

DINÁMICA POBLACIONAL DE DOS ESPECIES DE *Cestrum* L. (Solanaceae) CON DIFERENTE GRADO DE ENDEMISMO QUE CRECEN EN HÁBITATS FRAGMENTADOS

POPULATION DYNAMICS OF TWO SPECIES OF *Cestrum* L. (Solanaceae) WITH DIFFERENT DEGREE OF ENDEMISM GROWING IN FRAGMENTED HABITATS

Francisco Reyes-Zepeda¹, Jorge González-Astorga*², Lilián Juárez³, Pablo Octavio-Aguilar⁴, Julio Cesar Chacón-Hernández¹ y Gerardo Sánchez-Ramos¹

¹Instituto de Ecología Aplicada, Universidad Autónoma de Tamaulipas. Avenida División del Golfo 356, Col. Libertad, CP. 87019, Ciudad Victoria, Tamaulipas, México.

²Laboratorio de Genética de Poblaciones, Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A.C. Carretera Antigua a Coatepec No. 351, CP. 91070, Xalapa, Veracruz, México.

³Centro de Investigación en Ciencias de Información Geoespacial, Subsede Yucatán. Carretera Sierra Papacal, Chuburná Pto. Km 5, Parque Científico Tecnológico Yucatán, CP. 97302, Mérida, Yucatán, México.

⁴Laboratorio de Genética, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Ciudad del Conocimiento, carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 CP. 42184, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

*Autor para correspondencia: jorge.gonzalez@inecol.mx

RECIBIDO:

28/Abril/2020

ACEPTADO:

03/Junio/2020

PALABRAS CLAVE:

Cestrum, conservación, endemismo, fragmentación, modelos y matriciales.

KEYWORDS:

Cestrum, conservation, endemism, fragmentation and matrix models.

RESUMEN

Conocer los procesos que determinan la adecuación de las poblaciones es importante para dilucidar las probabilidades de permanencia y/o extinción de las especies, particularmente, en especies endémicas sujetas al efecto de la fragmentación, para las que son urgentes estrategias de conservación. En esta investigación se utilizaron modelos matriciales para conocer los parámetros demográficos y la dinámica poblacional de dos especies de *Cestrum* con diferente grado de rareza: *Cestrum elegans* (Brongn.) Schldtl. con un endemismo regional y *C. miradoreense* Francey, con un micro-endemismo restringido a una zona de cobertura menor a los 100 km². Para cada especie se seleccionaron dos fragmentos de bosque mesófilo ubicados en el centro de Veracruz, México, monitoreados durante tres años. Los resultados indican que las tasas de crecimiento poblacional promedio de *C. miradoreense* (micro-endemismo) son cercanas al equilibrio en los dos fragmentos ($\lambda = 1.015$ y $\lambda = 1.086$), mientras que en *C. elegans* (endemismo regional) una población está decreciendo ($\lambda = 0.929$) y la otra está cerca del equilibrio ($\lambda = 1.008$). Esto indica que ambas especies podrían persistir siempre y cuando la frecuencia de factores de mortalidad denso-independiente, no sean superior al promedio. Este panorama puede cambiar, sobre todo para *C. miradoreense* cuando las condiciones ambientales se ven deterioradas por la fragmentación.

ABSTRACT

Knowing the processes that determine the fitness of populations it is important to elucidate the probabilities of permanence and/or extinction of species, particularly in endemic ones that are subject to fragmentation effects, making long-term conservation strategies urgent. In this investigation, matrix models were used to know the demographic parameters and the population dynamics of two species of *Cestrum* with differ degree of rarity: *Cestrum elegans* (Brongn.) Schldtl. to regional endemism and *C. miradoreense* Francey to a micro-endemism restricted to an area covering less than 100 km². Two fragments of tropical cloud forest located in the center of Veracruz, Mexico, were monitored for three years. The results indicate that the average population growth rates of *C. miradoreense* (micro-endemic species) are close to equilibrium in the two fragments ($\lambda = 1.015$ and $\lambda = 1.086$), while in *C. elegans* (regional endemism) one population is decreasing ($\lambda = 0.929$) and the other it is close to the equilibrium ($\lambda = 1.008$). This indicates that both species could persist and keep population growth, as long as the frequency of mortality density-independent factors, are not above average. Such panorama could change, in particular to *C. miradoreense* when the environmental conditions are depleted by fragmentation events.

INTRODUCCIÓN

La dinámica demográfica afecta la evolución de las especies en dos escalas: proximal (ecológica) y última (evolutiva) (Mayr, 1961). Para entender la forma en cómo se distribuyen las especies vegetales en el espacio y en el tiempo (e.g., escala proximal) se tienen que considerar aspectos como las tasas de establecimiento de plántulas, lo cual depende del número de individuos reproductivos, de la existencia de bancos de semillas, de la viabilidad de las transiciones semilla-plántula-juvenil-adulto, del tiempo del ciclo de vida, del sistema reproductivo y, en general, de todas aquellos atributos de historia de vida que son componentes principales de la adecuación (Stearns, 1992; Metcalf y Pavard, 2007), lo que en última instancia determinará las probabilidades de permanencia y/o extinción de las especies (Lande, 1988, 1999).

Las especies endémicas lo son por múltiples razones, desde la especificidad de sus requerimientos ambientales, hasta la dependencia espacio-temporal de interacciones biológicas concretas (Izco, 1998). Los estudios que abordan la demográfica de especies endémicas han ido creciendo de forma consistente (e.g., Schemske et al., 1994; Bevill y Louda, 1999; Esparza-Olguín, 2004, 2005; Pérez-Farrera et al., 2006; Kabiell et al., 2016, Octavio-Aguilar et al., 2008; 2018; Cabrera-Toledo et al., 2019). En general, los endemismos en plantas están asociadas con el tamaño del área de distribución geográfica (amplia o restringida), con su nivel de especificidad del hábitat (alta o baja) y con su abundancia poblacional local (alta o baja) (Rabinowitz, 1981).

En especies endémicas y que además están amenazadas se ha encontrado que el reclutamiento de nuevos individuos a partir de semillas es poco frecuente, y que una vez establecidas como plántulas su tasa de mortalidad es alta, reduciéndose eventualmente en años favorables, por lo que las densidades poblacionales tienden a fluctuar en el tiempo, con tendencias a la baja ante cualquier condición ambiental desfavorable (Godínez-Álvarez et al., 2003; Esparza-Olguín et al., 2005; Octavio-Aguilar et al., 2008, 2018; Herrera y García 2010; Cabrera-Toledo et al., 2019), en estos estudios se ha detectado que los valores de las tasas de crecimiento (λ), en promedio, son cercanos a uno, lo cual es indicativo de un estado de equilibrio, esto suele ocurrir en especies que habitan ambientes heterogéneos, donde sus valores oscilan durante periodos de tiempo relativamente amplios y no necesariamente simétricos uno del otro (Caswell, 1982).

Por otro lado, hay diversos factores extrínsecos (denso-independientes) que afectan los procesos demográficos asociados al grado de endemismo, como la presencia de ciertas condiciones micro-ambientales (e.g., bordes e interiores de bosques), interacciones bióticas, eventos estocásticos como huracanes y tormentas tropicales,

y alteraciones y/o presiones antrópicas en los ecosistemas (Batista et al., 1998; Pérez-Farrera et al., 2006; Thompson et al., 2007; Bruna et al., 2009; Tye et al., 2016). La pérdida y fragmentación del hábitat se consideran las principales causas de reducción y aislamiento poblacional. En este contexto, adquiere relevancia la distribución espacial de las especies endémicas, ya que los niveles de diversidad genética y la demografía son afectados cuando se pierde conectividad entre los parches (Lande, 1988; Young y Clarke, 2000; Aguilar y Galetto, 2004; Aguilar et al., 2008; Bruna et al., 2009; Bucharová et al., 2010). Al respecto, Jacquemyn et al., (2012) mencionan que las diferencias en las formas de vida, los sistemas de reproducción, la eficiencia de los polinizadores y la proximidad geográfica de las poblaciones influyen diferencialmente en cada una de las etapas del ciclo de vida de las especies, cuando están bajo condiciones de fragmentación. Diversos meta-análisis señalan que las especies auto-incompatibles y con sistemas de entrecruzamiento obligado son más susceptibles a la fragmentación que las auto-compatibles puesto que dependen de la proximidad para garantizar su reproducción (Honnay y Jacquemyn, 2007; Bruna et al., 2009).

Alrededor del planeta los bosques tropicales han sufrido altas presiones antrópicas y fragmentación del hábitat en los últimos años (Achard et al., 2002; Arroyo-Rodríguez et al., 2017), destacando los bosques mesófilos debido a que presentan alta biodiversidad con un gran número de especies endémicas. En la actualidad, este tipo de vegetación ocupa cerca del 0.14 % de la superficie de la Tierra y provee importantes servicios ambientales, lo anterior hace urgente su conservación, con el subsecuente manejo sustentable (Bubb et al., 2004). Con el paso del tiempo, estos bosques han experimentado una reducción drástica de su área original, al grado de ser considerados uno de los ecosistemas más amenazados a nivel mundial (Rzedowski, 1996; Leija-Loredo et al., 2018). En México, se estima que menos del 1% del territorio está ocupado por bosque mesófilo (Rzedowski, 1996) y aproximadamente un 50% de la superficie original ha sido reemplazada por otros tipos de cobertura vegetal, presentándose en la actualidad como una matriz de archipiélagos de vegetación con parches de bosque perturbado y remanentes de bosque conservado totalmente aislados (Williams-Linera, 2002; Williams-Linera et al., 2002; Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014). Ornelas et al., (2013), destacan la gran diversidad filogenética de los taxa que habitan los bosques mesófilos de México, donde cerca del 30% de las especies vegetales son endémicas, así, las plantas endémicas de dicho ecosistema son modelos ideales para investigar, a nivel ecológico (proximal) y evolutivo (último), los efectos de la fragmentación sobre los procesos demográficos de poblaciones pequeñas, aisladas y subdividas (Crone, 2016). De acuerdo con datos empíricos, los modelos predictivos del efecto de la fragmentación sobre los atributos demográficos de

las especies vegetales deben considerar los siguientes aspectos: tamaño poblacional, fluctuaciones históricas, banco de semillas activo, capacidad de dispersión, potencial reproductivo, supervivencia anual, asociaciones, tamaño-longevidad, posición trófica, especialización ecológica, influencia del microhábitat, uso de la matriz vegetal, sensibilidad, rareza y posición biogeográfica (Henle et al., 2004). Por lo que, los análisis matriciales son adecuados para abordar el efecto de la fragmentación al proporcionar información sobre el potencial reproductivo, la transición anual, la longevidad, sensibilidad y el tamaño poblacional de forma integrada. Además, al trabajar con distintos patrones de rareza, es posible realizar un contraste de sensibilidad a la fragmentación.

