

Viabilidad de una población de *Zamia encephalartoides* (Gymnospermae) en el Cañón del Chicamocha ; implicaciones en conservación.

Mariana Fajardo (200722947)

La pérdida de hábitats naturales, la fragmentación de bosques, la sobre-explotación de tierras, la introducción de especies invasoras, la polución y el cambio climático son las principales causas de fenómenos como el aumento en las tasas de extinción de especies, pérdida de riqueza de especies en ecosistemas, pérdida de diversidad biológica en general (Dobson et al., 1997; Orians et al., 2001; Ribeiro et al., 2009) . La necesidad de entender y actuar sobre los fenómenos descritos ha llevado a una mayor importancia de la biología de la conservación en las ultimas décadas. El objeto de la biología de la conservación es generar conocimiento para apoyar acciones de conservación y preservar la diversidad de genes, poblaciones, especies y ecosistemas, que han sido afectados principalmente por intervenciones antropogénicas (Soulé, et al., 1980). La conservación ecológica ha enfatizado en poblaciones de plantas, ya que en diferentes ocasiones se ha resaltado el rol que cumplen estos organismos como captadores de energía que tienen fuertes efectos de niveles tróficos bajos a altos (Falk, D.A, 1992).

Las cycadas (Cycadales: Gymnospermae) son uno de los grupos de plantas más amenazados actualmente (IUCN,1993). Se encuentran en peligro de extinción principalmente por factores intrínsecos de las especies como dificultades de reproducción (López, C, 2011) y poblaciones muy reducidas (Norstog et al., 1998) y por factores como la destrucción de su hábitat y sobre-explotación de poblaciones (Donaldson, 2003; Osborne 1995). Adicionalmente, es uno de los grupos de organismos que han presentado mayor reducción en las tasas de crecimiento poblacional y mayor decrecimiento de riqueza de especies a causa de diversas intervenciones antrópicas (IUCN, 2003). Según Osborne (1995), muchas especies de cycadas actualmente están en riesgo de extinción a causa de 2 factores principales: destrucción de su hábitat natural y colectas ilegales de cycadas silvestres para tráfico ilegal. Dadas estas características, se evidencia la importancia de conservar este grupo de plantas, en donde las acciones deben estar enfocadas en tratar de asegurar la viabilidad de las poblaciones naturales basándose en procesos biológicos de las poblaciones del grupo (López, C, 2011).

Los análisis de viabilidad poblacional (PVA) son una herramienta que a partir de datos de tasas demográficas de las especies y modelos de simulación matemática permite determinar la viabilidad demográfica de una población o probabilidad de persistencia de la misma (Valverde, et al, 2004). Los PVA integran diferentes disciplinas como la ecología, la estadística, las matemáticas y la informática; y son la herramienta más utilizada para evaluar escenarios de amenaza de poblaciones naturales y potenciales estrategias de manejo de poblaciones (Caswel, H, 2001). Para realizar modelación de PVA se deben utilizar datos de tasas demográficas, como tasas de fecundidad, tasas de germinación de semillas, y tasas de supervivencia. Posteriormente se construyen matrices de proyección. Estas matrices son una forma algebraica que permite simular la dinámica poblacional y explorar diferentes escenarios de viabilidad de la población (Dinnetz, et al., 2000). Sin embargo, la matrices se restringen a estudiar la viabilidad de las poblaciones en unidades de tiempo discretas (Cordovez, J.M, 2012). Un nuevo método para realizar análisis de viabilidad poblacional (PVA) es con ecuaciones diferenciales ordinarias (ODE). El método con ecuaciones diferenciales ordinarias es un método determinístico continuo que permite estudiar viabilidad de poblaciones de manera continua (Cordovez, J.M, 2012).

El tiempo de muestreo para tomar los datos demográficos para usar modelos matemáticos que permitan explorar la dinámica de una población es bastante prolongado, especialmente si los ritmos de reproducción de las especies son supra-anales. Para este tipo de plantas se podría estimar un mínimo 3 años para coleccionar datos demográficos (López, C, 2011), debido a que la precisión de los

misimos determinan la validez de las simulaciones. Un limitante de la mayoría de modelos empleados en PVA es que son poco realistas pues asumen que las tasas demográficas (i.e: supervivencia, fecundidad, etc.) se mantienen constantes en el tiempo. Además de esto, usualmente se asume que el ambiente es homogéneo en tiempo y en espacio (Lennartson, et al., 2001). Estos supuestos han sido criticados en varias ocasiones en estudios de viabilidad de poblaciones de plantas puesto que podrían resultar en aproximaciones alejadas de la realidad y arrojar recomendaciones poco adecuadas con respecto a las verdaderas necesidades de conservación de las especies (Valverde, et al., 2004).

Con base en la crítica expuesta previamente, se han propuestos nuevos análisis de PVA en donde se involucran parámetros de estocasticidad ambiental y estocasticidad demográfica, variación aleatoria del ambiente y de las tasas demográficas respectivamente, con el fin de dar mayor realismo a los estudios. Por ejemplo, Marrero et al. (2007) realizaron un estudio de dinámica poblacional para una especie endémica de Canadá (*Helianthemum juliae*) bajo dos escenarios diferentes: asumiendo que no hay variabilidad ambiental y asumiendo que si hay estocasticidad ambiental. Los resultados obtenidos de estas dos simulaciones fueron considerablemente diferentes en cuanto a los valores de la tasa de crecimiento de la población y en cuanto a su viabilidad y probabilidad de extinción. Esto resalta la importancia de introducir la variabilidad ambiental al realizar un PVA. En particular, el estudio muestra cuales escenarios que incorporan estocasticidad ambiental asociada a cambios climáticos globales sugieren que la especie se encuentra en alto riesgo y por tal motivo se hace necesaria la implementación de programas de conservación inmediatos. Adicionalmente estudios como el de Negrón-Ortiz, et al (2000) muestran que factores medioambientales, como una temporada de fuego en el ecosistema, pueden ser determinantes en la dinámica y viabilidad de una población. Por tal motivo incluir variabilidad ambiental, en modelos de dinámica poblacional, resulta adecuado.

Por otro lado, estudios como el de Menges, et al. (2006), critican modelos que asumen estocasticidad ambiental y demográfica. La crítica se basa en que este tipo de modelos proponen que las tasas vitales de los organismos siguen una variación totalmente aleatoria. Sin embargo, en la naturaleza, las variaciones no son absolutamente aleatorias, sino que suelen variar bajo una “tendencia”. Por tal motivo Menges, et al. (2006) y otros, proponen incluir una hipótesis sobre la variabilidad de las poblaciones previamente a correr la simulación matemática. De esta forma los escenarios para conservación serán más adecuados, ya que se basan en una distribución de variabilidad dada por el conocimiento de la biología de las poblaciones en estudio (Quintana, 2011). Un ejemplo de esto, es el estudio de Menges y colaboradores (2006) en donde se realizaron simulaciones de viabilidad para plantas de la especie *Dicerandra frutescens* bajo dos escenarios. La primera simulación asumía total estocasticidad ambiental y la segunda involucraba una hipótesis previa sobre la importancia del fuego en la supervivencia de plántulas de esta especie. Los resultados de las dos simulaciones mostraron diferencias significativas. Se observaron trayectorias mucho más cercanas a la realidad al añadir la hipótesis sobre la afección de las plántulas por el fuego al algoritmo matemático empleado.

