



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DEMOGRAFICO DE *Echeveria gibbiflora* DC.

(CRASULACEAE) EN EL PEDREGAL DE SAN ANGEL.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

Jorge Larson Guerra

MEXICO, D. F.

1992

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## INDICE

INDICE.....	i
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS.....	ii
RESUMEN.....	iii
INTRODUCCION.....	1
OBJETIVOS.....	19
Echeveria gibbiflora DC. (Crasulaceae).....	21
El Pedregal de San Angel.....	31
METODOLOGIA	
a) Trabajo de Campo.....	35
b) Construcción y análisis de un modelo matricial de proyección poblacional.....	47
c) Inferencia estadística.....	55
RESULTADOS	
a) Morfometría.....	61
b) Demografía descriptiva.....	63
c) Aspectos fisiográficos.....	71
d) Modelos de proyección poblacional.....	76
DISCUSION.....	101
REFERENCIAS.....	115
AGRADECIMIENTOS.....	119

## Listado de Figuras y Tablas

*Figura 1.	Ciclos de vida y matrices.....	5
*Tabla 1.	Interpretación demográfica de las propiedades algebraicas de los modelos matriciales de proyección poblacional.....	8
*Figura 2.	<i>Echeverria gibbiflora</i> DC dibujada por Atanasio Echeverría.....	26
*Figura 3.	La planta.....	27
*Figura 4.	Aspectos climáticos del Pedregal de San Angel.....	33
*Figura 5.	Ubicación aproximada de sitios de muestreo.....	36
*Tabla 2.	Hoja modelo de toma de datos.....	39
*Figura 6.	Relación temporal entre los censos y las matrices de proyección poblacional.....	40
*Figura 7.	Categorías de tamaño, gráficas de ciclo de vida y matrices de proyección poblacional utilizadas en este trabajo.....	43
*Figura 8.	Representación gráfica de las técnicas utilizadas para medir aspectos fisiográficos.....	44
*Tabla 3.	Matriz de correlaciones de Pearson para aspectos morfológicos.....	62
*Tabla 4.	Aspectos descriptivos generales.....	64
*Tabla 5.	Plántulas.....	66
*Tabla 6.	Crecimiento vegetativo.....	68
*Tabla 7.	Aspectos reproductivos.....	70
*Figura 9.	Contribución por categoría al esfuerzo reproductivo.....	71
*Tabla 8.	Descripción de aspectos fisiográficos para las plantas y para puntos elegidos al azar.....	72
*Tabla 9.	Pruebas de $\chi^2$ para aspectos fisiográficos.....	74
*Tabla 10.	Matriz de correlación de Pearson para aspectos fisiográficos.....	75
*Tabla 11.	Matrices de proyección poblacional (tallos).....	78
*Tabla 12.	Matrices de proyección poblacional (rosetas).....	79
*Figura 10.	Mortalidad por categoría.....	81
*Tabla 13.	Tasas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ).....	82
*Figura 11.	Comportamiento transitorio de $\lambda$ .....	83
*Figura 12.	Estructuras poblacionales (tallos).....	84
*Figura 13.	Estructuras poblacionales (rosetas).....	85
*Figura 14.	Comportamiento transitorio de la estructura poblacional por tallos.....	86
*Figura 15.	Comportamiento transitorio de la estructura poblacional por rosetas.....	87
*Figura 16.	Valor reproductivo por categoría.....	88
*Tabla 14.	Matrices de sensibilidad (tallos).....	90
*Tabla 15.	Matrices de sensibilidad (rosetas).....	91
*Tabla 16.	Matrices de elasticidad (tallos).....	94
*Tabla 17.	Matrices de elasticidad (rosetas).....	95
*Figura 17.	Superficies de sensibilidad (tallos).....	96
*Figura 18.	Superficies de sensibilidad (rosetas).....	97
*Figura 19.	Superficies de elasticidad (tallos).....	98
*Figura 20.	Superficies de elasticidad (rosetas).....	99
*Tabla 18.	Resumen de trabajos que utilizan modelos matriciales para análisis demográfico en plantas..	103

## RESUMEN

Se presenta un estudio demográfico basado en modelos matriciales de proyección poblacional para una crasulácea abundante en el Pedregal de San Angel: *Echeveria gibbiflora* DC. Su morfología es sencilla y consiste de un tallo con roseta terminal e inflorescencias axilares. Se trabajó en dos sitios: Centro de Ecología (CE) y Unidad de Seminars (US) de 4 x 80 metros cada uno y se abarcaron 5 censos entre Julio de 1989 y Octubre de 1991. Además de comparar los resultados demográficos entre los 2 sitios y los 2 años, la longitud del tallo y el diámetro de la roseta se utilizaron como variables de estado independiente.