En este estudio, se eligieron dos especies de arbustos del género *Cestrum* que habitan en fragmentos de bosque mesófilo del centro de Veracruz, México, y que difieren en su grado de rareza: *C. elegans* tiene endemismo regional y *C. miradoreense* es un micro-endemismo restringido a una zona de aproximadamente 100 km². Los objetivos de esta investigación fueron: 1) comparar la dinámica poblacional de *C. elegans* y *C. miradoreense* en distintas condiciones de fragmentación de bosque mesófilo, 2) determinar qué parámetros demográficos varían en función del grado de endemismo y de la ubicación de las poblaciones dentro del fragmento y 3) analizar cuál es el proceso demográfico que más influencia tiene sobre la tasa de crecimiento poblacional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies de estudio. Las dos especies de *Cestrum* son arbustos de 1-5 m de altura, diploides ($2n = 2x = 16$, Nunes et al., 2006), con uno o varios tallos arqueados, hojas alternas y ligeramente fétidas al estrujarse, obovado-lanceoladas y con flores hermafroditas (Nee, 1986; Montero-Castro, 2006). *C. elegans* presenta inflorescencias terminales, flores tubulares, la base más angosta que el cáliz, corola rosado-roja o rosado-púrpura intensa, frutos en baya de color rojo oscuro al madurar, esponjosos por dentro, de 13 mm de largo por 8 mm de ancho. Debido a su belleza ornamental, esta especie se cultiva en varias partes del mundo (Nee, 1986). En *C. miradoreense* las inflorescencias son axilares, flores tetrámeras o pentámeras, con antesis diurna, pero sin olor, corola blanco-cremosa teñida con violeta, frutos también en baya de color azul claro-púrpura al madurar, de 15 mm de largo por 10 mm de ancho (Nee, 1986, 2001). No existen estudios sobre los polinizadores del género *Cestrum*, no obstante, D'Arcy (1999) menciona que flores rojas y amarillas de las especies de *Cestrum* aparentemente están asociadas con colibríes, mientras que Haber y Frankie (1989) y Morales y Galetto (2003) reportan que posiblemente sus polinizadores sean polillas nocturnas (Sphingidae) (Montero-Castro, 2006). Se desconoce el sistema de reproducción de estas especies, pero debido a sus flores hermafroditas, posibles polinizadores y a sus altos

niveles de diversidad genética (Reyes-Zepeda et al., 2013), probablemente presentan algún sistema de auto-incompatibilidad, lo cual ya ha sido reportado en varias especies de *Cestrum* (Aguilar y Galetto, 2004; Castro-Laportte y Ruiz-Zapata, 2000).

El área de distribución difiere entre especies: *C. elegans*, es una especie con endemismo regional que se distribuye en el bosque mesófilo del centro y norte de Veracruz, con algunas poblaciones adyacentes a los estados de Tamaulipas, Hidalgo y Oaxaca, mientras que *C. miradoreense* es una especie micro-endémica restringida a un área aproximada de 100 km² de bosque mesófilo entre los municipios de Banderilla y Xico Viejo, en el centro de Veracruz, México (Nee, 1986).

Sitios de estudio. El estudio se realizó en la parte central de Veracruz, México (Figura 1). La fragmentación del bosque mesófilo de la región se inició hace más de un siglo y en los últimos 30 años, el proceso se ha intensificado, causando la pérdida de la cobertura original debido a las actividades agrícolas, ganaderas y de desarrollo urbano (Gerez, 1992; Williams-Linera et al., 2002). Gómez-Díaz et al., (2018) mencionan que tan solo en el periodo de 1993 a 2014 la cubierta vegetal del centro de Veracruz se redujo en un 57 % aproximadamente, observándose un paisaje altamente fragmentado, con remanentes de bosques de diferentes formas y tamaños dentro de una matriz con varios tipos de uso del suelo: pequeños bosques conservados, cultivos de temporal, cafetales, pastizales inducidos, desarrollo urbano, explotación extensiva de madera, bosques perturbados y zonas de vegetación secundaria (acahuales).

En cada especie se eligieron dos poblaciones ubicadas en condiciones distintas: al interior y al borde del fragmento de bosque mesófilo. Se eligieron solo estas poblaciones debido a que se garantizaba el seguimiento demográfico a través del tiempo de cada planta. Para *C. elegans* (endemismo regional) el primer sitio, ubicado al interior de un fragmento, se encuentra en Chiconquiaco (a 1560 msnm, con temperaturas promedios anuales de 17-19°C y una precipitación anual de 2031 mm) y el segundo, al borde de otro fragmento, en Xico Viejo (a 1839 msnm, con temperatura promedio anual de 18-20°C y una precipitación anual de 1350 mm). Para el caso de *C. miradoreense* (micro-endémica) el primer sitio al interior del fragmento, se ubica en la periferia de Xalapa (a 1335 msnm, con temperatura promedio anual de 18-20°C y una precipitación anual de 1750 mm) y el segundo, al borde, en Xico Viejo. Los datos climáticos de los fragmentos del bosque mesófilo se obtuvieron de las estaciones meteorológicas de Chiconquiaco (19°45' N y 96°49' W, 2040 msnm), Tembladeras (19°30' N y 97°07' W, 2960 msnm) y Xalapa (19°32' N y 96°55' W, 1390 msnm) correspondientes a los últimos 20 años (Figura 1).

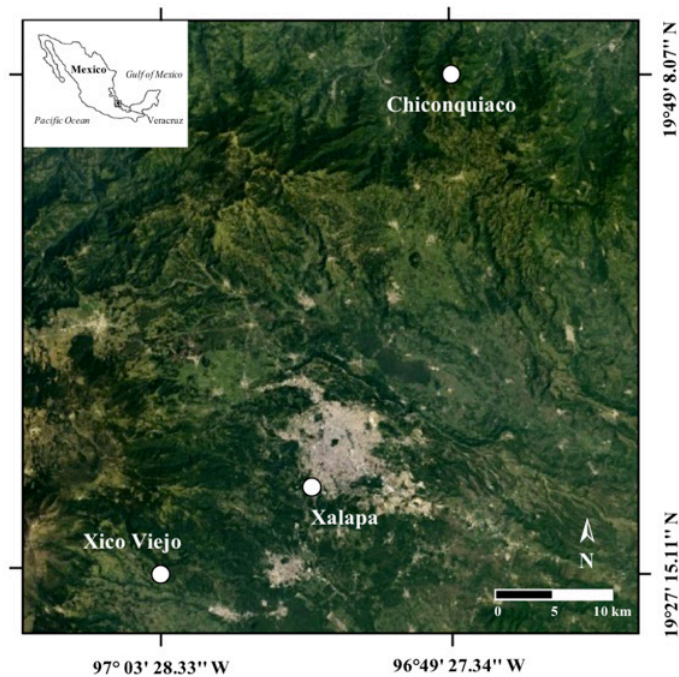


Figura 1. Mapa de distribución de las tres localidades estudiadas en el centro de Veracruz, México. Tomado de Google Earth Pro ©.

Las especies arbóreas que están presentes en todos los fragmentos de bosque mesófilo son *Carpinus caroliniana* Walter, *Clethra mexicana* DC., *Liquidambar styraciflua* L., *Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch, *Platanus mexicana* Moric. y *Quercus* L. spp, teniendo una altura del dosel de entre 25 y 30 m (Williams-Linera, 2002). No obstante, las características fisiográficas, condiciones ambientales y ubicación de los individuos de *Cestrum* varían entre los sitios. Chiconquiaco es un fragmento de bosque semi-conservado (19°49' N, 96°49' W), de propiedad privada (Sr. Pablo Hernández, com. pers.) donde los individuos de *C. elegans* se distribuyen en el interior del fragmento a lo largo de una ladera de 60° de pendiente con orientación N, cercano a un riachuelo. Xico Viejo es un fragmento de bosque perturbado (19°27' N, 97°03' W), también de propiedad privada (Sr. Juan Morales, com. pers.) Aquí coexisten ambas especies de *Cestrum* y los individuos se distribuyen en el borde del fragmento sobre una ladera de 50° de pendiente con orientación norte. El manejo agrícola del lugar consiste en cuatro años de cultivo (maíz y frijol) y dos años sin cultivar (Sr. Juan Morales, com. pers). Finalmente, el fragmento de Xalapa se encuentra en un área protegida de 30 ha (Santuario del Bosque de Niebla), decretada oficialmente hace más de cuatro décadas bajo el resguardo del Instituto de Ecología, A.C. (Gaceta Oficial de Veracruz, 1976), en donde los individuos de *C. miradorensis* se distribuyen en el interior del fragmento y a orillas de un arroyo con dos laderas de 35° de pendiente con orientación N-S (19°30' N, 96°56' W).