Zamia encephalartoides pertenece al grupo de la gimnospermas (plantas de semilla desnuda). Perteneciente al orden Cycadales y a la familia Zamiaceae. Esta especie es endémica de la región del Cañon del Chicamocha en el departamento de Santander, Colombia. Sólo se conocen dos poblaciones grandes de esta especie, lo cual resulta en que la especie esté altamente amenazada de extinción (López, C, 2012). *Zamia encephalartoides* presenta rasgos raros dentro de la familia Zamiaceae, como carecer de tallo subterráneo, crecer en bosque seco tropical y estar expuestas directamente a fuerte radiación solar. Los juveniles y plántulas presentan hojas “suaves” con mayor vulnerabilidad a depredación mientras que los individuos adultos adquieren hojas coriáceas, altamente resistentes a infecciones, patógenos o depredación (Norstog et al., 1998). Es una especie dioica con periodos reproductivos de aproximadamente 35 días hacia el mes de noviembre y

diciembre. En este periodo de tiempo ocurre la polinización y posterior fertilización. El crecimiento de la especie es lento y por esto el ciclo de vida puede extenderse decenas de años (Donaldson, J. 2003).

En este trabajo se realizan simulaciones de PVA, basadas en ecuaciones diferenciales ordinarias, para una población de *Zamia encephalartoides*. Las simulaciones se corrieron bajo dos tipos de escenarios: el primero asumiendo que no hay variabilidad ambiental y demográfica, y el segundo asumiendo variabilidad ambiental asociada con los patrones anuales de precipitación. En el caso de la variabilidad ambiental el escenario consiste en hacer fluctuar la mortalidad de plántulas y la tasa de germinación de semillas según los niveles de las precipitaciones en el Cañón en los últimos 50 años. Para escenarios con y sin variabilidad ambiental se realizaron simulaciones en el corto, mediano y largo plazo para tres tipos de amenazas potenciales para la viabilidad de las poblaciones: extracción ilegal de individuos, asincronía en la fase de reproducción, y deforestación. Lo anterior se realiza con el fin de brindar una valoración más adecuada sobre el estado de vulnerabilidad de la población endémicas del Cañón de Chicamocha, y así acercarse a brindar estrategias de conservación adecuadas y eficientes.

Las preguntas de investigación fueron: ¿Cuál es el efecto de la variabilidad ambiental en la viabilidad poblacional de Zamias? ¿Cuál es el efecto de las colectas ilegales de individuos en la dinámica de estas poblaciones? ¿Cuál es el efecto de una posible asincronía en los tiempos de reproducción de las hembras y los machos en el tamaño poblacional? ¿Qué porcentaje de destrucción del hábitat “soportaría” la población para continuar siendo viable? Una hipótesis a evaluar es: las colectas ilegales de individuos generarán un decrecimiento poblacional. Otra hipótesis es: las simulaciones bajo variabilidad ambiental llevarán a un menor número de individuos en las poblaciones en el largo plazo Otra hipótesis es: la población soportará una destrucción del hábitat máximo de 50% para continuar siendo viable. Y la última hipótesis es que una asincronía superior a la mitad de los días reproductivos conducirá a la población a la extinción.

Metodología:

El enfoque metodológico de este proyecto consta de una parte de recolección de datos en el campo y la segunda, matemática computacional. La recolección de datos en la localidad de Umpala en el Cañón de Chicamocha (Santander, Colombia) fue realizada durante 3 años y medio por la investigadora Cristina López Gallego, quien facilitó los datos de los censos de los primeros 3 años en cuanto a reproducción, crecimiento y supervivencia para realizar análisis matemáticos de la dinámica poblacional. La última toma de datos fue realizada en el mes de abril de 2012 cuando realizamos el último censo de tasas demográficas de las poblaciones en parcelas permanentes de 20m x 20m. Censamos nuevas plántulas que hubiesen germinado recientemente. Censamos la supervivencia y el crecimiento de plántulas antiguas contando en número de hojas y folíolos para cada individuo de las parcelas. Censamos la supervivencia y el crecimiento en juveniles contando para cada individuo el número de hojas y folíolos. Finalmente, para individuos adultos evaluamos también la supervivencia y el crecimiento contando número de hojas y folíolos. La reproducción de adultos se estimó con datos del número de conos y el tamaño de los conos con el número de esporófilos por fila y por columna identificando el sexo de cada individuo. Estos datos se evaluaron en comparación con los datos de los años anteriores para determinar las probabilidades de transición para los modelos matemáticos de dinámica poblacional, y así obtener las tasas de reproducción y supervivencia.

Las preguntas de investigación se evaluaron a partir simulaciones computacionales en el programa MatlabR2009b, un ambiente de programación que cuenta con paquetes estadísticos y una librería para resolver ODE numéricamente. Los paquetes estadísticos de este programa permiten realizar simulaciones bajo modelos clásicos (por ejemplo regresiones lineales) o bajo otros modelos más

“sofisticados” alterando los algoritmos matemáticos de cada corrida. A partir de mecanismos de programación permite trabajar con matrices, con ODE, implementar algoritmos o crear gráficos de diversos tipos (MathWorks, 2009). La construcción del algoritmo se hizo con dos premisas principales: que se ajustara a los datos obtenidos en campo y que se ajustara lo más cercanamente posible a la biología de *Zamia encephalartoides* en campo.

El primer paso en la construcción del algoritmo fue realizar un esquema general sobre el ciclo de vida de esta especie, con indicaciones de cada uno de los estadios y los parámetros para incluir en el modelo (Fig.1). Se determinaron cinco estadios: semillas, plántulas menores de 1 año, plántulas mayores de un año, juveniles y adultos. Posteriormente se crearon las ecuaciones diferenciales ordinarias para cada uno de los estadios en el ciclo de vida, incluyendo los términos que suman individuos a un estadio (por permanencia en el mismo estadio, paso de individuos de un estadio al siguiente y por la producción de semillas) y los términos que restan individuos al estadio (por mortalidad). Estas tasas demográficas están separadas para individuos masculinos y femeninos en el modelo del ciclo de vida de la población (anexo 1). El conjunto de las ecuaciones diferenciales ordinarias (ODE) permiten estudiar la dinámica de la población en el tiempo (Caswell, H, 2001). Fenómenos de reversión a un estadio anterior son bastante extraños en estas plantas y por ende no se incluyeron en el modelo. Se programaron dos tipos de escenarios: el primero se basa en las ecuaciones diferenciales ordinarias del anexo 1 y asume que no hay variabilidad ambiental. El segundo también se basa en las ecuaciones diferenciales del anexo 1, pero incluye una hipótesis de como las tasas de mortalidad de plántulas (δ_2) aumentan de manera inversa con las precipitaciones anuales, y la tasa de germinación fluctúa de la misma manera que las precipitaciones. Ambos modelos permiten simular cambios en el tamaño poblacional de cada estadio a partir de la solución numérica del sistema de ODE.