El patrón de distribución espacial es agregado. Se encontró que la longitud del tallo no está correlacionada con el diámetro promedio de la roseta y que éste tiene una buena correlación con los centímetros de inflorescencia y el número de flores. La mortalidad y el esfuerzo reproductivo están asociadas al tamaño de la roseta y no a la longitud del tallo. La reproducción vegetativa es irrelevante demográficamente. Se demostró que la capa de vegetación que cubre a las plantas es un factor que afecta de manera negativa su distribución.

El sitio US no mostró evidencias de perturbación reciente mientras que en CE se encontraron evidencias de fuego reciente. Esto se reflejó claramente en la estructura de la población basada en la longitud del tallo y no así en la de rosetas; este patrón se mantuvo en la mayoría de los análisis relativos a los modelos matriciales (esfuerzo reproductivo, tasas de crecimiento, matrices de proyección, comportamiento transitorio y elasticidades). Las tasas de crecimiento que se encontraron están en un rango que va de 0.952 a 1.343.

El análisis comparativo de la demografía por tallos y por rosetas es la parte más relevante de la tesis ya que las dinámicas reflejadas fueron distintas y muestran que: (1) la selección de la variable de estado es fundamental y sus consecuencias deben ser cuidadosamente consideradas antes de iniciar un estudio demográfico; (2) estructuras perennes como el tallo, aunque con una relación con la edad laxa, son estructuras en las que se pueden reflejar eventos históricos de la población; (3) estructuras que se renuevan constantemente, como la roseta, reflejan únicamente lo que sucedió en el espacio y tiempo del estudio realizado y que por lo tanto los modelos construidos con base en ellos carecen de capacidad predictiva.

## INTRODUCCION

La ecología de poblaciones es el estudio de la dinámica numérica de los organismos de una misma especie. Su objetivo es responder preguntas acerca de las diferencias en las cantidades de organismos que encontramos entre distintos lugares y diferentes tiempos (Harper, 1977:1). La demografía es una de sus herramientas de estudio y su enfoque es resumir estadísticamente la sobrevivencia, la fecundidad y el crecimiento de una población. La demografía expresa lo que en promedio le sucede a una población durante un intervalo de tiempo determinado. A la gran variedad de formas de vida que existen en nuestro planeta le corresponde gran variedad de formas de crecimiento y reproducción, de estrategias de uso de recursos y planes de desarrollo embriológico (Cole, 1954). Sin embargo, existen características generales como la sobrevivencia, el crecimiento, la edad, el tamaño y la fecundidad, que en todos los casos pueden ser de interés desde el punto de vista demográfico.

Los primeros intentos de modelar el crecimiento y comportamiento de las poblaciones se enfocaron al estudio de los seres humanos. Esta área, aún en la actualidad, es fuente de técnicas de análisis demográfico utilizadas por los biólogos con otros seres vivos. Originalmente los estudios demográficos estuvieron ligados al cálculo de las tasas de impuestos y anualidades. En la actualidad encontramos en esa misma línea la investigación actuarial involucrada en los seguros médicos y de vida. La primera tabla de vida, atribuida a Aemilius Macer, data del 225 a.C de la Roma antigua y en ella se presentaba una estimación de la esperanza de vida de un individuo de determinada edad (Impagliazzo, 1985:2).

En 1798, Malthus escribió: "Por todo el reino animal y vegetal la naturaleza ha repartido las semillas de la vida con mano profusa y

liberal. No así para el espacio y nutrición necesaria para criarlos" (citado en Harper & White 1974). Existe un potencial de crecimiento poblacional muy grande y la imposibilidad de que éste se realice completamente es uno de los razonamientos fundamentales de la teoría de la selección natural (Darwin, 1859:68). Los recursos del ambiente son finitos para cualquier ser vivo y por tanto, la progresión geométrica no puede continuar indefinidamente y algún tipo de límite debe ser alcanzado o aproximado (Harper, 1977:2). En este potencial de crecimiento poblacional no realizado radica la posibilidad de que actúe la selección natural sobre alguna característica, con la condición de que exista en ella variabilidad y heredabilidad.

La manera más sencilla de medir el crecimiento de una población es considerar como iguales a todos los individuos de la población y calcular cuantos individuos hay en  $t+1$  por cada individuo que había en  $t$ . Esta idea se sintetiza en la ecuación del crecimiento exponencial:

$$n(t) = n(0) e^{rt} \quad (1)$$

donde  $r$  es la tasa de crecimiento o parámetro Maltusiano. Esta tasa toma de valor de 0 cuando la población está en equilibrio, valores positivos cuando está creciendo y negativos cuando decrece. Este modelo no toma en cuenta la existencia de un posible límite superior y supone por tanto la existencia de recursos infinitos. El primer modelo que consideró límites al crecimiento poblacional fue el de la ecuación logística de Verhulst que incluye el componente  $K$  que es la capacidad de carga del ambiente (Huchthinson, 1978:14-19):

$$N = \frac{K}{1 + e^{-rt}} \quad (2)$$

En este modelo, cuando  $N < K/2$  el parámetro  $r$  domina el comportamiento de la población y cuando  $N > K/2$  el parámetro  $K$  lo hace.