Muestreo de las poblaciones. Durante los meses de octubre y noviembre del 2004 al 2007 se muestrearon todos los individuos encontrados en un transecto de 100 por 30 m en cada fragmento (12,000 m² en total). Cada año, a cada planta se le tomaron datos de crecimiento, supervivencia y fecundidad. Los individuos se marcaron por medio de una etiqueta metálica con un número grabado en su superficie y se ubicó en un plano cartesiano. El crecimiento se registró a partir del volumen acumulado de un año a otro con la ecuación de un cono invertido donde el volumen $V = 1/3\pi(r_1 \text{ por } r_2) h$, donde r_1 y r_2 son los radios obtenidos de los diámetros perpendiculares y h es la altura de cada planta. Se definieron cinco categorías de tamaño con los siguientes límites de tamaño (en dm³): Plántulas ≤ 0.002 (con cotiledones) < Juvenil 1 < 0.01 < Juvenil 2 ≤ 0.10 < Adulto 1 ≤ 0.50 < Adulto 2. La categoría de semilla no se incluyó en el modelo por falta de información específica con respecto a esta fase de desarrollo (e.g., longevidad de semillas). Debido a que no fue posible asignar la paternidad de las nuevas plántulas, la fecundidad se estimó como reproducción anónima (Caswell, 2001), esto es la fecundidad promedio *per cápita* para cada clase de adultos y se calculó dividiendo el número de plántulas registradas en el año $t + 1$ entre la población de adultos del año t , ponderada por la contribución proporcional del individuo promedio de cada clase a la producción de semillas en el año t .

Distribución espacial, fructificación y germinación.

Se determinó el tipo de distribución espacial que tienen las plantas al seno de sus poblaciones en ambas especies en cada fragmento de bosque (i.e., agregado, al azar o regular) ubicando a cada individuo en un plano cartesiano a través del método basado en la función K de Ripley (Haase, 1995) utilizando el software Statistical Analysis Program (Duncan, 1995). Para evaluar si K es significativa, se obtuvieron sus intervalos de confianza al 95% a partir de simulaciones Montecarlo, reubicando aleatoriamente los puntos de muestreo (Duncan, 1995). Debido a que se desconoce la formación de banco de semillas en ambas especies se hicieron pruebas de germinación considerando dos condiciones de origen de semillas (borde e interior del fragmento). Se colectaron diez frutos maduros de 30 individuos reproductivos por fragmento (1200 frutos en total). Para *C. elegans* la colecta fue en el mes de mayo de 2007 y para *C. miradorensis* en mayo de 2005. Se midió el largo y ancho de cada fruto y se contó el número de semillas. Posteriormente se germinaron 20 semillas por individuo, escogidas de manera aleatoria bajo condiciones controladas (12 hrs de luz a 25°C y 12 hrs de oscuridad a 20°C sobre un sustrato de papel filtro mantenido a saturación de agua). Para determinar si existen diferencias significativas entre el número de semillas producidas por individuo entre sitios y entre especies se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) de dos vías y comparaciones múltiples de Tukey (Zar, 2010). Los porcentajes de germinación de las semillas de cada sitio se transformaron al arcoseno y se

analizaron con ANOVAs de dos vías y comparaciones múltiples de Tukey (Zar, 2010).

Matrices de proyección poblacional. Se construyeron tres matrices de transición anual (2004-05, 2005-06 y 2006-07) y una matriz promedio de tipo Lefkovich (Caswell, 2001) para describir la dinámica de cada población en cada fragmento (16 matrices en total). El modelo matricial básico se basa en la siguiente ecuación:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$$

donde \mathbf{n}_t y \mathbf{n}_{t+1} son vectores que contienen el número de plantas por categoría en los tiempos t y $t+1$, respectivamente, y \mathbf{A} es una matriz cuadrada no negativa (i.e., matriz de transición), cuyos elementos a_{ij} representan la probabilidad de transición o la contribución de los individuos de la categoría i en el tiempo t a la categoría j en el tiempo siguiente, $t+1$. Los valores de a_{ij} de la primera fila representan la fecundidad (i.e., el número de plántulas que produjo cada individuo de cada clase de tamaño en el período de t a $t+1$). Es decir, que en la matriz de transición están representados los valores de los procesos demográficos de supervivencia, crecimiento y fecundidad. La mortalidad está implícita en la matriz y puede obtenerse restando de uno la suma de todas las entradas de crecimiento y supervivencia de cada columna (Caswell, 2001).

Con el programa STAGECOACH (Cochran y Ellner, 1992) se obtuvieron los siguientes parámetros poblacionales de cada matriz: la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (w , vector derecho de A), el valor reproductivo específico por categoría de tamaño (v , vector izquierdo de A), la edad a la madurez sexual o a la primera reproducción (α_j), la longevidad máxima (L), la edad esperada de muerte condicionada al paso por el estadio de plántula, la supervivencia (lx) y el tiempo generacional, que es la edad promedio a la cual se reproducen los individuos (u_1). Para probar si los valores de λ difieren de la unidad, se calcularon sus intervalos de confianza al 95% a partir de un re-muestreo con reemplazo de los individuos de cada población, usando el lenguaje de programación R (Versión R 2.12.0, Venables y Smith, 2004). Las diferencias entre la distribución de tamaños observada por categorías y las distribuciones estables (w) calculadas para los diferentes sitios en los diferentes años se evaluaron usando el estadístico G -log likelihood ratio- (Zar, 2010).

Matrices de elasticidad. Se calcularon las matrices de elasticidad para las tres transiciones anuales y para la matriz promedio de cada fragmento utilizando las ecuaciones desarrolladas por Zuidema y Franco (2001) y Franco y Silvertown (2004) para evaluar la influencia relativa que tienen los cambios en las tasas vitales de supervivencia (o), crecimiento (g , incluido crecimiento negativo/retrogradación (p) y fecundidad

(ϕ) en la tasa de crecimiento de la población (λ). Los valores de las matrices de elasticidad promedio de cada especie y población se graficaron dentro del triángulo demográfico propuesto por Silvertown et al., (1993).

RESULTADOS

Distribución espacial, fructificación y germinación.

El tamaño de muestra inicial fue de 998 plantas (496 de *C. elegans* y 502 de *C. miradoreense*). La densidad poblacional de *C. elegans* fue mayor en el borde (Xico Viejo 295 ± 17 ind) que al interior de los fragmentos (Chiconquiaco 201 ± 17 ind), mientras que en *C. miradoreense* el patrón es inverso, con mayor densidad al interior (Xalapa 324 ± 4 ind) que en el borde (Xico Viejo 178 ± 10 ind) (Tabla 1). Las plántulas y juveniles fueron las categorías de tamaño más abundantes de *C. elegans* en el borde y para *C. miradoreense* fueron los adultos en el interior del fragmento (Figura 2). La distribución espacial de los individuos es de forma agregada en todos los fragmentos, aunque la dimensión de la agregación difiere entre especies. La mayor agregación la presenta *C. miradoreense* al interior de los fragmentos con relación al borde ($K = 1021.1$, I.C. = 464.5 y $K = 1225.2$, I.C. = 760.9, respectivamente). *C. elegans*, aunque también se distribuye de forma agregada, los parches tienen a ser más densos al borde que al interior de los fragmentos ($K = 1073.2$, I.C. = 720.1 y $K = 850.7$, I.C. = 471.9, respectivamente).

La cantidad de plantas reproductivas varió entre fragmentos y entre especies. Para *C. elegans* y *C. miradoreense* los sitios al interior de los fragmentos presentaron mayor número de individuos reproductivos en comparación con los del borde para ambas especies. En promedio, la producción de frutos por individuo reproductivo fue menor en *C. elegans* que en *C. miradoreense*. En todas las poblaciones, los adultos de mayor categoría son los que producen mayor cantidad de frutos. Se encontraron altos porcentajes de germinación en las semillas de *C. elegans* (83.2 ± 2.8) y *C. miradoreense* (84.5 ± 2.5), dichos porcentajes de germinación no difirieron entre especies ($F_{1,118} = 0.118$, $P = 0.732$) y ni entre los fragmentos de la misma especie ($F_{3,116} = 0.197$, $P = 0.898$) (Tabla 1).

Dinámica poblacional. Las matrices de transición promedio indican que la población de *C. elegans* al interior del fragmento está decreciendo ($\lambda = 0.929 \pm 0.028$) y la del borde se encuentra en equilibrio ($\lambda = 1.008 \pm 0.029$) (Tabla 2), mientras que para *C. miradoreense* en ambas condiciones las poblaciones están en equilibrio ($\lambda = 1.015 \pm 0.028$ en interior y $\lambda = 1.086 \pm 0.028$ en borde) (Tabla 3). Se observó que las tasas finitas de crecimiento poblacional variaron entre fragmentos y entre especies durante las tres transiciones anuales. Para *C. elegans* al interior del fragmento λ fue baja en el primer y tercer periodo ($\lambda = 0.906$ y $\lambda = 0.867$, respectivamente), y sólo en 2005-06 λ llegó al equilibrio ($\lambda = 1.019$). En el borde, se presentaron $\lambda > 1$ en los dos primeros años y una $\lambda < 1$ en el periodo