Ciclo de vida *Zamia Encephalartoides*

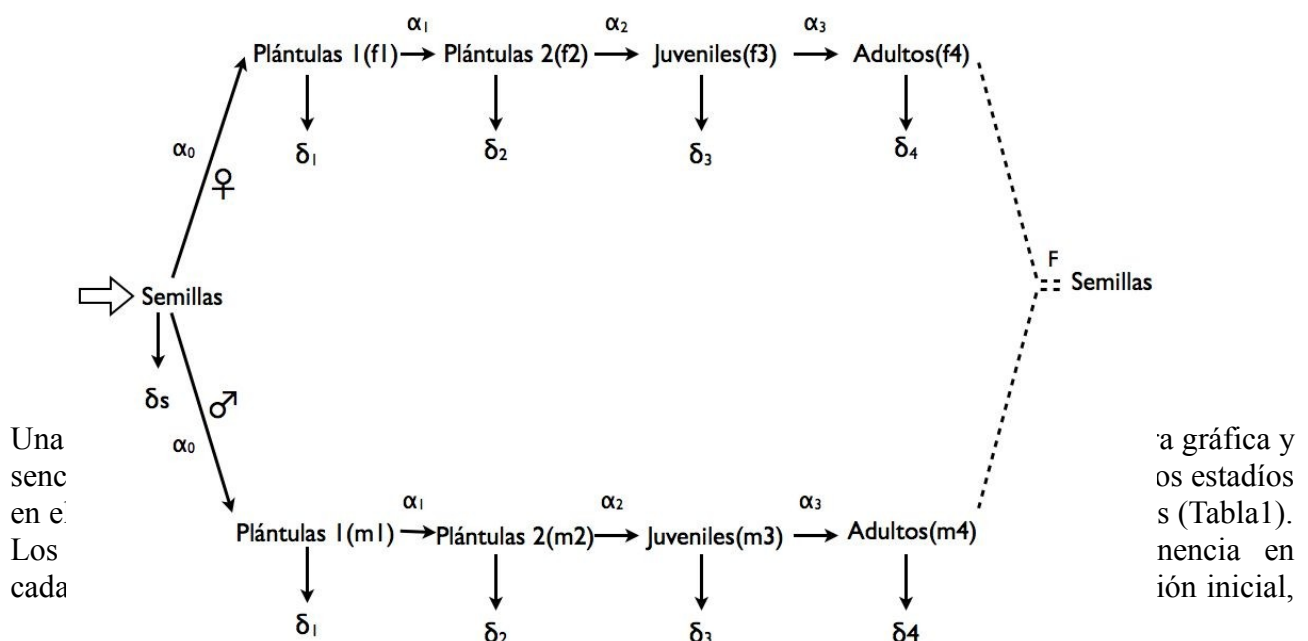


Fig. 1 Esquema del ciclo de vida de *Zamia encephalartoides*. 5 estadios cada uno con respectivo deltas y alphas. δ : tasas de mortalidad; α : tiempo de permanencia en cada estadio; α_0 : tasa de germinación; F: fecundidad.

meses de reproducción, tasa de fertilización, capacidad de carga de la población y tiempo de simulación, pueden variarse y de esta forma responder las preguntas de investigación.

Símbolo	Parámetro	Valor	Fuente de información
Alpha 0	Tasa germinación de semillas	2	Ajustado según datos C,López
Alpha 1	1/años de permanencia en estadio plántulas	1	Ajustado según datos C,López
Alpha 2	1/años de permanencia en estadio juvenil	0,4	Ajustado según datos C,López
Alpha 3	1/ años de permanencia en estadio adulto	0,125	Ajustado según datos C,López
Delta 2	Tasa de mortalidad de plántulas 2	0,31	Datos C, López,2011
Delta 3	Tasa de mortalidad de juveniles	0,22	Datos C, López,2011
Delta 4	Tasa de mortalidad de adultos	0,01	Datos C, López,2011
Delta S	Tasa de mortalidad de semillas	0,96	Datos C, López,2011
F	Tasa fertilidad (fecundidad)	3,65	Ajustado según ODE
K	Capacidad de carga de la población	4301	Según densidad en campo
Razón	Razón hembras: machos	01:01	Datos C, López,2011

Tabla1: Tabla con parámetros del modelo.

Debido a que los modelos permiten proyectar la viabilidad poblacional en el futuro, son útiles para determinar cuáles factores resultan ser determinantes en mayor o menor grado para asegurar la viabilidad de la población en el tiempo. Por ejemplo, se evalúa si las tasas de supervivencia de los individuos adultos o las plántulas tienen mayor o menor efecto en la dinámica poblacional de manera cualitativa con los resultados de las simulaciones de escenarios. Las simulaciones se realizaron para el corto plazo (10 años), mediano plazo (25 años) y largo plazo (50 años) en todos los escenarios.

Resultados:

Escenario de asincronía en periodos reproductivos de individuos hembras y adultos:

Al evaluar efectos de asincronía en los periodos reproductivos de los individuos macho y hembra, se observó que una sincronía parcial de 15 días lleva a una disminución en el número de individuos en todos los estadios en las simulaciones sin medioambiente (SMA) y en las que involucran medio ambiente(CMA). A pesar de la disminución en el número de individuos, la población sigue siendo viable en el corto, mediano y largo plazo.

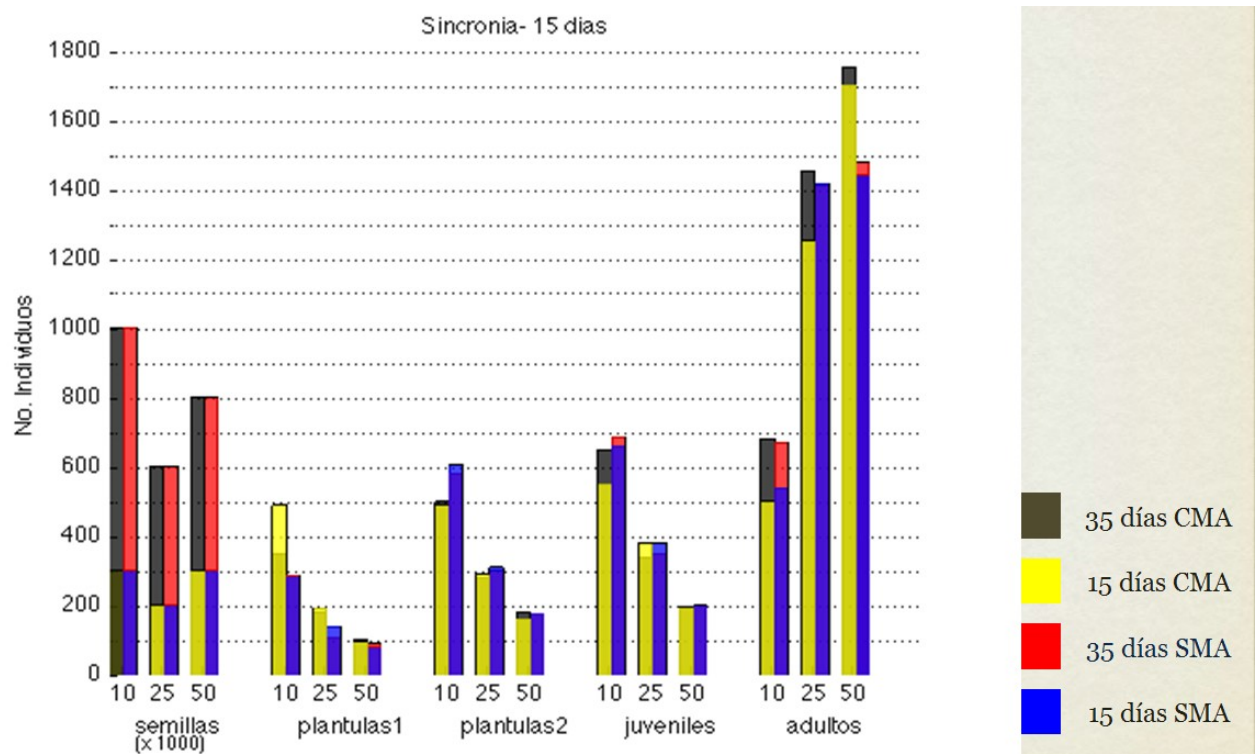


Fig 2: Número de individuos al final de las simulaciones para sincronía de 15 días. 10: simulaciones a 10 años, 25: simulaciones a 25 años; 50: simulaciones a 50 años. SMA: Sin variabilidad ambiental, CMA: Con variabilidad ambiental por fluctuaciones en las precipitaciones.

Al evaluar una sincronía parcial de únicamente 5 días, se observó una disminución drástica en el número de individuos en todos los estadios en las simulaciones SMA y en las CMA. El número de individuos llega prácticamente a cero en todos los estadios, exceptuando adultos que presenta un cierto número bajo de individuos. La disminución es tan abrupta que la población deja de ser viable en el corto, mediano y largo plazo.

