-Rodríguez J., Hernández-Jonapá R. y Villalobos-Méndez S.M. 2006. Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology* **187**:97-108.
- Pérez-Farrera M.A. y Vovides A.P. 2004. Spatial distribution, population structure, and fecundity of *Ceratozamia mirandae* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *Botanical Review* **70**:299-311.
- Pérez-Farrera M.A. y Vovides A.P. 2006. The ceremonial use of the threatened "Espadaña" cycad (*Dioon merolae*, Zamaiceae) by a community of the Central Depression of Chiapas, Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **78**:107-113.
- Pérez-Farrera M.A., Quintana-Ascencio P.F. y Salvatierra-Izaba B. 2000. Population dynamics of *Ceratozamia matudai* (Zamiaceae) in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México. *Journal of the Torrey Botanical Society* **127**:291-299.
- Peters C.M. 1994. *Sustainable Harvest of Non-timber Plant Resources in Tropical Moist Forest: An Ecological Primer*. Biodiversity Support Program, Washington D.C.
- Raimondo D.C. y Donalson J.S. 2003. Responses of cycads with different life histories to the impact of plant collecting: simulation models to determine important life history stages and population recovery times. *Biological Conservation* **111**:345-358.
- Ripley B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)* **39**:172-212.
- Rivera-Fernández A., Octavio-Aguilar P., Sánchez-Coello N.G., Sánchez-Velásquez L.R., Vázquez-Torres S.M. e Iglesias-Anandre L.G. 2012. Estructura poblacional y distribución espacial de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un ambiente conservado y en uno perturbado. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* **15**:S110-S117.
- Salomé-Castañeda E. 2009. Parámetros demográficos de *Dioon spinulifolium* Dyer & Eichler (Zamiaceae), en San Miguel Soyaltepec, Oaxaca. Tesis maestría, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México. 129p.
- SAS [Statistical Analysis System Institute]. 2002. SAS/STAT Computer Software. Versión 9.00. SAS Institute Inc. Cary.
- Schneider D., Wink M., Sporer F. y Lounibos P. 2002. Cycads: their evolution, toxin, herbivores and insect pollinators. *Naturwissenschaften* **89**:201-294.
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental – Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 2da Sección, 30 de diciembre de 2010.
- Turner M.G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* **91**:2833-2849.

- Velasco-García M.V., Sánchez-De la Vega G., Ruiz-García N., Jiménez- Ruiz C., Méndez-Pérez B.Y. y Mejía-Cuevas I. 2011. Distribución de *Dioon holmgrenii* (Zamiaceae) y su estado de conservación. En: Toledo-Flores. L.J. Edit. *13º Foro Estatal de Investigación Científica y Tecnológica*. pp. 495-500. Consejo Oaxaqueño de Ciencia y Tecnología. Oaxaca de Juárez.
- Villavicencio-Enríquez L. y Valdez-Hernández J.I. 2003. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz, México. *Agrociencia* **37**:413-423.
- Vovides A.P. 1990. Spatial distribution, survival, and fecundity of *Dioon edule* (Zamiaceae) in a tropical deciduous forest in Veracruz, Mexico, with notes on its habitat. *American Journal of Botany* **77**:1532-1543.
- Vovides A.P. e Iglesias C.G. 1994. An integrated conservation strategy for the cycad *Dioon edule* Lindl. *Biodiversity and Conservation* **3**:137-141.
- Vovides A.P. y Nicolalde-Morejón F. 2010. Ficha técnica de *Dioon holmgrenii*. En: Vovides A.P. Comp. *Base de datos de las cícadas mexicanas*. Instituto de Ecología A.C., INECOL. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. DK008. D.F., México. <<http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/ise/fichasnom/Dioon%20holmgrenii.pdf>> (Consultado 19 agosto 2014).
- Watkinson A.R. y Powell J.C. 1997. The life history and population structure of *Cycas armstrongii* in monsoonal northern Australia. *Oecologia* **111**:341-449.
- Yáñez-Espinoza L. y Sosa-Sosa F. 2007. Population structure of *Dioon purpusii* Rose in Oaxaca, Mexico. *Neotropical Biology and Conservation* **2**:46-54.
- Zarco-Espinoza V.M., Valdez-Hernández J.I., Ángeles-Pérez G. y Castillo-Acosta O. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo* **26**:1-17.

Recibido: 20 de septiembre de 2014

Aceptado: 20 de diciembre de 2014