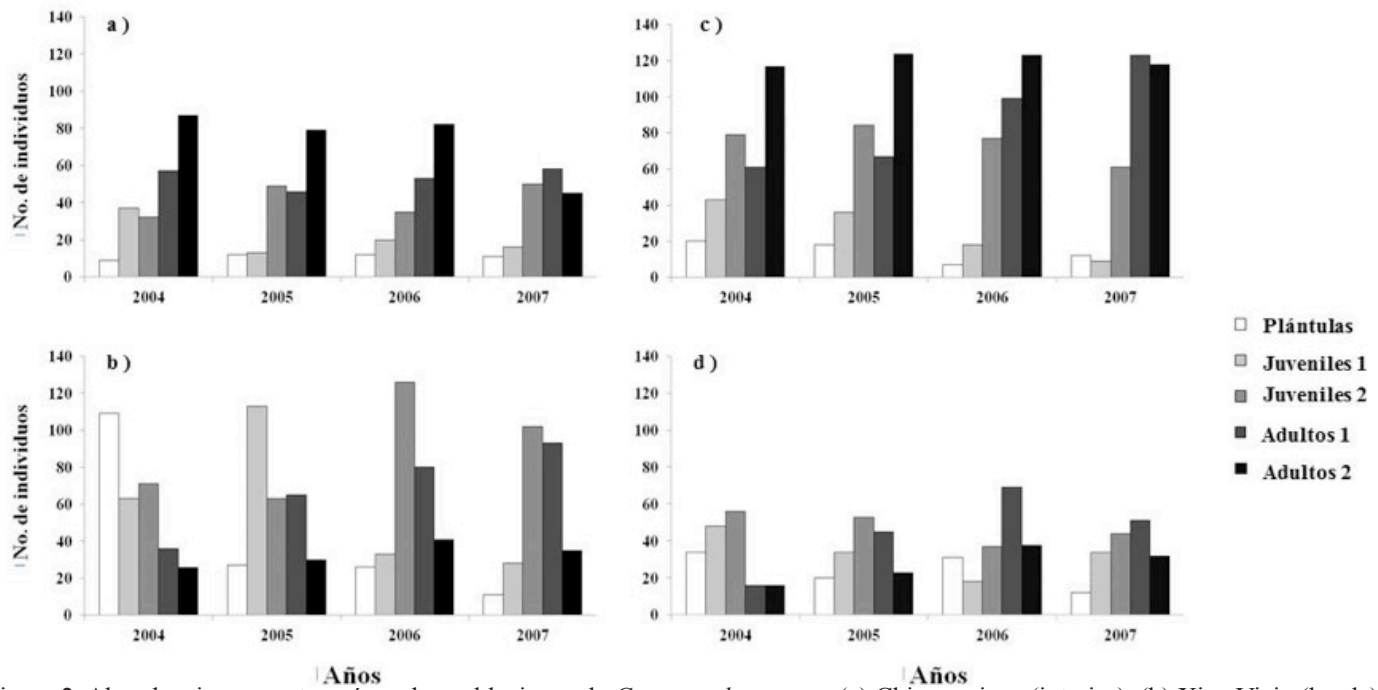


Figura 2. Abundancias por categoría en las poblaciones de *Cestrum elegans* en: (a) Chiconquiaco (interior), (b) Xico Viejo (borde) y de *C. miradorensis* en: (c) Xalapa (interior), (d) Xico Viejo (borde).

Tabla 1. Parámetros demográficos de *C. elegans* y *C. miradorensis* en fragmentos de bosque mesófilo del centro de Veracruz, México.

Especies	Población	Densidad (ind/ha)	Plantas Reproductivas	Frutos/Planta	Semillas/Fruto	% Germinación
<i>C. elegans</i> (regional)	Chiconquiaco (interior)	201 ± 17	35 ± 17.9	32.4 ± 7.6	14.1 ± 4.8	81.7 ± 3.6
	Xico Viejo (borde)	295 ± 17	27.5 ± 8.6	41.4 ± 13.2	16.8 ± 5.5	84.7 ± 2.1
<i>C. miradorensis</i> (micro-endemismo)	Xalapa (interior)	324 ± 4	66 ± 27.4	85.5 ± 79.4	8.6 ± 2.9	83.8 ± 2.5
	Xico Viejo (borde)	178 ± 10	28.5 ± 5.7	64.2 ± 22.2	10.4 ± 3.7	85.2 ± 2.6

2006-07 ($\lambda = 0.902$) (Tabla 2). Para *C. miradorensis*, se obtuvieron $\lambda > 1$ en casi todos los años y en ambas condiciones de bosque, salvo en el 2006-07 donde la λ del borde fue menor a la unidad ($\lambda = 0.867$) (Tabla 3). Al comparar la estructura poblacional observada y la distribución estable en categorías, no se encontraron diferencias significativas entre los sitios al interior del fragmento en ambas especies en al menos dos periodos (Tabla 4), mientras que en los sitios al borde de los fragmentos sí se encontraron diferencias significativas para ambas especies en los dos primeros periodos (Tabla 4). En general, las categorías de tamaño observadas al interior de los fragmentos, en ambas especies, indican alta proporción de individuos en las categorías de adultos, lo que sugiere que se trata de poblaciones maduras (Figura 2). Las poblaciones al borde de los

fragmentos para ambas especies presentan una mayor abundancia relativa en las categorías de menor tamaño (Figura 2).

La longevidad máxima proyectada a partir de las matrices de transición promedio sugieren que en *C. elegans* la vida media en ambos fragmentos es muy similar (16.8 años al interior y 14.7 años al borde). En tanto que en *C. miradorensis* la longevidad máxima es tres veces mayor al interior del fragmento (51.8 años) que en el borde (13.5 años). El tiempo generacional (μ_1) varió entre fragmentos y entre especies en los tres años. Las matrices promedio indican que el mayor tiempo generacional corresponde a *C. miradorensis* al interior del fragmento ($\mu_1 = 48.3$ años). Para el resto de las poblaciones, el tiempo generacional fue menor y muy

similar entre ellas: 11.8 años para el borde del fragmento de *C. miradoreense*, 13.3 y 11.9 años al interior y en el borde de los fragmentos de las poblaciones de *C. elegans*, respectivamente. La edad promedio a la que se alcanza la madurez sexual (α_s) en *C. elegans* fue mayor al interior que en el borde del fragmento (5.02 y 4.64 años, respectivamente). Del mismo modo para *C. miradoreense* fue mayor al interior que en el borde (5.08 y 4.53 años, respectivamente).

Los valores reproductivos por categorías de tamaño en ambas especies fueron mayores en los bordes. Se observa que, en todas las matrices de transición, la fecundidad se incrementa conforme las plantas aumentan de tamaño (Tablas 2 y 3). Las entradas en los valores de fecundidad varían entre fragmentos, pero no entre especies. El promedio de nuevos individuos reclutados para *C. elegans* fue mayor en el borde (21.3 ± 9.0 plántulas) que en el interior del fragmento (11.7 ± 0.6 plántulas), al igual que en *C. miradoreense* donde el reclutamiento en el borde (21.0 ± 9.5 plántulas) fue mayor que al interior del fragmento (12.3 ± 9.0 plántulas).

Las tablas de vida generadas por STAGECOACH a partir de las matrices de proyección de *C. elegans* y *C. miradoreense* en todos los fragmentos predicen una curva de supervivencia de Tipo III, donde la mortalidad es alta entre las categorías de menor tamaño. Durante el periodo 2006-07 se registraron las mayores tasas de mortalidad en todas las categorías de las cuatro poblaciones. En general, los valores de retrogresión a categorías inferiores en juveniles, adultos 1 y adultos 2 fueron altos. En *C. elegans*, la mayor retrogresión ocurrió en el 2006-07, cuando el 48.7% de los adultos 2 al borde y el 43.9% al interior presentaron un retroceso a categorías menores (Tabla 3). En *C. miradoreense*, las mayores retrogresiones también se presentaron en 2006-07 y en las categorías de adultos 2 (41.6% al borde y 20% al interior) (Tabla 4).

Análisis de elasticidad. Las matrices promedio de elasticidad indican que las especies pueden presentar comportamientos demográficos diferentes dependiendo de la región donde se ubican individuos al seno de las poblaciones. Así, se observa que la permanencia o estasis (*S*) es el proceso demográfico que más influye cuando las poblaciones se ubican al interior de los fragmentos (e.g., Chiconquiaco para *C. elegans* y Xalapa para *C. miradoreense*). En tanto que los procesos de crecimiento (*G*) y la fecundidad (*F*) tienen mayor aportación a las poblaciones cuando se encuentran en el borde del fragmento (Xico Viejo para ambas especies) (Figura 3).

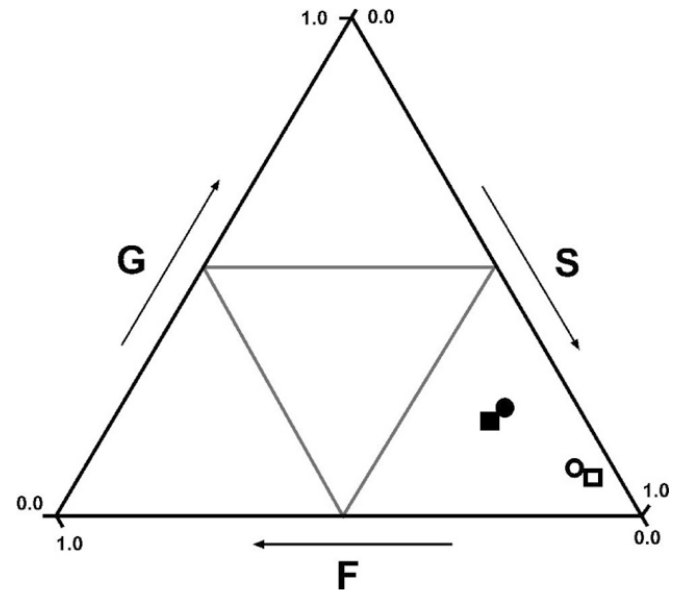


Figura 3. Ubicación de las poblaciones de *Cestrum* en el triángulo demográfico (sensu Silvertown et al., 1993). Los ejes representan las elasticidades de los procesos demográficos de fecundidad (*F*), crecimiento (*G*) y permanencia (*S*). Se representan los valores de las matrices promedio. Para de *C. elegans*, círculo abierto es Chiconquiaco (interior) y círculo cerrado Xico Viejo (borde), mientras que en *C. miradoreense*, cuadrado abierto es Xalapa (interior) y cuadrado cerrado Xico Viejo (borde).