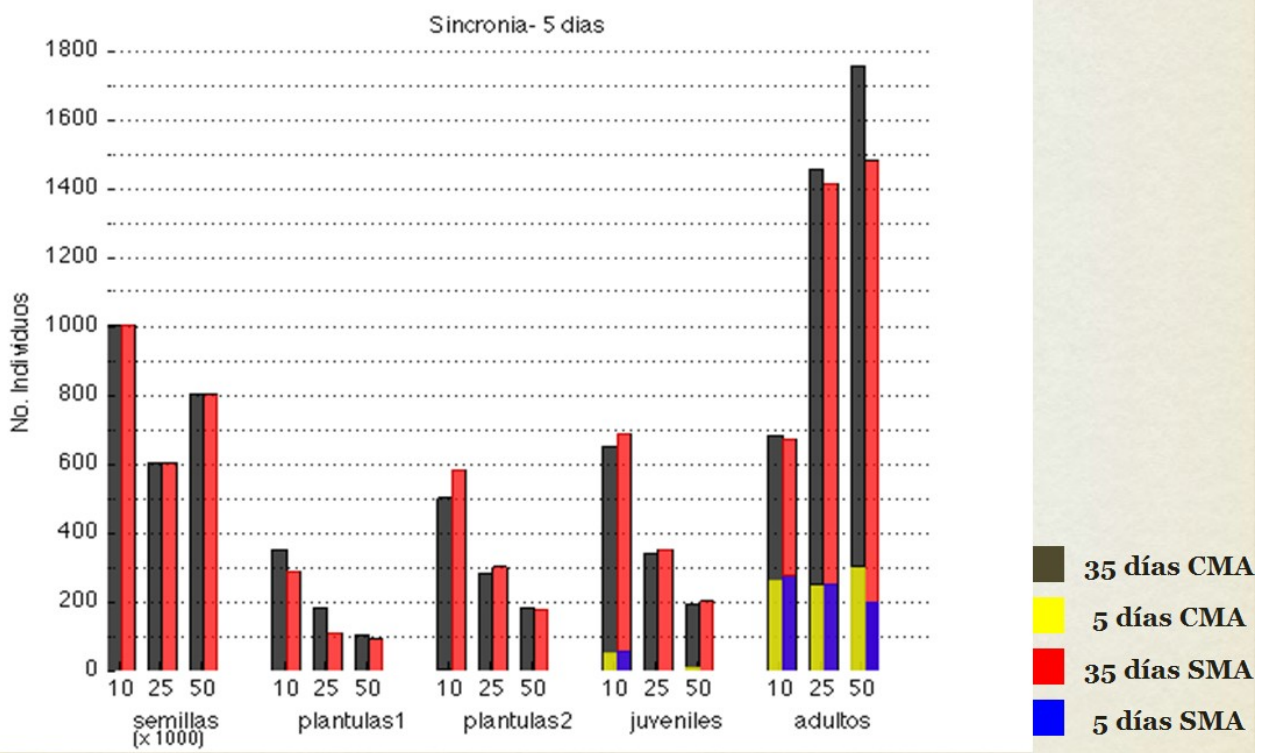


Fig 3: Número de individuos al final de las simulaciones para sincronía de 5 días. 10: simulaciones a 10 años, 25: simulaciones a 25 años; 50: simulaciones a 50 años. SMA: Sin variabilidad ambiental, CMA: Con variabilidad ambiental por fluctuaciones en las precipitaciones.

Escenario de extracción ilegal de individuos a través de aumento en las tasas de mortalidad:

La mortalidad de plántulas 2 es de 0.31 según los censos en campo. Al aumentar dicha mortalidad a 0.98 se está simulando el efecto de extracción ilegal de plántulas 2. Se observó que este aumento lleva a una disminución pequeña en el número de individuos en las simulaciones SMA y CMA. Este decrecimiento es leve y la población continúa siendo viable en el corto, mediano y largo plazo, incluso sin diferencias significativas con respecto al escenario con una mortalidad de 0.31.

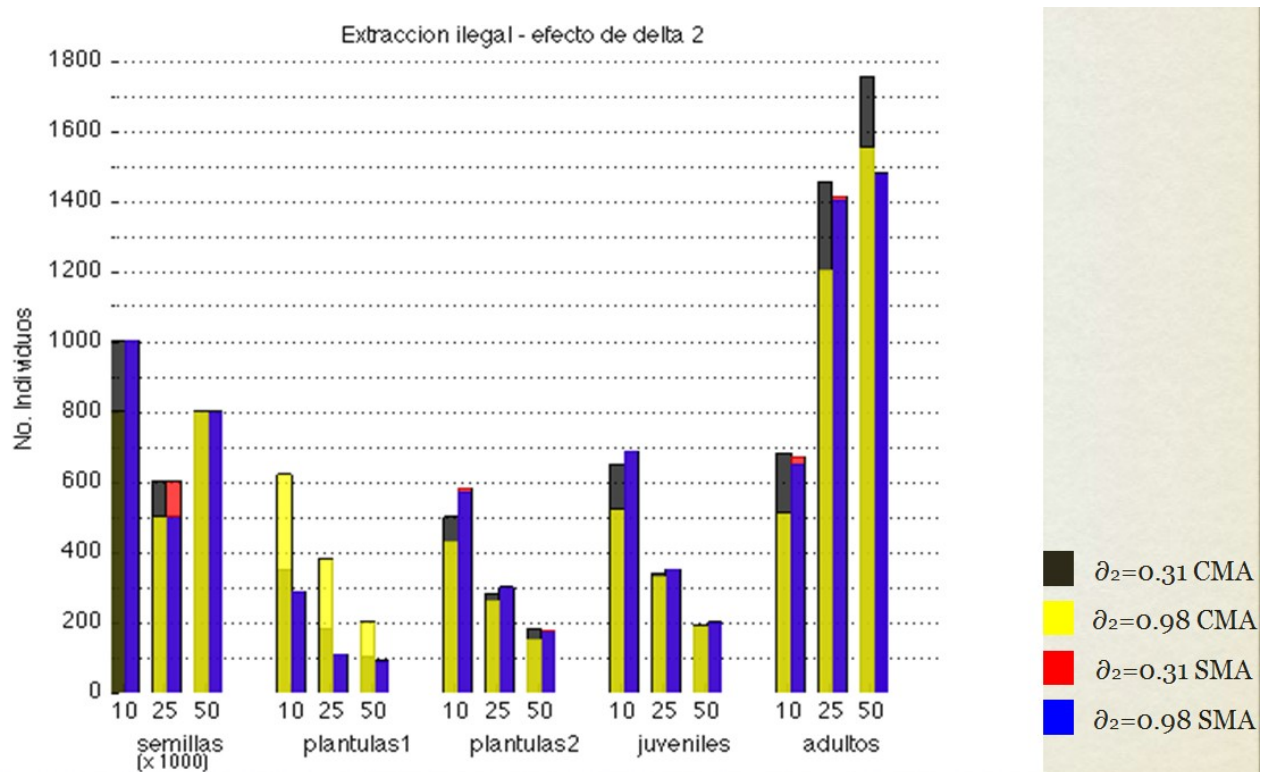


Fig 4: Número de individuos al final de las simulaciones para aumento en mortalidad de plántulas. 10: simulaciones a 10 años, 25: simulaciones a 25 años; 50: simulaciones a 50 años. SMA: Sin variabilidad ambiental, CMA: Con variabilidad ambiental por fluctuaciones en las precipitaciones.

La mortalidad de juveniles es de 0.22 según los censos en campo. Al aumentar dicha mortalidad a 0.98 se está simulando el efecto de extracción ilegal de juveniles. Se observó que este aumento lleva a una disminución en el número de individuos juveniles y adultos en las simulaciones SMA y CMA. A pesar de este decrecimiento la población continúa siendo viable en el corto, mediano y largo plazo.