Estos modelos siguen siendo fundamentales en la biología de poblaciones no porque describan el comportamiento de las poblaciones sino porque son una norma de comportamiento ideal contra el que podemos juzgar y medir la realidad (Harper, 1977:3). Los modelos dogmáticos incluidos en este trabajo pertenecen a los de crecimiento exponencial que no consideran límites al crecimiento poblacional.

El problema fundamental de estos modelos exponenciales y logísticos es que no reconocen diferencias entre los individuos de una población. Es evidente que no se puede describir adecuadamente a una población sin tomar en cuenta las diferencias que existen entre los individuos que la forman, es decir, sin considerar que hay dos sexos distintos, jóvenes y viejos, grandes y pequeños y que no todos tienen la misma suerte (Harper, 1977:1). Razonando las cosas por los extremos, un modelo demográfico "real" consideraría a cada individuo como una categoría. Los modelos matriciales surgen como una propuesta intermedia, de conciliación entre los dos extremos. Estos modelos reconocen las diferencias existentes entre etapas del ciclo de vida pero no distinguen entre los individuos que pertenecen a cierta categoría, es decir, una vez más tenemos lo que en promedio le sucede a un individuo de tal o cual categoría.

Veamos lo que es un modelo matricial de crecimiento poblacional. El modelo básico es el siguiente:

$$n(t+1) = A n(t) \quad (3)$$

donde  $n$  es un vector de  $n$  renglones y una columna ( $n \times 1$ ) cuyos elementos  $a_{ij}$  son el número de individuos pertenecientes a la  $i$ -ésima cate

goría al tiempo  $t$ .  $A$  es una matriz cuadrada, no negativa<sup>1</sup>, con  $n$  renglones y  $n$  columnas ( $n \times n$ ) cuyos elementos  $a_{ij}$  están determinados por la sobrevivencia, crecimiento y fecundidad de la población durante el intervalo de tiempo seleccionado (Leslie, 1945).

Este modelo es, en esencia, la expresión dinámica de una tabla de vida instantánea. Es muy importante considerar las alternativas de interpretación que ofrece el modelo. Por un lado, describe el crecimiento poblacional para el instante para el que es válida la tabla de vida y por otro, predice el patrón hipotético de crecimiento que resultaría si la tabla de vida se mantuviera vigente indefinidamente (Caswell, 1978). Caswell (1989) destacaría años después la importancia de reconocer la diferencia entre predecir y proyectar. La predicción es un intento de decir qué pasará y la proyección es un intento de describir que pasaría dadas ciertas hipótesis. Gramaticalmente tenemos la diferencia entre el modo indicativo y el subjuntivo<sup>2</sup> en cada uno de los dos casos (Caswell, 1989:19-20).

El modelo matricial de proyección poblacional fue desarrollado en los años cuarenta de manera independiente por Bernardelli (1941 en Caswell, 1989), Lewis (1942 en Caswell, 1989) y Leslie (1945). La base para comprender el modelo es tener clara la correspondencia entre la gráfica del ciclo de vida del organismo seleccionado y su matriz de transiciones y fecundidades (Figura 1). En la figura cada círculo representa a una de las categorías seleccionadas y las flechas o nodos las entradas de la matriz que corresponden a las posibles rutas

---

1 Una matriz no negativa es aquella cuyas entradas son iguales o mayores de 0 (Caswell, 1989:57-58).

2 Indicativo: Uno de los modos del verbo con el que se expresa una afirmación sencilla y absoluta.

Subjuntivo: Dícese del modo verbal empleado para expresar que una acción está concebida como subordinada a otra, como un simple deseo del sujeto o de una hipótesis (García-Pelayo, 1985).

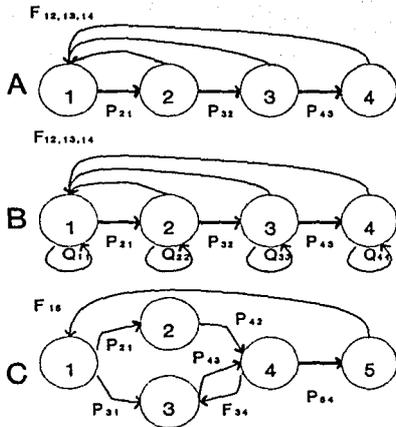


Figura 1. Ciclos de vida y matrices. Las gráficas corresponden a las matrices que se encuentran en el texto. (A) Matriz por edades o de Leslie (1945); (B) Matriz por tamaños o de Lefkovitch (1965) y (C) Matriz para ciclo de vida complejo o de Sarukhán & Gadgil (1974). Los círculos representan categorías, las flechas las transiciones o vínculos entre categorías y las letras con subíndices las entradas correspondientes de la matriz.  $P_{ij}$  = probabilidad de transición de  $j$  a  $i$ .  $Q_{ij}$  = probabilidad de quedarse en la misma categoría ( $i=j$ ).  $F_{ij}$  = contribución de la categoría  $j$  a la categoría  $i$ .

de vinculación entre una categoría y otra, ya sea por transición o por fecundidad. Los subíndices permiten ver, en particular, la correspondencia entre las transiciones y fecundidades de la gráfica del ciclo de vida y las entradas de la matriz<sup>3</sup>.