DISCUSIÓN

Distribución espacial y estructura poblacional asociada al grado de endemismo. Rabinowitz (1981) menciona que una característica de las especies raras es su distribución geográfica restringida, la cual frecuentemente está relacionada con mecanismos de dispersión y establecimiento deficientes. Los resultados de este estudio indican que las poblaciones de *Cestrum elegans* y *C. miradoreense* tienen un patrón de distribución espacial agregado, sugiriendo que puede existir una limitación en el alcance de la dispersión para ambas especies (Jordano et al., 2004). No obstante, los parches de *C. miradoreense* (micro-endemismos) al interior de los fragmentos tienden a ser más densos que los de *C. elegans* (endemismo regional), lo que sugiere una sensibilidad mayor y la necesidad de condiciones óptimas, al interior de los fragmentos, para el establecimiento de las plantas. Por el contrario, *C. elegans*, tiene mayor heterogeneidad en la mayoría de los parámetros poblacionales, incluido el patrón de agregación espacial, lo que se ha relacionado con especies de mayor distribución dada su plasticidad para colonizar, dispersarse y responder en diferentes formas a las condiciones ambientales (cf. Octavio-Aguilar et al., 2019). En este sentido, el proceso de dispersión de frutos y semillas puede estar limitando la extensión y el tamaño de las poblaciones, lo cual ya ha sido reportado en especies perennes de larga vida, tanto raras como

comunes (Octavio-Aguilar et al., 2019; Cabrera-Toledo et al., 2019). Además de la limitación intrínseca en estos procesos a nivel local. Herrera y García (2010) mencionan que la fragmentación del hábitat incrementa la limitación en la dispersión de frutos y semillas a través del paisaje debido a la disminución en la actividad de los polinizadores y los dispersores, lo que puede afectar también los estadios demográficos posteriores, como la supervivencia de plántulas (Bruna et al., 2009). Esto cabría esperar dada la alta fragmentación del bosque mesófilo en los últimos años (Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014).

Para muchas especies es común que la etapa post-dispersión sea clave en el reclutamiento, ya que frecuentemente en esta etapa se da una elevada pérdida de frutos y semillas por depredación (Jordano, 2000; Castro-Laportte y Ruiz-Zapata, 2000). No obstante, existen casos de algunas especies raras de larga vida que no presentan depredadores o sus dispersores potenciales evitan las semillas debido a su alta toxicidad y con ello su dispersión también se ve limitada (Octavio-Aguilar et al., 2008). Para el caso del género *Cestrum*, se han aislado y caracterizado una variedad de compuestos en hojas y semillas, tales como saponinas, glucósidos, alcaloides, ácidos grasos y aceites esenciales (Riaz y Chaudhary, 1993), compuestos del metabolismo secundario que podrían estar restringiendo parcialmente la frugivoría y la consecuente dispersión de semillas. Cabe hacer mención que es limitada la información que se tiene sobre la historia natural de especies de *Cestrum* que pueda servir de base para estudios en profundidad de estos procesos (Montero-Castro, 2006). Por lo tanto, sería necesario realizar estudios al respecto para comprobar esta hipótesis y conocer a las especies del gremio polinizadores y dispersores de semillas. Otro reto importante que enfrentan los organismos que forman poblaciones agregadas es la alta competencia durante el establecimiento de la progenie, una vez dispersadas, las semillas sufren fuertes pérdidas debido a factores bióticos y abióticos, como la disponibilidad de luz y agua, la calidad de los micrositios, etc., que limitan la probabilidad de germinación y establecimiento de nuevas plántulas (Schupp, 1995; Lavergne et al., 2004; Münzbergová, 2005). En algunas especies endémicas, se han reportado asociaciones con condiciones micro-ambientales específicas necesarias para su establecimiento (Lesica et al., 2006; Octavio-Aguilar et al., 2019). Por esa razón se sugiere que la variación en densidades de los bancos de semillas y su germinación en el tiempo son blanco de selección natural (González-Astorga y Núñez-Farfán, 2000), lo cual propicia que solo llegan a emerger y establecerse los fenotipos mejor adaptados (Cabin et al., 1998).

A nivel de comunidad, Williams-Linera (1993) menciona que los bancos de semillas de los bosques mesófilos de la región central de Veracruz, pueden tener más de mil semillas por m² de suelo y que están conformados por hierbas (37%), arbustos (25%), árboles

(20%) y otras formas de vida (18%). Esto implica una alta competencia para germinar y establecerse para las especies que ahí habitan. En este sentido, Williams-Linera (1993) reporta la presencia de *C. miradoreense* en el banco de semillas de la zona del bosque mesófilo Xalapa. Al respecto, nosotros obtuvimos que, bajo condiciones controladas, en ambas especies, alrededor del 80% de las semillas germinan, esto no se refleja en condiciones naturales ya que el reclutamiento de nuevos individuos es bajo, excepto para la población de *C. elegans* en condición de borde, donde se observó un alto reclutamiento (Figura 2), esto es indicativo de que la mortalidad en esta fase del ciclo de vida es denso-dependiente (González-Astorga y Núñez-Farfán, 2000). Al respecto, los resultados de la genética de poblaciones de ambas especies indican que la selección natural está actuando durante el establecimiento de plántulas, favoreciendo un exceso de heterocigotos en la progenie (Reyes-Zepeda et al., 2013), lo que podría potenciar el establecimiento en un hábitat con alta biodiversidad y disponibilidad de agua, como los bosques mesófilos de montaña en México (Rzedowski, 1996; Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014). Lo anterior explica, en parte, las curvas de supervivencia de Tipo III encontradas en todas las poblaciones de *Cestrum*, caracterizadas por una mortalidad intensa al inicio de la vida y que disminuye hacia las etapas adultas. No obstante, los resultados indican que la selección natural estaría actuando con mayor intensidad sobre el borde de los fragmentos para la especie con la distribución más restringida (*C. miradoreense*), reflejando diferencias de mayor amplitud en los parámetros poblaciones entre las condiciones dentro y fuera del fragmento (Tabla 1). En conjunto, los datos genéticos (Reyes-Zepeda et al., 2013) y demográficos en cuanto a la pérdida de individuos reproductivos indican que *C. miradoreense* tiene un mayor grado de amenaza y sensibilidad a la fragmentación que *C. elegans*.

La distribución geográfica de *C. elegans* podría ser más amplia debido a que su estrategia de historia de vida le permite establecerse en lugares más abiertos (fragmentados). Una evidencia de esto es que se encontró con mayor abundancia poblacional en el borde del fragmento de Xico Viejo, aunado a que las transiciones de una categoría a otra son rápidas. Mientras que, *C. miradoreense* está aparentemente adaptada al sotobosque en fragmentos no perturbados, debido a que la mayor abundancia está al interior del fragmento de Xalapa y a que las categorías de adultos son más estables, longevas, con mayor componente reproductivo, son más densas y agregadas. No obstante, para probar esta hipótesis es necesario realizar un estudio que correlacione la distribución espacial de las plantas y las características del micro-hábitat (i.e., composición del suelo, banco de semillas, temperatura, humedad y heterogeneidad lumínica). Tales estudios ya se han realizado y proponen experimentos de tablas de vida y matrices integradas, para cuantificar el efecto de la variación ambiental sobre los parámetros

demográficos, genéticos y de historias de vida de las especies de forma conjunta e integral (Koons et al., 2016; Van Daalen y Caswell, 2020).

Dinámica poblacional y fragmentación del hábitat.

Franco y Silvertown (2004), así como Van Daalen y Caswell (2020), mencionan que los atributos demográficos y la dinámica poblacional varía sistemáticamente entre las especies dependiendo de su historia de vida y que su clasificación por grupos ecológicos diferenciados ofrece nuevos conocimientos sobre la relación entre la historia de vida, el hábitat y la estocasticidad ambiental, lo cual es importante para las especies endémicas (Silvertown et al., 1993; Schemske et al., 1994). En este sentido y considerando que *C. elegans* y *C. miradoreense* son especies filogenéticamente cercanas y que comparten la misma historia evolutiva dentro de los bosques mesófilos (Montero-Castro, 2006), ambas muestran un patrón demográfico similar. Esto apunta a que los atributos demográficos pueden tener un arrastre filogenético significativo, lo cual ha sido probado en especies del mismo género con distintas rarezas (cf. Bevill y Louda 1999; Lavergne et al., 2004). Ahora bien, hay diferencias entre los parámetros demográficos entre especies y entre sitios pues varían dependiendo de la ubicación de las poblaciones, ya sea en el interior o al borde de un fragmento. En este sentido, cabe resaltar que, independientemente de la especie, las poblaciones que ocurren en el interior de los fragmentos (Chiconquiaco para *C. elegans* y Xalapa para *C. miradoreense*), muestran elasticidades de permanencia altas y de fecundidad y crecimiento bajos. En otras palabras, la tasa de crecimiento de la población no depende del reclutamiento. Estas características de historia de vida son propias de plantas perennes de larga vida, con tiempos generacionales largos y altos valores de elasticidad para la permanencia (Franco y Silvertown, 2004), lo cual corresponde con los valores de longevidad (L) y tiempo generacional (μ_1) obtenidos en ambas especies (Figura 3). Mientras que, las poblaciones ubicadas al borde del fragmento (Xico Viejo, para ambas especies) muestran elasticidades que se ubican en un área más cercana al patrón de hierbas iteróparas de hábitats abiertos ubicadas en el centro del triángulo demográfico (Franco y Silvertown, 2004) (Figura 3). Esto se explica por el hecho de que el borde del fragmento demanda un crecimiento individual de las plantas y fecundidad más dinámicos.