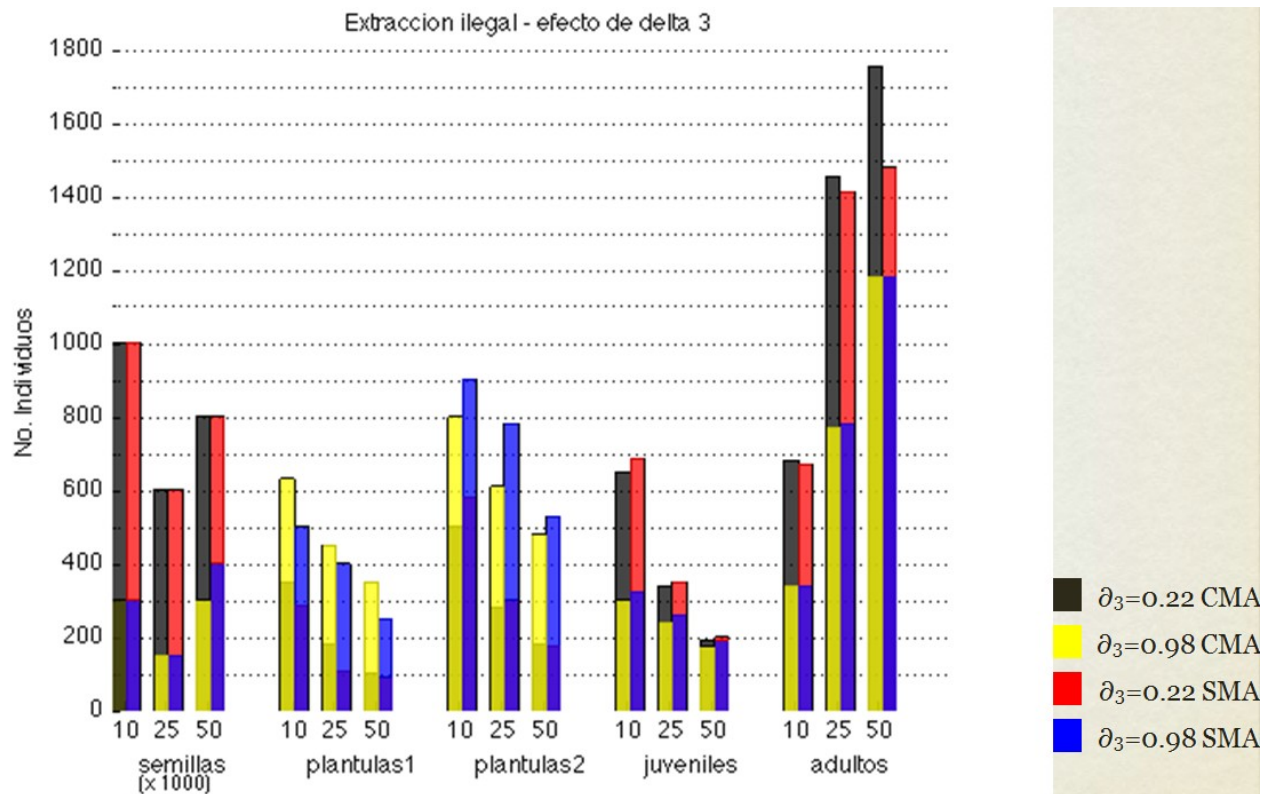


Fig 5: Número de individuos al final de las simulaciones para aumento en mortalidad de juveniles. 10: simulaciones a 10 años, 25: simulaciones a 25 años; 50: simulaciones a 50 años. SMA: Sin variabilidad ambiental, CMA: Con variabilidad ambiental por fluctuaciones en las precipitaciones.

La mortalidad de adultos es de 0.01 según los censos en campo. Al aumentar dicha mortalidad a 0.98 se está simulando el efecto de extracción ilegal de adultos. Se observó que este aumento lleva a una disminución significativa en el número de individuos en todos los estadios tanto en las simulaciones SMA y CMA. Este decrecimiento poblacional es significativo y lleva a que la población deje de ser viable en el corto, mediano y largo plazo. El número de individuos al aumentar la mortalidad de adultos a 0.98 es prácticamente cero en todos los estadios, (extinción de la población). Los escenarios de mortalidad de adultos de 0.01 y de 0.98 son significativamente diferentes.

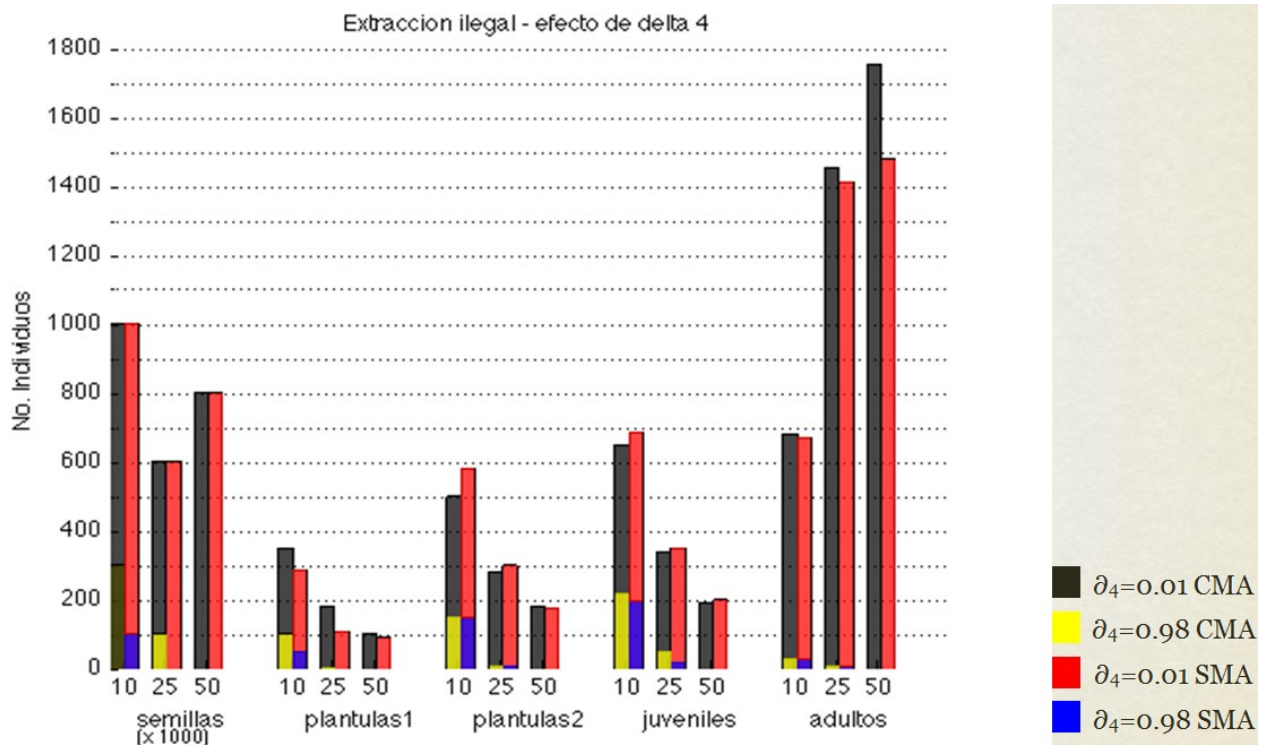


Fig 6: Número de individuos al final de las simulaciones para aumento en mortalidad de adultos. 10: simulaciones a 10 años, 25: simulaciones a 25 años; 50: simulaciones a 50 años. SMA: Sin variabilidad ambiental, CMA: Con variabilidad ambiental por fluctuaciones en las precipitaciones.