En el primer caso tenemos un ciclo de vida por edades en el que un individuo pasa a la siguiente categoría o muere y en el que hay producción desde la segunda categoría. La matriz correspondiente a la figura 1A sería la llamada matriz de Leslie:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & F_{12} & F_{13} & F_{14} \\ P_{21} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_{32} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_{43} & 0 \end{bmatrix}$$

<sup>3</sup> En este contexto la gráfica del ciclo de vida parece únicamente la versión "gráfica" de la matriz, en otros puede ser la base del análisis demográfico de un ciclo de vida complejo o heterogéneo sin que intervenga un modelo matricial (véase Hubbell & Werner, 1979).

que presenta las fecundidades en el primer renglón, las probabilidades de pasar a la siguiente categoría en la subdiagonal y ceros en las demás entradas de la matriz. En el trabajo original Leslie presenta el ejemplo numérico de una población imaginaria de la rata café, *Rattus norvegicus* (Leslie, 1945). Este modelo asume un intervalo de tiempo de un año que corresponde también a la edad como variable de estado y al tamaño de la categoría.

Lefkovitch (1965) propuso un modelo general en el que se reconocen categorías de estado (a diferencia de categorías de edad en el modelo de Leslie) para clasificar a los individuos de la población. Lefkovitch utilizó al escarabajo *Lasioderma serricorne*, bajo tres condiciones experimentales distintas e incluía las categorías de huevo, larva, pupa y adulto. La implicación más evidente del modelo es que incluye la posibilidad de que un organismo permanezca en la misma categoría durante el intervalo de  $t$  a  $t+1$ . Así, además de las entradas de la matriz  $A$ , en  $B$  tenemos las probabilidades  $Q_{ij}$  (donde  $i=j$ ) en la diagonal (Figura 1B):

$$B = \begin{bmatrix} Q_{11} & F_{12} & F_{13} & F_{14} \\ P_{21} & Q_{22} & 0 & 0 \\ 0 & P_{32} & Q_{33} & 0 \\ 0 & 0 & P_{43} & Q_{44} \end{bmatrix}$$

Cabe señalar que el modelo de Leslie es un caso particular del modelo de Lefkovitch. Sobre la base de clasificar a los individuos por categorías podemos incluir en la gráfica de ciclo de vida la reproducción vegetativa. Así, tenemos el tercer caso (Figura 1C):

$$C = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F_{15} \\ P_{21} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ P_{31} & 0 & 0 & F_{34} & 0 \\ 0 & P_{42} & P_{43} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_{54} & 0 \end{bmatrix}$$

Esta última modificación al modelo fue utilizada por Sarukhán y Gadgil (1974) en un estudio comparativo de la demografía de tres especies de plantas del género *Ranunculus*.

Estos tres trabajos son fundamentales para la demografía biológica y muestran la versatilidad que pueden tener los modelos matriciales de poblaciones. En la literatura ecológica actual encontramos ejemplos de aplicación en tortugas marinas (Crouse et al, 1987); en poblaciones de plantas dioicas (Meagher, 1982) e incluso un modelo paleoecológico para comparar estructuras poblacionales actuales e "históricas" basadas en la concha de un molusco (Green et al, 1984).

Una vez establecidas las categorías en que vamos a agrupar a los organismos y definida claramente una gráfica de su ciclo de vida, podemos construir la matriz de transiciones y fecundidades para analizar algunas características de la población. La interpretación demográfica de las propiedades algebraicas del modelo matricial de proyección poblacional se desarrollarán a lo largo de la introducción y se resumen en la tabla 1.

Alfred Lotka (1922) señaló que existe una distribución de edades única que, bajo ciertas circunstancias, tiene la propiedad de que una vez establecida en la población se mantiene indefinidamente. Estas "ciertas circunstancias", explicadas por Lotka en una graciosa nota al final de su artículo son sencillamente:

- a) Tabla de vida invariable
- b) Proporción sexual al nacer invariable y
- c) Fecundidad por categoría invariable.

La estructura estable de edades sobre la que se basa todo el análisis asintótico de las matrices es el equivalente demográfico de la ley de Hardy-Weinberg en la genética de poblaciones. Es decir, "¿qué

Tabla 1. Interpretación demográfica de las propiedades algebraicas de los modelos matriciales de proyección poblacional (modificado de Groenendael et al 1988).