Algunos meta-análisis han encontrado que los efectos negativos de la fragmentación varían dependiendo de la forma de vida de las plantas, la intensidad del disturbio y niveles de diversidad genética, y que estos efectos pueden diferir en los distintos procesos demográficos de las especies (Young y Clarke, 2000; Bruna et al., 2009; Jacquemyn et al., 2012; Tye et al., 2016). En el caso de las especies estudiadas de *Cestrum*, se ha encontrado alta diversidad genética ($P = 99.1$, $He = 0.397$ para *C. elegans*, datos sin publicar y $P = 99.6$, $He = 0.445$ para *C. miradoreense*, Reyes-Zepeda et al.,

2013) lo que permite suponer una mayor capacidad para responder a cambios ambientales, desde el punto de vista genético. No obstante, Lande (1988) menciona que los eventos estocásticos sí pueden tener una influencia significativa en la dinámica poblacional de las especies, sobre todo en la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), independientemente de sus niveles de diversidad genética. Estos eventos pueden llegar a generar cuellos de botella demográficos, como se ha reportado en especies raras y comunes después de un disturbio (Young et al., 1996; Bruna et al., 2009). Este fue el caso de la población de *C. elegans* ubicada en Chiconquiaco (interior del bosque), en donde los periodos 2004-05 y 2006-07 mostraron efectos negativos en las categorías de adultos y por ende disminuyeron su fecundidad, como resultado de los derrumbes y vientos generados por el paso de los Huracanes “Stan” (CNA, 2005) y “Dean” (CNA, 2007) sobre las costas veracruzanas (esta población es la más cercana al Golfo de México). Aun cuando se simuló un incremento de hasta un 50 % en la fecundidad de esta población, la tasa de crecimiento poblacional se mantuvo por debajo de la unidad ($\lambda =$

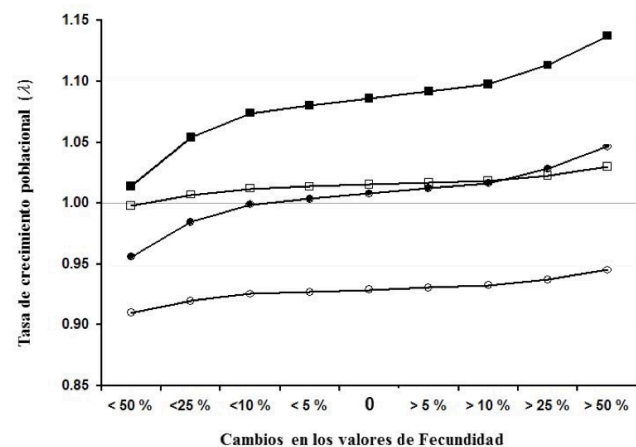


Figura 4. Simulación en los valores de la tasa de crecimiento poblacional (λ) en función de la variación porcentual de los valores de fecundidad. Círculos abiertos representan a *C. elegans* en Chiconquiaco (interior) y círculos cerrados en Xico Viejo (borde). Cuadros abiertos representan a *C. miradoreense* en Xalapa (interior) y cuadros cerrados en Xico Viejo (borde).

0.945, ver Figura 4).

Considerando que la fragmentación del hábitat en la zona de estudio comenzó hace más de cien años como producto de las actividades humanas (Gerez, 1992; Gómez-Díaz et al., 2018), los resultados de este trabajo sugieren que las poblaciones estudiadas tienen la posibilidad de mantenerse bajo condiciones de disturbio moderado (bordes de fragmentos) (cf. Grime, 1977), es decir, que se pueden recuperar bien después los disturbios asociados con la fragmentación, o bien que hay un efecto positivo de este proceso a nivel de la composición genética de las especies, algo que resulta ser paradigmático (e.g., *Acer saccharum* Marshall: Young et al., 1996, *Brongniartia vazquezii*

Dorado: González-Astorga y Núñez-Farfán, 2001). Cuando las poblaciones de las especies aquí estudiadas están al interior de los fragmentos funcionan de manera distinta, e.g., *C. elegans* decrece y *C. miradoreense* se mantiene estable. Esto sugiere que *C. elegans* es una especie adaptada a los claros y que *C. miradoreense* es una especie que se establece y crece mejor en condiciones estables al interior de los fragmentos, lo que se corrobora por la gran divergencia en la estructura poblacional entre el borde y el interior de esta especie con micro-endemismo. No obstante, el estudio genético de *C. elegans* revela una alta diferenciación poblacional ($F_{ST} = 0.178$, Reyes-Zepeda, datos no publicados) y un limitado flujo génico entre sus poblaciones, presuntamente como consecuencia de la fragmentación del hábitat. Contrario a estos resultados, *C. miradoreense* tiene poca diferenciación poblacional ($F_{ST} = 0.064$, Reyes-Zepeda et al., 2013) y la fragmentación del hábitat parece promover el flujo génico entre sus poblaciones. Sin embargo, si *C. miradoreense* se distribuye en un área menor (micro-endemismo), en fragmentos más conservados (mayor reproducción y densidad al interior de los fragmentos) y en condiciones más estables, entonces la aparente conectividad genética podría ser producto de una representatividad poblacional previa al disturbio, mientras que la mayor área de distribución para *C. elegans*, su aparente heterogeneidad demográfica así como la aparente respuesta positiva al disturbio, podría incrementar el efecto de divergencia genética por efecto fundador. En una especie del mismo género, *Cestrum parqui* Benth, los autores encuentran que la fragmentación del hábitat afecta la adecuación y el éxito reproductivo de las plantas debido a la disminución en

la efectividad de la polinización (Aguilar y Galetto, 2004). Bajo estos escenarios, es importante realizar estudios futuros sobre la biología reproductiva y los mecanismos de dispersión de polen y semillas en las especies de *Cestrum* estudiadas, para llegar a un mejor entendimiento de las estrategias de historia de vida y del grado de endemismo que presentan (Jacquemyn et al., 2012), sobre todo porque los resultados encontrados son contrarios a los de muchas especies cuya dinámica poblacional se ve altamente afectada por los procesos de fragmentación y perturbación del hábitat (Bruna et al., 2009; Bucharová et al., 2010; Tye et al., 2016).

Conociendo que el proceso de fragmentación en la zona de estudio tiene más de cien años, encontramos que las tasas de crecimiento poblacional de *C. miradoreense* se mantienen cercanas al equilibrio numérico tanto en el interior como en el borde de los fragmentos y que *C. elegans* está en equilibrio numérico en el borde del fragmento, pero su población decrece cuando se encuentra en condiciones de interior del fragmento, se puede considerar que las poblaciones estudiadas no están en peligro de extinción, aunado a que han transcurrido pocas generaciones bajo condiciones de fragmentación y haber estado sujetas a eventos de estocasticidad ambiental. Finalmente, se plantea que para mantener las poblaciones de *Cestrum* no sería suficiente proteger los fragmentos de bosque mesófilo, sino que será necesario considerar un manejo donde se evite el corte de individuos adultos por los lugareños para incrementar la fecundidad y el flujo génico, debido a que los adultos de mayor tamaño son los que producen mayor cantidad de semillas.

Tabla 4. Pruebas de G para comparar la estructura poblacional observada y la estructura estable de las categorías de tamaño de *C. elegans* y *C. miradoreense*.

Especie	Población	Transición	G	g.l.	P
<i>C. elegans</i>	Chiconquiaco (interior)	2004-05	5.38	4	ns
		2005-06	2.63	4	ns
		2006-07	18.81	4	< 0.05
<i>C. elegans</i>	Xico Viejo (borde)	2004-05	12.86	4	< 0.05
		2005-06	19.32	4	< 0.05
		2006-07	5.97	4	ns
<i>C. miradoreense</i>	Xalapa (interior)	2004-05	1.29	4	ns
		2005-06	16.14	4	< 0.05
		2006-07	3.92	4	ns
<i>C. miradoreense</i>	Xico Viejo (borde)	2004-05	13.97	4	< 0.05
		2005-06	12.57	4	< 0.05
		2006-07	10.16	4	ns

Tabla 2. Matrices de proyección poblacional de *Cestrum elegans* ubicadas en fragmentos de bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. Se presenta la distribución estable de categorías de tamaños (w), valor reproductivo específico por categorías de tamaño (V), tasa de mortalidad específica por categoría (qx) y el valor de λ con su I. C. al 95 %.

Chiconquiaco (interior)							Xico Viejo (borde)						
P	J ₁	J ₂	A ₁	A ₂	w	V	P	J ₁	J ₂	A ₁	A ₂	w	V
2004-05													
P			0.0316	0.1172	0.062	0.144				0.0936	0.9089	0.192	0.118
J ₁	0.778	0.135			0.070	0.167	0.963	0.127				0.199	0.129
J ₂		0.622	0.313	0.175	0.069	0.199	0.208	0.825	0.099	0.083	0.038	0.197	0.146
A ₁			0.500	0.404	0.080	0.263	0.236		0.732	0.333	0.038	0.210	0.191
A ₂				0.316	0.701	0.406	0.245			0.278	0.769	0.202	0.416
qx	0.222	0.243	0.156	0.105	0.149			0.037	0.048	0.169	0.306	0.154	
λ	0.906 ± 0.027						1.058 ± 0.033						
2005-06													
P			0.0381	0.1297	0.064	0.162				0.0844	0.6837	0.155	0.126
J ₁	1.000	0.231	0.102		0.103	0.165	0.889	0.080				0.135	0.156
J ₂		0.692	0.408	0.130		0.166	0.188	0.876	0.333	0.077	0.033	0.194	0.182
A ₁			0.449	0.457	0.127	0.231	0.219		0.603	0.508	0.300	0.305	0.231
A ₂				0.348	0.835	0.437	0.265			0.369	0.567	0.211	0.304
qx		0.077	0.041	0.065	0.038			0.111	0.044	0.063	0.046	0.100	
λ	1.019 ± 0.025						1.100 ± 0.031						
2006-07													
P			0.0421	0.1069	0.037	0.161				0.0234	0.2226	0.054	0.127
J ₁	0.833	0	0.171		0.102	0.167	0.731	0.212	0.016			0.064	0.157
J ₂		0.700	0.314	0.245	0.146	0.335	0.207	0.545	0.516	0.163	0.146	0.320	0.198
A ₁			0.400	0.377	0.293	0.368	0.214		0.325	0.475	0.341	0.385	0.227
A ₂				0.189	0.427	0.158	0.251			0.213	0.439	0.177	0.291
qx	0.167	0.300	0.114	0.189	0.134			0.269	0.242	0.143	0.150	0.073	
λ	0.867 ± 0.033						0.902 ± 0.025						
Promedio													
P			0.0373	0.1179	0.053	0.156				0.0671	0.6051	0.141	0.128
J ₁	0.870	0.122	0.102		0.086	0.167	0.861	0.140	0.005			0.141	0.150
J ₂		0.671	0.345	0.184	0.072	0.235	0.200	0.749	0.316	0.108	0.073	0.220	0.174
A ₁			0.450	0.412	0.167	0.307	0.222		0.554	0.439	0.227	0.295	0.216
A ₂				0.284	0.654	0.318	0.254			0.287	0.592	0.203	0.333
qx	0.130	0.207	0.104	0.120	0.107			0.139	0.111	0.125	0.167	0.109	
λ	0.929 ± 0.028						1.008 ± 0.029						