Escenario de destrucción del hábitat a través de disminución en la capacidad de carga de la población (K):

Al reducir esta capacidad de carga se está simulando indirectamente un escenario de destrucción del hábitat . Al reducir K a diferentes valores paulatinamente se observó una disminución en el número de individuos en todos los estadios tanto para simulaciones SMA y CMA. El decrecimiento poblacional es leve y la población continúa siendo viable hasta con un 85 % de hábitat destruido (K= 450).

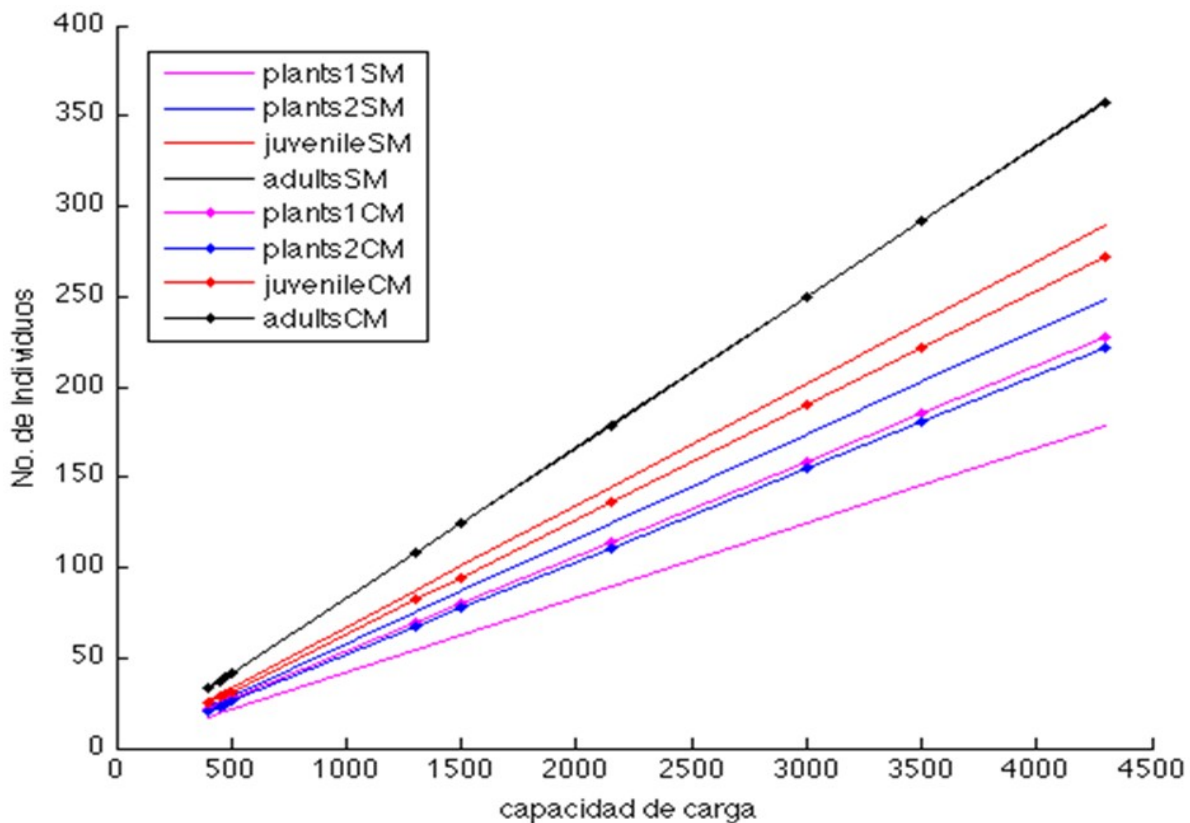


Fig 7: Número de individuos al final de las simulaciones para reducción en la capacidad de carga.

Discusión:

Asincronía en periodos reproductivos de individuos hembras y adultos:

Las simulaciones corridas bajo un escenario sin variabilidad ambiental evidencian que el tiempo mínimo de sincronía en los periodos reproductivos de las hembras y machos de la población es de seis días. Seis días sincrónicos es el periodo mínimo en el que la población es viable. Por otro lado, las simulaciones bajo la hipótesis de variabilidad ambiental de acuerdo a las fluctuaciones de precipitaciones muestran que se requiere de mínimo nueve días de sincronía para asegurar la viabilidad de la población. Esta diferencia en cuanto a las simulaciones sin variabilidad ambiental y aquellas con la hipótesis de la afección de las precipitaciones en la biología de la especie puede estar dada a causa del papel importante que puede estar jugando el medio ambiente en la biología reproductiva de la especie. Diferentes autores han estudiado el efecto del medio ambiente en la biología reproductiva de plantas. Por ejemplo, Delph y colaboradores (1997) estudiaron cómo la temperatura tiene un efecto directo en la producción de pólen y cómo la reproducción de diversas especies puede alterarse significativamente por aumentos de la temperatura ambiental. Galloway (2001) estudió el efecto de la concentración de nutrientes en el suelo en la reproducción y biología de una especie herbácea. Observó no sólo cómo la composición del suelo afecta las tasas de germinación sino también la viabilidad de las plántulas.

A partir de lo anterior se hace evidente la importancia de estudiar los factores “promotores” de la asincronía para la especie *Zamia encephalartoides* y así poder evaluar la pertinencia del análisis de PVA realizado en este trabajo en contexto de sincronía parcial. Se debe estudiar si aspectos como cambio climático, estrés fisiológico, concentración de nutrientes en el suelo, temperatura entre otros podrían desatar asincronía reproductiva para esta especie de cycadas. Un caso de sincronía parcial de ocho días en la población de *Umpala* puede llegar a tener un efecto drástico debido a que es una

población relativamente pequeña y el número de individuos decrece rápidamente. Estudiar a profundidad la fisiología de la especie es el primer paso para comprender que desataría asincronía entre machos y hembras de la especie *Zamia encephalartoides*.

Extracción ilegal de individuos de su hábitat natural:

Las simulaciones bajo un escenario sin variabilidad ambiental y aquellas con la hipótesis medioambiental presentan valores muy cercanos en cuanto al número final de individuos tanto en la variación en la mortalidad de plántulas, juveniles y de adultos. El hecho de que no se observen diferencias significativas entre el escenario sin variabilidad ambiental y con variabilidad ambiental puede ser una consecuencia de la alta “resistencia” de la especie a condiciones medioambientales extrema. La especie, en su estado natural, está expuesta a altas radiaciones solares, alta temperatura ambiental, en general condiciones extremas, y por esto puede estar ocurriendo que para ver un cambio en la dinámica poblacional las fluctuaciones medioambientales deben ser muy pronunciadas. Es decir que la especie no presenta alta vulnerabilidad a variaciones medioambientales por la propia fisiología altamente resistente de la especie. Por otra parte el hecho de que los escenarios evaluados sean extremos, con valores de mortalidad del 98 %, puede explicar la similitud entre las simulaciones con y sin variabilidad ambiental. Estudios como el de Chapin y colaboradores (1993) proponen una hipótesis evolutiva sobre la “resistencia” de las especies a condiciones medioambientales extremas: aspectos como tasas bajas de fotosíntesis, absorción de nutrientes, crecimiento son fundamentales en la “alta tolerancia medioambiental” de ciertas especies de plantas. A partir de esto se evidencia la alta probabilidad de que *Zamia encephalartoides* se acople a esta hipótesis debido a que presenta un aspecto fundamental que es el crecimiento lento y prolongado. Por otra parte se estudia cómo genéticamente puede ocurrir adaptativamente una mutación génica, que permita una alta tolerancia a cambios medioambientales (Chapin et al., 1993). Callaway y colaboradores (2005) plantean la posibilidad de que especies de plantas nativas evolucionaron con una alta tolerancia a condiciones medioambientales adversas y por ende presentan alta resistencia. Estos ejemplos ayudan a entender la posibilidad de que *Zamia encephalartoides* tenga caracteres genéticos evolutivos que le permitan un alto rango de tolerancia a fluctuaciones medioambientales sin que la viabilidad poblacional se vea afectada. Realizar estudios moleculares sobre el genoma de la especie puede ser un paso determinante no sólo para complementar el modelo, sino para entender más adecuadamente la dinámica poblacional de la especie.