Símbolo	Interpretación demográfica	Definición
$A$	Matriz de proyección poblacional	Una matriz cuadrada que contiene coeficientes que corresponden a probabilidades de transición entre categorías y a la fecundidad.
$a_{ij}$	Elemento de la matriz -vínculo entre la categoría $i$ y la $j$ -	La entrada del renglón $i$ columna $j$ de la matriz $A$ .
$\lambda$	Tasa de crecimiento poblacional	El valor propio dominante de la matriz $A$ .
$w$	Estructura estable de categorías	Vector propio dominante derecho de la matriz $A$ .
$v$	Distribución del valor reproductivo	Vector propio izquierdo de la matriz $A$ .
$P$	Cociente de amortiguamiento	Cociente que define la tasa a la que se converge a la estructura estable de edades o tamaños. Definido como $\lambda_1/ \lambda_2 $ ; donde $\lambda_2$ es la subdominante.
$s_{ij}$	Sensibilidad de la tasa de crecimiento	Sensibilidad de $\lambda$ a cambios en el elemento $a_{ij}$ de la matriz.
$S$	Matriz de sensibilidades	Matriz formada por las $s_{ij}$ .
$e_{ij}$	Elasticidad de la tasa de crecimiento	Sensibilidad proporcional de $\lambda$ a cambios proporcionales en los elementos $a_{ij}$ de la matriz.
$E$	Matriz de elasticidades	Matriz formada por $e_{ij}$ .

pasaría si no pasara nada?". Este comportamiento ideal nos permite comparar con lo que sucede en un cierto momento y explorar la dinámica del sistema, pero no predecir lo que sucederá en el futuro.

Ubicando el concepto de Lotka de la estructura estable de edades en el contexto de los modelos matriciales, tenemos una clara correspondencia entre ésta y el vector propio derecho ( $w$ ) de una matriz

(Caswell, 1982b). Toda matriz tiene un vector correspondiente cuyas proporciones internas se mantienen fijas al multiplicarlo por la matriz. Este vector  $w$  tiene la siguiente propiedad:

$$A \times w = \lambda \times w \quad (4)$$

para alguna  $\lambda > 0$ . Es decir, una vez alcanzada la estructura estable de edades es lo mismo multiplicar la matriz por el vector que el vector por un escalar. Este escalar es  $\lambda$  o la tasa intrínseca de crecimiento y toma valor de uno cuando la población está en equilibrio, menor de uno cuando decrece y mayor de uno cuando está creciendo. Su relación con la  $r$  de la ecuación (1) es la siguiente:

$$r = \ln \lambda \quad (5)$$

Esta lambda es la base de los estudios teóricos de historias de vida gracias a que Fischer en 1930 la identifica con la adecuación promedio de la población. Además, en su teorema fundamental de la selección natural señala que ésta favorecerá aquellos genotipos que incrementen el valor de  $\lambda$  (Caswell, 1978). La ecuación característica del modelo matricial permite obtener la solución del sistema de ecuaciones implícito en él y es:

$$\det (A - \lambda I) = 0 \quad (6)$$

donde "det" es la determinante de la matriz  $A$  menos la matriz de identidad<sup>4</sup> por  $\lambda$  y donde  $\lambda$  es el parámetro que queremos obtener. Esta tasa de crecimiento y el vector que cumple con las características descritas, corresponden, respectivamente al valor propio dominante de la matriz y a su vector propio derecho dominante.

Así como la matriz tiene un vector propio derecho ( $w$ ), tiene uno izquierdo ( $v$ ) que cumple con:

$$v' \times A = \lambda \times v' \quad (7)$$

---

<sup>4</sup> Una matriz de identidad es aquella cuyos elementos de la diagonal son 1 y los demás son cero.

donde  $v'$  indica el vector  $v$  transpuesto. Este vector propio izquierdo corresponde al valor reproductivo, que se puede interpretar como el valor presente de la progenie futura de un individuo de cierta categoría (Caswell, 1982a).

Es importante resaltar que estas tres propiedades de la matriz son inherentes a ella y son las mismas independientemente de la estructura poblacional inicial. Es decir, las condiciones presentes ( $Nt_0$ ) no afectan las propiedades asintóticas (a largo plazo) del modelo. A esta propiedad se le conoce como ergodicidad.

Los valores y vectores propios dominantes de la matriz no son los únicos valores y vectores propios de la matriz sino como su nombre lo dice son los dominantes. Una matriz cuadrada de dimensiones ( $n \times n$ ) tiene un espectro de  $n$  vectores y  $n$  valores propios. De este espectro la mayor relevancia demográfica corresponde a los dominantes, que ya desarrollamos, y al segundo valor propio en magnitud absoluta del espectro de valores propios. El cociente definido por:

$$p = \frac{\lambda_1}{|\lambda_2|} \quad (8)$$

se llama cociente de amortiguamiento<sup>5</sup> y define la tasa a la que se converge a la estructura estable (Caswell, 1989:69-71).