AGRADECIMIENTOS

Al CONACyT por la beca 171234 otorgada a F R-Z y al financiamiento parcial del proyecto INECOL A. C. 2003/10776 a J G-A. Agradecemos a Teresa Valverde, Dánae Cabrera-Toledo, María Luisa Castillo y Miriam Ferrer por los comentarios realizados al manuscrito. Silvia L. Contreras, Juan Carlos Reyes, Oscar Juárez,

Antonio Miranda y Claudia Gallardo colaboraron en los muestreos de campo, en especial al Sr. Juan Morales y Sr. Pablo Hernández propietarios de los fragmentos de bosque de Xico Viejo y Chiconquiaco, respectivamente. Este manuscrito es un homenaje a la memoria del Dr. Carlos Montaña Carubelli (1943-2015).

Tabla 3. Matrices de proyección poblacional de *Cestrum miradoreense* ubicadas en fragmentos de bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. Se presenta la distribución estable de categorías de tamaños (w), valor reproductivo específico por categorías de tamaño (V), tasa de mortalidad específica por categoría (qx) y el valor de λ con su I. C. al 95 %.

Xalapa (interior)							Xico Viejo (borde)						
P	J ₁	J ₂	A ₁	A ₂	w	V	P	J ₁	J ₂	A ₁	A ₂	w	V
2004-05													
P			0.0071	0.1501	0.063	0.149				0.2708	0.9792	0.239	0.117
J ₁	1.000	0.302			0.096	0.155	0.824	0.083	0.018	0.063		0.196	0.163
J ₂		0.605	0.164	0.034	0.217	0.190		0.917	0.161			0.181	0.190
A ₁			0.380	0.492	0.197	0.226			0.750	0.188		0.141	0.246
A ₂				0.328	0.889	0.426	0.280			0.688	0.750	0.242	0.285
qx		0.093	0.025	0.016	0.017		0.176		0.071	0.063	0.250		
λ	1.040 ± 0.019						1.151 ± 0.036						
2005-06													
P			0.0031	0.0548	0.029	0.169				0.0972	1.1576	0.235	0.098
J ₁	0.944				0.029	0.180	0.900					0.176	0.131
J ₂		0.972	0.075	0.032	0.111	0.186		0.853	0.132		0.043	0.150	0.185
A ₁			0.512	0.687	0.311	0.218			0.811	0.533	0.087	0.212	0.243
A ₂				0.224	0.871	0.520	0.246			0.444	0.783	0.226	0.343
qx	0.056	0.028	0.083	0.015	0.016		0.100	0.147	0.057	0.022	0.087		
λ	1.005 ± 0.020						1.200 ± 0.027						
2006-07													
P			0.0057	0.0930	0.039	0.148				0.0358	0.2508	0.058	0.154
J ₁	0.857				0.039	0.172	0.871	0.167	0.108			0.122	0.155
J ₂		0.833	0.091	0.049	0.145	0.206		0.611	0.432	0.188	0.105	0.339	0.182
A ₁			0.532	0.636	0.383	0.218			0.297	0.464	0.211	0.322	0.217
A ₂				0.232	0.772	0.394	0.255			0.174	0.526	0.158	0.292
qx	0.143	0.167	0.026	0.040	0.024		0.129	0.222	0.162	0.174	0.158		
λ	0.998 ± 0.021						0.880 ± 0.032						
Promedio													
P			0.0053	0.0993	0.045	0.156				0.1346	0.7959	0.192	0.116
J ₁	0.934	0.101			0.052	0.170	0.865	0.083	0.042	0.021		0.178	0.146
J ₂		0.803	0.110	0.038	0.161	0.194		0.794	0.242	0.063	0.050	0.196	0.184
A ₁			0.475	0.605	0.294	0.220			0.620	0.395	0.099	0.208	0.241
A ₂				0.261	0.844	0.448	0.260			0.435	0.686	0.226	0.313
qx	0.066	0.096	0.045	0.024	0.019		0.135	0.123	0.097	0.086	0.165		
λ	1.015 ± 0.020						1.086 ± 0.032						

LITERATURA CITADA

Achard, F., Eva, H.D., Stibig, H.J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. & Malingreau, J.P. (2002). Determination of deforestation rates of the World's Humid Tropical Forests. *Science* 297(5583), 999-1002. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1070656>

Aguilar, R. & Galetto, L. (2004). Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138(4), 513-520. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1451-9>

Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y. & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17(24), 5177-5188. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03971.x>

Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R. & Tabarelli. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research.

- Biological Reviews* 92(1), 326-340. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Batista, W.B., Platt, W.J. & Macchiavelli, R.E. (1998). Demography of shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology* 79(1), 38-53. DOI: <https://doi.org/10.2307/176863>
- Bevill, R.L. & Louda, S.N. (1999). Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13(3), 493-498. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97369.x>
- Bruna, E.M., Fiske, I.J. & Trager, M.D. (2009). Habitat fragmentation and plant populations: is What we know demographically irrelevant? *Journal of Vegetation Science* 20(3), 569-576. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01060.x>
- Bubb, P., May, L., Miles, L. & Sayer, J. (2004). Cloud Forest Agenda. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. Disponible en: http://www.unepwcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMW_bio_series/20.html
- Bucharová, A., Münzbergová, Z. & Tájek, P. (2010). Population biology of two rare fern species: Long life and long-lasting stability. *American Journal of Botany* 97(8), 1260-1271. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.0900351>
- Cabin, R.J., Mitchell, R.J. & Marshall, D.L. (1998). Do surface plant and soil seed bank populations differ genetically? A multipopulation study of desert mustard *Lesquerella fendleri* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 85(8), 1098-1109. DOI: <https://doi.org/10.2307/2446343>
- Cabrera-Toledo, D., González-Astorga, J., Vovides, A.P., Casas, A., Vargas-Ponce, O., Carrillo-Reyes, P., Nolasco-Soto, J. & Vega, E. (2019). Surviving background extinction: Inferences from historic and current dynamics in the contrasting population structures of two endemic Mexican cycads. *Population Ecology* 61(1), 62-73. DOI: <https://doi.org/10.1002/1438-390X.1008>
- Castro-Laportte, M. & Ruiz-Zapata, T. (2000). Biología floral y síndrome de polinización de cinco especies de *Cestrum* (Solanaceae). *Kurtziana* 28(2), 205-210.
- Caswell, H. (1982). Life history theory and the equilibrium status of populations. *The American Naturalist* 120(3), 317-339. DOI: <https://doi.org/10.1086/283993>
- Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA. USA. ISBN: 978-087-8930-96-8.
- CNA. (2005). Reseña del huracán “Stan” del océano Atlántico. Comisión Nacional del Agua. Servicio Meteorológico Nacional, Octubre 1-5. México, D.F. 4 p. <https://smn.conagua.gob.mx/tools/DATA/Ciclones%20Tropicales/Ciclones/2005-Stan.pdf>
- CNA. (2007). Reseña del huracán “Dean” del océano Atlántico. Comisión Nacional del Agua. Servicio Meteorológico Nacional, Agosto 13-23. México, D.F. 12 p. <https://smn.conagua.gob.mx/tools/DATA/Ciclones%20Tropicales/Ciclones/2007-Dean.pdf>
- Cochran, M. & Ellner, S. (1992). Simple methods for calculating age-based life-history parameters for age-structured populations. *Ecological Monographs* 62(3), 345-364. DOI: <https://doi.org/10.2307/2937115>
- Crone, E.E. (2016). Contrasting effects of spatial heterogeneity and environmental stochasticity on population dynamics of a perennial wildflower. *Journal of Ecology* 104(2), 281-291. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12500>
- D’Arcy & W.G. (1999). Red-flowered *Cestrum* and red-loving hummingbirds. In Nee, M., Symon, D.E., Lester, R.N., Jessop, J.P. (eds) *Solanaceae IV: advances in biology and utilization*. (33-43pp). Kew: Royal Botanic Gardens. ISBN: 978-190-0347-90-7.
- Duncan, R. (1995). *Statistical Analysis Programs. User manual*. Lincoln University, Canterbury, New Zealand.
- Esparza-Olguín, E. (2004). ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75(1), 17-32. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.1691>
- Esparza-Olguín, E., Valverde, T. & Mandujano, M.C. (2005). Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47(3), 229-245. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10144-005-0230-3>
- Franco, M. & Silvertown, J. (2004). A comparative demography of plants based upon the elasticity of vital rates. *Ecology* 85(2), 531-538. DOI: <https://doi.org/10.1890/02-0651>
- Gaceta Oficial de Veracruz. (1976). Decreto 156, Tomo CXV, No. 143 del 27 de Noviembre de 1976.
- Gerez, P. (1992). ¿Qué pasa en el Cofre de Perote? En: Boege, E., Rodríguez, H., eds. *Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. (151-157pp). México: CIESAS, Instituto de Ecología y Friederich Ebert Stiftung.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. & Ortega-Baes, P. (2003). Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69(2), 173-203. DOI: [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2003\)069\[0173:DTTTC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2003)069[0173:DTTTC]2.0.CO;2)
- Gómez-Díaz, J.A., Brast, K., Degener, J., Krömer, T.,