Por otra parte, a partir de las simulaciones con alteraciones en las tasas de mortalidad de plántulas, juveniles y adultos, fue posible observar la “importancia” de cada uno de estos estadios en la dinámica poblacional. Un aumento en la mortalidad de plántulas no afecta la dinámica poblacional y esto puede ser a causa de que es un estadio inestable con alta probabilidad de muerte y altamente fluctuante en la población natural. Un aumento en la mortalidad de juveniles tiene un efecto mayor en la dinámica poblacional ya que el número de individuos decrece, sin embargo, la población continúa siendo viable. Esto puede estar ocurriendo a causa de que es un estadio de transición, con mayor estabilidad y por ende afecta la dinámica poblacional. Sin embargo, el estadio adulto es el más importante en la dinámica de la población. Aumentar la tasa de mortalidad de adultos a 0.98 conduce a la extinción de la población ya que todos los valores de individuos finales alcanzan el cero. Esto puede ser a causa de que la estabilidad demográfica de los adultos es mucho mayor, es decir la probabilidad de que un individuo adulto fluctúe, se muera, se enferme etc... es mucho menor. Por otra parte, los adultos, son los productores de semillas de la población y por ende juegan un papel determinante en la viabilidad poblacional. El estudio de Brubaker (1986) analiza la influencia del cambio climático en la dinámica poblacional de árboles con largos ciclos de vida. El estudio concluye que los parámetros más importantes en la dinámica poblacional de estas plantas son: productividad de semillas, dispersión de semillas, estabilidad de los individuos frente fluctuaciones medioambientales y competencia. Esto corrobora el porqué de la importancia de los

individuos adultos en una especie con largo ciclo de vida como es el caso de *Zamia encephalartoides* en la cual los individuos adultos son los productores de semillas, están atados a la dispersión de semillas y presentan mayor estabilidad frente a fluctuaciones medioambientales. Por otro lado, Adams y colaboradores (2005) realizan un estudio que muestra la importancia de las semillas en la viabilidad poblacional de una planta herbácea en peligro de extinción. La importancia de los adultos en *Zamia encephalartoides* puede estar dada justamente porque los adultos son los generadores de semillas, lo que significa que anualmente están contribuyendo al crecimiento poblacional y este “insumo” puede ser crítico para la viabilidad de la población.

Destrucción del hábitat natural:

Al disminuir progresivamente la capacidad de carga de la población se está simulando indirectamente un escenario de aumento en la deforestación del bosque. Las simulaciones al disminuir los valores de K muestran una disminución en el número final de individuos en todos los estadios. Los valores finales son similares para las simulaciones SMA y CMA. La población continúa siendo viable para valores muy altos de deforestación. La población “resiste” incluso, una deforestación de aproximadamente 85% lo cual es una intervención bastante significativa en el ecosistema. Esta “resistencia” de la población a altas tasas de deforestación puede ser una explicación para la antigüedad de la especie. Probablemente el hecho de que el grupo de las cycadas sean consideradas “fósiles vivientes” se correlaciona con el hecho de la capacidad de adaptación del grupo a condiciones extremas. Este escenario de inercia filogenética de la especie debe ser estudiado más exhaustivamente, analizando las caracteres de la especie que pueden ser causa de su alta resistencia a condiciones adversas. A pesar de esto, resulta importante resaltar que dicho escenario podría variar si se incluyeran más factores claves al modelo. Por ejemplo si se incluyese efectos de cambio climático, efecto de borde y ecología de los polinizadores, entre otros, al modelo se podría observar una mayor vulnerabilidad de la población. Es preciso estudiar cuáles factores son de mayor importancia en la supervivencia y reproducción de la especie para intentar añadirlos al modelo y de esta forma evaluar la dinámica poblacional con la mayor precisión posible.

Los modelos deben incluir un mayor número de variables para poder dar estrategias adecuadas con respecto al porcentaje de deforestación que puede “resistir” la población. Las estrategias de conservación serán más adecuadas en la medida en que más parámetros claves en la dinámica poblacional sean involucrados. No es preciso decir que la población Umpala resistiría una deforestación de hasta un 85 % porque hay parámetros que no se están teniendo en cuenta, y por ende sería una estrategia irresponsable e imprecisa.

Conclusiones y perspectivas:

Luego del análisis de PVA realizado se concluye que los planes de conservación de la especie *Zamia encephalartoides* deben estar enfocados principalmente en individuos adultos. La extracción de individuos debe ser limitada de la forma más vehemente posible, sin embargo una alternativa para un programa de extracción sostenible es que las extracciones realizadas sean preferiblemente de plántulas o de individuos juveniles.

Para poder realizar una correcta recomendación para un plan de conservación en cuanto a la destrucción del hábitat es necesario incorporar al modelo variables de la biología de los polinizadores, efecto de borde, efecto de cambio climático y fluctuaciones anuales en las radiaciones solares en el Cañón del Chicamocha.

Finalmente a futuro se proyecta pasar del modelo determinístico creado a uno probabilístico, no sólo para poder realizar pruebas estadísticas que permitan sustentar la validez de los datos y hacer comparaciones estadísticas, sino también para evaluar escenarios a futuro con porcentajes de

probabilidades de ocurrencia. Al transformar el modelo en uno probabilístico, la precisión y exactitud del modelo puede ser medida y por ende las estrategias de conservación que se brinden serán más adecuadas.

Bibliografía:

Adams, V.M; Marsh, D.M & Kno, J.S. (2005). Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb. *Biological Conservation*.124:425-436

Brubaker, L. (1986). Responses of tree populations to climate change. *Plant ecology*. 67: 119-130.

Callaway,R. M; Ridenour, W. M; Laboski, T; Weir,T & Vivanco, J.M. (2005). Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *Journal of Ecology*, 93: 576–583.

Callejas, R. (2011). Comunicación personal, Universidad de Antioquia, Medellín: Colombia.

Caswel, H. (2001).Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinaeur Associates, 2nd ed. Sunderland.

Chapin, F.S; Kellar, A & Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American journalist*: 142: 78-92.

Cordovez, J.M (2012). Comunicación personal. Universidad de los Andes. Bogotá-Colombia.

Delph, L. F; Magnus,H.J & Stephenson, A.G. (1997). How environmental factors affect pollen performance: ecological and evolutionary perspectives.. *Ecology* 78:1632–1639

Dinnetz, P and Nilsson, T. (2000). Population viability analysis of Saxifraga cotyledon, a perennial plant with semelparous rosettes. *Plant ecology*. 159

Dobson, A.P; Bradshaw, A.D and Baker, J.M. (1997). Hopes for the future: Restoration ecology and conservation Biology. *Science*: 515.

Donaldson, J.S (2003) Status survey and conservation action plan: cycads. IUCN/SSC Cycads Specialist Group. IUCN, Cambridge

Falk, D.A. (1997). From conservation biology to conservation practice: strategies for protecting plant diversity. USA.

Galloway, L.F. (2001). Parental environmental effects on life history in the herbaceous plant *Campanula americana*. *Ecology* 82:2781–2789.

IUCN, The World Conservation Union. (2003). Cycads: Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge. UK.