Hemos visto cómo los modelos demográficos de matrices permiten sintetizar ciclos de vida complejos y seccionarlos en partes que nos permiten ver la dinámica interna de las poblaciones. La demografía se interesa en los ciclos de vida de los organismos ya que en las diferentes edades o etapas de un ciclo de vida las probabilidades de sobrevivencia y fecundidad son generalmente distintas.

---

5 No se encontró traducción formal del término *damping ratio* y se propone esta.

El organismo evolutivamente ideal, el "Demonio Darwiniano", sería un organismo inmortal que comenzaría a reproducirse al nacer y tendría un infinito de eventos reproductivos (Law, 1979 en Partridge & Harvey, 1988). Sin embargo, existen restricciones ecológicas, fisiológicas y filogenéticas a las combinaciones de esfuerzo reproductivo y sobrevivencia que se pueden alcanzar en la naturaleza (Partridge & Harvey, 1988). Las nociones aquí descritas muestran que la investigación de las historias de vida de los organismos, es decir, la ubicación de los estudios demográficos en un contexto evolutivo, es una de las vertientes mas interesantes de los estudios de poblaciones. Las características de ciclo de vida son, principalmente, aquellos aspectos numéricos y cuantitativos que pueden presentar variación no sólo intraespecífica, sino también inter e intrapoblacional (Morales, 1988). Un ejemplo en este sentido es el trabajo de genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* en el que se encontró una correlación positiva entre la heterocigosis y el crecimiento de los individuos, lo que sugiere que los que presentan mayor variación enzimática tienen un "éxito demográfico" diferencial (Eguiarte, 1990).

Para el demógrafo, las fecundidades y sobrevivencias reflejan el efecto de las condiciones ambientales particulares sobre la población y para el biólogo evolutivo, también sugieren la posibilidad de estrategias adaptativas (Schaffer & Gadgil, 1975). Según estos autores, La mont Cole sugiere en 1954 que el estudio comparativo de tablas de vida sería tan importante como lo había sido éste enfoque para la anatomía y la fisiología en años anteriores. De acuerdo con Schaffer y Gadgil la definición de Cole del término "tabla de vida" se refiere a las fecundidades y sobrevivencias específicas por edad observables en una población no perturbada. Además, atribuyen a Cole la sugerencia

de que las estadísticas vitales están directamente relacionadas con la adecuación promedio de la población. En muchos de los trabajos de demografía publicados encontramos aún esta noción de estudio de una población en un ambiente no perturbado (Hartshorn, 1975 y Piñero et al 1984).

Hasta aquí se han mostrado las propiedades asintóticas básicas del análisis demográfico. Las demás propiedades algebraicas con interpretación demográfica se derivan de éstas y forman parte de lo que se ha llamado análisis de perturbación. La visión del mundo que se expresa en la interpretación de los modelos matriciales de poblaciones, sobre todo en sus primeras épocas, es que podemos predecir basados en las propiedades asintóticas. Si la predicción del modelo se ha de ajustar a la realidad debemos de obtener los parámetros del modelo de ambientes naturales no perturbados y entonces la idea de comunidad o población "clímax", final o en equilibrio subyace el trabajo. Una de las alternativas hasta ahora exploradas para eliminar éste problema e incrementar la capacidad predictiva de los modelos ha sido la simulación alternando aleatoriamente diferentes matrices para incluir la heterogeneidad temporal (Menges, 1990).

Comúnmente la interpretación de las estructuras estables se ha hecho comparando con las reales u observadas. Hartshorn (1975) en su estudio para *Pentaclethra maculosa* concluye que la semejanza de las estructuras y la tasa de crecimiento obtenida son evidencias fuertes en favor de que la población muestreada está en estado clímax estable. En el trabajo de Piñero et al (1984) las estructuras poblacionales de *Astrocaryum mexicanum* son significativamente diferentes y para ellos esto sugiere que el supuesto de estabilidad implícito en el análisis puede ser incorrecto. Estos dos trabajos se basaron en la longi

tud del tallo para la construcción de categorías (aunque Piñero et al pasan de longitud de tallo a edad) y producen matrices de Lefkovich. Los trabajos hechos con plantas de ciclo de vida más corto y con la roseta como variable de estado producen matrices más complejas y las semejanzas y diferencias entre las estructuras reales y estables son, por oscuras, poco discutidas (Meagher, 1982 y Moloney, 1988). Una alternativa de interpretación sería pensar que en el modelo matricial únicamente se incluye el parámetro de crecimiento poblacional  $r$  y que cuando la población que muestreamos se encuentra en fase I o II (*sensu* Harper, 1977:3-12) el comportamiento asintótico del modelo reflejará lo que observamos en la realidad en el intervalo de tiempo. Si por el contrario, encontramos en la población diferencias importantes respecto a lo proyectado, podríamos atribuir estas diferencias a que el componente  $K$  (*sensu lato*) del ambiente domina a la población pero no está incluido en el modelo.