- Ellis, E., Heitkamp, F. & Gerold, G. (2018). Long-Term changes in forest cover in central Veracruz, México (1993-2014). *Tropical Conservation Sciences* 11(1), 1-12. DOI: <https://doi.org/10.1177/1940082918771089>.
- González-Astorga, J. & Núñez-Farfán, J. (2000). Variable demography in relation to germination time in *Tagetes micrantha* Cav. (Asteraceae). *Plant Ecology* 151(2), 253-259. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1026570623406>
- González-Astorga, J. & Núñez-Farfán, J. (2001). Effect of habitat fragmentation on the genetic structure of the narrow endemic *Brongniartia vazquezii*. *Evolutionary Ecology Research* 3(1), 861-872. https://inecol.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1005/70/1/424_2001-25.pdf
- Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111 (982), 1169-1194. <https://www.jstor.org/stable/2460262?seq=1>
- Gual-Díaz, M. & Rendón-Correa, A. (2014). *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. CONABIO, México. 352 p. ISBN 978-607-8328-07-9.
- Haase, P. (1995). Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6(4), 575-582. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236356>
- Haber, W.A. & Frankie, G.W. (1989). A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21(2), 155-172. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388706>
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C. & Settele, J. (2004). Predictors of species sensibility to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13(1), 207-251. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000004319.91643.9e>
- Herrera, J.M. & García, D. (2010). Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in *Ornithochorus* trees. *Conservation Biology* 24(4), 1089-1098. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01459.x>
- Honnay, O. & Jacquemyn, H. (2007). Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21(3), 823-831. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00646.x>
- Izco, J. (1998). Types of rarity of plant communities. *Journal of Vegetation Plants* 9(5), 641-646. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237282>
- Jacquemyn, H., Meester, L.D., Jongejans, E. & Honnay, O. (2012). Evolutionary changes in plant reproductive traits following habitat fragmentation and their consequences for population fitness. *Journal of Ecology* 100(1), 76-87. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01919.x>
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. En M. Fenner, editor. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. (125-166pp). Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK. ISBN: 978-085-1999-47-0.
- Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J.L. & García-Fayos, P. (2004). Procesos de limitación demográfica. En Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid, España. ISBN: 978-848-0147-38-5.
- Kabiel, H.F., Hegazy, A.K., Lovett-Doust, L., Al-Rowaily, S.L. & El-Nasser, A. (2016). Demography of the threatened endemic shrub, *Arbutus pavarii*, in the Al-Akhdar mountainous landscape of Libya. *Journal of Forest Research* 27(6), 1295-1303. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11676-016-0263-9>
- Koons, D.N., Iles, D.T., Schaub, M. & Caswell, H. (2016). A life-history perspective on the demographic drivers of structured population dynamics in changing environments. *Ecology Letters* 19(9), 1023-1031. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12628>
- Lavergne, S., Thompson, J.D., Garnier, E. & Debussche, M. (2004). The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107(3), 505-518. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13423.x>
- Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241(4872), 1455-1460. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.3420403>
- Lande, R. (1999). Extinction risks from anthropogenic, ecological and genetic factors. En: Landweber, L.F, Dobson, A.P., eds. *Genetics and the extinction of species*. (1-22pp). Princeton, NJ: Princeton University Press. ISBN: 978-069-1009-70-4.
- Leija-Loredo, E.G., Pavón, N.P., Sánchez-González, A., Rodríguez-Laguna, R. & Ángeles-Pérez, G. (2018). Land cover change and carbon stores in a tropical montane cloud forest in the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Journal of Mountain Science* 15(10), 2136-2147. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11629-018-4937-y>
- Lesica, P., Yurkewycz, P. & Crone, E.E. (2006). Rare plants are common where you find them. *American Journal of Botany* 93: 454-459. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11629-018-4937-y>

[org/10.3732/ajb.93.3.454](https://doi.org/10.3732/ajb.93.3.454)

doi.org/10.21135/893275389.012

Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science* 134(3), 1501–1506. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.134.3489.1501>

Octavio-Aguilar, P., Martínez-Falcón, A.P., Sánchez-González, A., Rojas-Martínez, A., Meerow W.A., Ramírez-Bautista, A., Ortiz-Pulido, R., Caballero-Cruz, P., Hernández-Rico, G.N. & Berriozabal-Islas, C.S. (2019). Influence of microhabitat on functional attributes of two columnar cacti with different distribution ranges. *Journal of Arid Environments* 162(1), 18-25. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.12.003>

Metcalf, C.J.E. & Pavard, E. (2007). All paths to fitness lead through demography. *Trends in Ecology and Evolution* 22(11), 553- 564. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.07.003>

Montero-Castro, J.C. (2006). Filogenia Molecular de *Cestrum* L. sección *Habrothamnus* (Endl) Schtl. (Solanaceae): Un proceso de diversificación rápida. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.

Ornelas, J.F., Sosa, V., Soltis, D.E., Daza, J.M., González, C., Soltis, P.S., Gutiérrez-Rodríguez, C., Espinosa de los Monteros, A., Castoe, T.A., Bell, C. & Ruiz-Sánchez, E. (2013). Comparative Phylogeographic Analyses Illustrate the Complex Evolutionary History of Threatened Cloud Forests of Northern Mesoamerica. *Plos One* 8(2), e56283. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056283>

Morales, C.L. & Galetto, L. (2003). Influence of compatibility system and life form on plant reproductive success. *Plant Biology* 5(5), 567-573. DOI: <https://doi.org/10.1055/s-2003-44794>

Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A.P., Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J., de la Cruz-Rodríguez, J., Hernández-Jonapa, R. & 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(1), 97–108. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9135-2>

Münzbergová, Z. (2005). Determinants of species rarity: Population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany* 92(12), 1987-1994. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.92.12.1987>

Nee, M. (1986). Solanaceae I. Flora de Veracruz. Fascículo 49. INIREB. Xalapa, Veracruz, México. http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/resumenes/FLOWER/49-nee_I.pdf

Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. In: Syngé, H. ed. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. (205-217pp). John Wiley and Sons, UK. ISBN: 0471-28004-6.

Nee, M. (2001). An overview of *Cestrum*. In Van Den Berg, R. G., Barendse, G. W. M., Van Der Weerden, G. M., Mariani, C., eds. *Solanaceae V: Advances in Taxonomy and Utilization*. (109-136pp). Nijmegen, University Press. ISBN: 978-903-7305-80-7.

Riaz, M., & Chaudhary, F. (1993). Chemistry of the medicinal plants of the genus *Cestrum* (Family Solanaceae). *Hamdard Medical* 36(1), 128-134.

Nunes, J., Fernández, T., Dominguez, J.M., Odete, V.A. & Laforga, V.A.L. (2006). Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) based on the physical mapping of repetitive DNA. *Genetics and Molecular Biology* 29(1), 97-104. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1415-47572006000100019>

Reyes-Zepeda, F., González-Astorga, J. & Montaña, C. (2013). Heterozygote excess by life-history stage in *Cestrum miradorensis* Francey (Solanaceae), a narrow endemic shrub in a Mexican cloud forest. *Plant Biology* 15(1), 176-185. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00613.x>

Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J. & Vovides, A.P. (2008). Populations dynamics of *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae): life history stages and management impact. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157(3), 381-391. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00814.x>

Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35(1), 25-44. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm35.1996.955>

Octavio-Aguilar, P., Rivera-Fernández, A., Iglesias-Andreu, L.G., Vovides, A.P., Pérez-Farrera, M.A., Martínez-Meléndez, M. & González-Astorga, J. (2018). Effect of disturbance on population dynamics of Mexican cycads. In Li N, Stevenson DW, Griffith MP, eds. *Cycad Biology and Conservation: The 9th International Conference on Cycad Biology*. (146-156pp). The New York Botanical Garden. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2018.00814.x>

Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M. & Bishop, J.G. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75(3), 584-606. DOI: <https://doi.org/10.2307/1941718>

Schupp, E.W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82(3), 399-409. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2018.00814.x>

[org/10.2307/2445586](https://doi.org/10.2307/2445586)

Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. (1993). Comparative plant demography: relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81(3), 465-476. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261525>

Stearns, S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press. ISBN: 978-019-8577-41-6.
Thompson, J., Lugo, A.E. & Thomlinson, J. (2007). Land use history, hurricane disturbance, and the fate of introduced species in a subtropical wet forest in Puerto Rico. *Plant Ecology* 192(2), 289-301. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9318-5>

Tye, M.R., Menges, E.S., Weekley, C., Quintana-Ascencio, P.F. & Salguero-Gómez, R. (2016). A demographic ménage à trois: interactions between disturbances both amplify and dampen population dynamics of an endemic plant. *Journal of Ecology* 104(6), 1778-1788. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12642>

Van Daalen, S. & Caswell, H. (2020). Variance as a life history outcome: Sensitivity analysis of the contributions of stochasticity and heterogeneity. *Ecological Modelling* 417(1), 108856. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108856>

Venables, W.N. & Smith, D.M. (2004). An introduction to R 2.0.1. The R development core team. Available at <http://www.r-project.org>

Williams-Linera, G. (1993). Soil seed bank in four lower montane forest of Mexico. *Journal of tropical Ecology* 9(3), 321-337. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400007379>

Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 11(10), 1825-1843. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020346519085>

Williams-Linera, G., Manson, R.H. & Isunza, E. (2002). La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso de suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8(1), 73-79. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2002.811307>

Young, A.G., Boyle, T. & Brown, A.H.D. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11(10), 413-418. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)

Young, A.G. & Clarke, G.M. (2000). Genetics, demography and viability of fragmented populations.

Cambridge University Press, Cambridge. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623448>

Zar, J.H. (2010). *Biostatistical analysis*. 5th ed. New Jersey: Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. ISBN: 978-032-1656-86.5.

Zuidema, P.A. & Franco, M. (2001). Integrating vital rate variability in to perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology* 89(6), 995-1005. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00621.x>