IUCN. 1993. Draft IUCN Red List Categories. IUCN, Gland, Switzerland

López Gallego, C. (2011). Comunicación personal, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

López Gallego, C. (2012). Comunicación personal, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

Marrero, M; Oostermeijer, G.B, Carque-Alamo, E and Bañares-Baudet, A. (2007). Population viability of the narrow endemic Helianthemum juliae (CISTACEAE) in relation to climate variability. *Biological conservation*.136

MatWorks (2009). Tomado de internet el 2 de mayo en: http://www.mathworks.com/products/matlab/?s_cid=wiki_matlab_15

Menges, E.S, Quintana-Ascencio, P.F , Weekley, C.W, and Gaoué, O.G. (2006). Population viability analysis and fire return intervals for an endemic Florida scrub mint. *Biological Conservation*

Negron-Ortiz, V & Breckon, G.J. (2000). Effects of fire season and postfire herbivory on the cycad Zamia pumila (Zamiaceae) in slash pine savanna, everglades national park, Florida. *Int. J. Plant Sci.* 161: 659-669.

Norstog, K.J & Nicholls, T.J. (1998). *Biology of cycads*. Comstock Publishing Associates. USA.

Orians, G.H and Soulé, M.E. (2001). *Conservation Biology*. Society for conservation biology. Washington, USA.

Osborne, R. (1995) The world cycad census and a proposed revision of the threatened species status for Cycad taxa. *Biol Conserv* 71.

Quintana Ascencio, P. (2011). Comunicación personal, profesor asociada, Universidad de Florida: USA.

Ribeiro, M.C; Metzger, J.P; Martensen, A.C; Ponzoni, F.J and Hirota, M.M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *SciVerse- Elsevier*.

Soulé, M.E. and Wilcox, B.A. (1980). *Conservation biology: An evolutionary- ecological perspective*. Sinauer Associates; USA.

Valverde, T; Quijas, S; Lopez-Villavicencio, M and Castillo, S. (2004). Population dynamics of Mammillaria magnimamma Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170.

Literatura de apoyo:

Octavio-Aguilar, P; González-Astorga, J & Vovides, A.P. (2007). Population dynamics of the Mexican cycad Dioon edule Lindl. (Zamiaceae): life history stages and management impact. *Botanical journal of Linnean Society*. 157:381-391.

Clark, D.B & Clark, D.A. (1987). Temporal and environmental patterns of reproduction in Zamia Skinneri, a tropical rainforest Cycad. *The journal of ecology*. 75: 135-149.

Clark, D.B & Clark, D.A. (1988). Leaf production and the cost of reproduction in the neotropical Rain Forest Cycad, Zamia Skinneri. *The journal of ecology* . 76:1153-1163.

Clark, D.B; Clark, D.A & Grayum, M.H. (1992). Leaf demography of a neotropical rain forest Cycad, Zamia skinneri (Zamiaceae). *American journal of botany*. 79: 28-33.

Lopez-Gallego, C & O'Neil, P. (2009). Life-history variation following habitat degradation associated with differing fine-scale spatial genetic structure in a rainforest cycad. *Population ecology*. 52: 191-201.

Lopez-Gallego, C. (2007). Demographic variation in cycad populations inhabiting contrasting forest fragments. *Biodiversity conservation*. 17: 1213-1225.

- Negrón-Ortiz, V & Breckon, G.J. (2004). Population structure in Zamia debilis (Zamiaceae). I. Size classes, leaf, phenology and leaf turnover. *American journal of Botany*. 76:891-900.
- Negrón-Ortiz, V; Gorchov, D.L & Breckon, G.J. (1996). Population structure in Zamia (Zamiaceae) in Northern Puerto Rico. II. Seed germination and Stage- structured population projection. *International Journal of Plant Sciences*. 157: 605-614.
- Newell, S. (1983). Reproduction in a Natural population of Cycads (Zamia pumila, L.) in Puerto Rico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 110: 464-473.
- Newell, S. (1985). Intrapopulation Variation in leaflet Morphology of Zamia pumila, I. in relation to microenvironment and sex. *American journal of Botany*. 72: 217-221.
- Newell, S. (1989). Variation in leaflet Morphology among population of Caribbean Cycads (Zamia) . *American Journal of botany*. 76:1518-1523.
- Ornduff, R. (1987). Sex ratios and coning frequency of the cycad Zamia pumila.I. (Zamiaceae) in the Dominican Republic. *Biotropica*. 19:361-364.
- Ornduff, R. (1990). Geographic variation in Reproductive behavior and size structure of the Australian Cycad Macrozamia communis (Zamiaceae). *American Journal of botany*. 77: 92-99.
- Ornduff, R. (1991). Size classes, Reproductive behavior and insect associates of Cycads media (Cycadaceae) in Australia. *Botanical Gazette*. 152:203-207.
- Ornduff, R. (1991). Coning phenology of the cycad Macrozamia riedlei (Zamiaceae) over a five-year interval. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 118: 6-11.
- Ornduff, R. (1992). Features of Coning and foliar phenology, size classes, and insect associates of Cycas armstrongii (Cycadaceae) in the Northern Territory, Australia. 119: 39-43.
- Perez-Farrera, M.A; Quintana-Ascencio, P.F; Izaba, B. S & Vovides, A.P. (2000). Population dynamics of Ceratozamia matudai lundell (Zamiaceae) in El triunfo biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 127: 291-299.
- Perez-Farrera, M; Vovides, A.P; Octavio Aguilar, P; Gonzalez Astorga.J; Cruz-Rodriguez, J ; Jonapá, R& Villalobos-Mendez, S. (2006).Demography of the cycad Ceratozamia mirandae (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant ecology*. 187: 97-108.
- Raimondo, D.C & Donaldson, 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.
- Snow, E.L & Walter, G.H. (2007). Large seeds, extinct vectors and contemporary ecology: testing dispersal in a locally distributed cycad, Macrozamia lucida (Cycadales). *American Journal of Botany*. 55: 592-600.
- Tang, W. (1990). Reproduction in the Cycad Zamia pumila in a fire-climax habitat: An eight-year study. *Bulletin of Torrey Botanical club*. 117: 368-374.
- Terry, I; Forster, P.I; Moore, C.J; Roemer, R.B & Machin, P.J. (2008).Demographics, pollination syndrome and conservation status of Macrozamia platyrhachis (Zamiaceae), a geographically restricted Queensland cycad. *Australian journal of Botany*. 56: 321-332.

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.

Watkinson, A.R & Powell. (1997). The life history and population structure of Cycas armstrongii in monsoonal northern Australia. Oecologia. 111: 341-349.

Anexo1:

Ecuaciones hembras:

$$\frac{df_1}{dt} = q\alpha_0 S \left(1 - \frac{n}{k}\right) - \alpha_1 f_1$$

$$\frac{df_2}{dt} = \alpha_1 f_1 - \delta_2 f_2 - \alpha_2 f_2$$

$$\frac{df_3}{dt} = \alpha_2 f_2 - \delta_3 f_3 - \alpha_3 f_3$$

$$\frac{df_4}{dt} = \alpha_3 f_3 - \delta_4 f_4$$

Ecuaciones machos:

$$\frac{dm_1}{dt} = q\alpha_0 S \left(1 - \frac{n}{k}\right) - \alpha_1 m_1$$

$$\frac{dm_2}{dt} = \alpha_1 m_1 - \delta_2 m_2 - \alpha_2 m_2$$

$$\frac{dm_3}{dt} = \alpha_2 m_2 - \delta_3 m_3 - \alpha_3 m_3$$

$$\frac{dm_4}{dt} = \alpha_3 m_3 - \delta_4 m_4$$

Ecuación semillas:

$$\frac{ds}{dt} = \beta\gamma f_4 m_4 - \delta_s s - \alpha_0 s$$