Después de presentar las propiedades asintóticas de los modelos podemos preguntarnos como cambiaría  $\lambda$  al modificar una entrada de la matriz. Preguntarnos, por ejemplo, qué pasaría si una población triplica su fecundidad o qué pasaría si los organismos se reprodujeran prematuramente. Estas preguntas pueden ser contestadas indirectamente mediante los análisis de perturbación de las matrices. El primer enfoque de perturbación utilizado fue el análisis de las sensibilidades (Lewontin, 1965 en Caswell, 1989) que evalúa los cambios de  $\lambda$  con pequeños cambios en las entradas de la matriz. Esto se puede hacer cambiando los elementos  $a_{ij}$  de la matriz y calculando de nuevo  $\lambda$ . Este enfoque es limitado aunque en algunos casos es más claro el efecto de la perturbación sobre las tasas de crecimiento (Sarukhán & Gadgil, 1974; Crouse et al, 1987 y Bierzychudek, 1982). El enfoque

analítico nos provee de más información con menos trabajo. Es importante tener en mente que las propiedades asintóticas del modelo también son la base de los análisis de perturbación y que aunque las ideas de equilibrio salgan del lenguaje permanecen en los números involucrados.

La sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en  $a_{ij}$  es proporcional al producto del  $i$ -ésimo elemento del vector del valor reproductivo por el  $j$ -ésimo elemento del vector de la estructura estable. Es decir:

$$s_{ij} = \frac{d\lambda}{da_{ij}} \quad (9)$$

La derivación completa de esta fórmula se encuentra claramente desarrollada en Caswell (1978). Generalizando para todas las entradas de la matriz, tenemos que la matriz de sensibilidades ( $S$ ) tiene sus elementos definidos por:

$$s_{ij} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle} \quad (10)$$

Estas sensibilidades miden el impacto sobre  $\lambda$  de un cambio infinitesimal en la transición  $a_{ij}$  relativos a cambios de igual magnitud en otros elementos de  $A$  (de Kroon et al, 1986).

Es importante no perder de vista que los cambios de las entradas de la matriz representan cambios en el ciclo de vida del organismo analizado y por lo tanto podemos evaluar la presión de selección sobre rasgos de historia de vida del organismo estudiado. Según su magnitud, pueden representar cambios ecológicos o de tipo evolutivo. Esta sensibilidad de la tasa de crecimiento puede ser útil en muy diferentes contextos, se comentan los siguientes de acuerdo con Caswell (1989):

\* Medir la importancia de un cierto parámetro demográfico para el crecimiento poblacional.

- \* Evaluar los efectos de los errores de estimación.
- \* Cuantificar efectos de perturbaciones ambientales.
- \* Evaluar estrategias alternativas de manejo.
- \* Predecir intensidad de selección natural.

Todas estas alternativas de uso e interpretación de la sensibilidad establecen claramente su importancia. Sin embargo, esta medida presenta dos problemas. El primero es que algunas de las entradas ( $a_{ij}$ ) de la matriz se estiman en diferentes escalas y/o unidades experimentales y las entradas por reproducción o reclutamiento pueden ser mayores de 1 y las de transición no. Además, la sensibilidad global del ciclo de vida de un organismo puede ser muy diferente de un momento a otro o de una especie a otra complicando las posibilidades de análisis comparativo. El segundo aspecto es de interpretación. Si tenemos una  $s_{ij}$  grande cambios pequeños en  $a_{ij}$  provocarían cambios grandes en  $\lambda$ . Aún así no estamos midiendo la contribución de  $a_{ij}$  a  $\lambda$ , e incluso se da el caso de que la  $s_{ij}$  sea grande cuando  $a_{ij}$  es igual a cero.

Estas son las dos razones invocadas por Kroon et al (1986) para proponer una medida analítica de sensibilidad proporcional. Esta sensibilidad proporcional fue utilizada originalmente por Sarukhán y Gadgil (1975) e introducida como medida analítica por Caswell et al en 1984 (Kroon, et al 1986). Esta medida se conoce como elasticidad, término tomado de la microeconomía, y esta dada por:

$$\begin{aligned}
 e_{ij} &= \left( \frac{a_{ij}}{\lambda} \right) \left( \frac{d\lambda}{da_{ij}} \right) \\
 &= \left( \frac{a_{ij}}{\lambda} \right) (s_{ij})
 \end{aligned}
 \tag{11}$$

La elasticidad mide la contribución proporcional de  $a_{ij}$  a  $\lambda$  y la sumatoria de las  $e_{ij}$  es igual a uno. Esto favorece los estudios comparativos.

Tenemos dos medidas que evalúan el efecto de perturbaciones a las entradas de la matriz. La sensibilidad "simula" el impacto de alteraciones hipotéticas de algunos parámetros sobre la tasa de crecimiento poblacional. La elasticidad es una herramienta para comparar estos cambios potenciales con patrones de historias de vida reales (Kroon et al 1986). Podríamos considerar que la interpretación básica de la sensibilidad es de tipo evolutivo y que la elasticidad puede ser vista en términos ecológicos.

Cabe ahora preguntarnos acerca de la utilidad de los estudios demográficos realizados hasta ahora y de los patrones que han emergido de este conjunto de datos.

Respecto a las tasas de crecimiento tenemos que se cumplen algunas de las predicciones. Para plantas perennes en sitios no perturbados las  $\lambda$  se acercan a 1 (Meagher, 1982; Piñero et al, 1984 y referencias en Oyama, 1987), en hierbas de ciclos de vida cortos la variación entre sitios y años es muy grande (Sarukhán & Gadgil, 1974 y Werner & Caswell, 1977).

En los trabajos en los que se han llevado a cabo análisis de perturbación encontramos que las sensibilidades tienen una tendencia general a aumentar de derecha a izquierda sobre los renglones y de arriba hacia abajo en las columnas de la matriz (Caswell, 1989). Esto es producto de la forma que comúnmente toman la estructura estable ( $w$ ) y el valor reproductivo ( $v$ ) de la población. Es decir, las sensibilidades más altas están ligadas a la reproducción precoz y a las transiciones a categorías reproductivas. La sensibilidad a cambios

en la fecundidad, esfuerzo reproductivo y/o reclutamiento es casi siempre baja y en algunos casos 3 órdenes de magnitud menor que las demás (Harcombe, 1987). Este mismo patrón se encuentra en tortugas marinas (*Caretta caretta*) donde el análisis de perturbación muestra que los esfuerzos de conservación orientados a proteger huevos y eclosión no son muy productivos y que un incremento mínimo en la sobrevivencia de los individuos prerreproductivos sí tendría un efecto sobre el tamaño poblacional a largo plazo (Crouse et al, 1987).

En cuanto a las elasticidades se puede decir poco, ya que son esos casos los trabajos que las presentan. En general, las elasticidades de mayor valor se concentran en torno a las categorías reproductivas, con mayor sobrevivencia y esperanza de vida, que son comúnmente las intermedias (Moloney, 1988 y este trabajo). Este patrón tiene una explicación ecológica ya que estos individuos tienen mortalidades bajas, su valor reproductivo es alto y la esperanza de vida es aún considerable.

En este contexto, ¿cuál es el objetivo de realizar un trabajo más de demografía y analizarlo con base en modelos matriciales de poblaciones? En general, los estudios con plantas se han enfocado a plantas perennes de vida larga donde la demografía se hace basándose en el tallo (ya sea longitud o diámetro) o en plantas herbáceas anuales o de ciclo de vida corto donde por lo general se analiza la demografía por rosetas o número de hojas. Estos últimos se han concentrado comúnmente en plantas morfológicamente sencillas, con rosetas, sin desarrollo de tallo y sin crecimiento vegetativo. En pocos casos el objetivo explícito ha sido obtener datos demográficos de una planta en peligro de extinción (Menges, 1990).

La planta seleccionada para este estudio tiene características particulares que la hacen interesante desde el punto de vista teórico. *Echeveria gibbiflora* D.C. (Crasulaceae) tiene un tallo de escasa ramificación, presenta una roseta terminal y de una a cuatro inflorescencias. En las rosetas se expresan claramente las condiciones anuales ya que las hojas son estructuras que acumulan agua y fotosintatos en la época de lluvias, que son utilizados en la etapa reproductiva que es en la temporada seca. El cambio constante de la roseta y su relación con aspectos ambientales (precipitación e insolación) hacen que en ella se refleje la suerte anual de cada individuo. En el tallo se expresa la historia del individuo y del sitio y la longitud o diámetro del tallo son lo que típicamente se utiliza en la demografía de árboles. Este punto intermedio que se presenta en *Echeveria gibbiflora* permite discutir los resultados de la demografía por tallos y por rosetas para un mismo conjunto de datos.

Además, el Pedregal de San Angel representa el único sitio de distribución de la especie en el valle de México y su presencia en el Pedregal es abundante. Dentro del Pedregal forman un elemento conspicuo con valor estético y biológico por las múltiples interacciones con animales que presenta (Parra, 1988; Vargas, 1988 y Cordero & Sobrón, 1990). Estas son razones suficientes para conocer su demografía. Si la ubicamos en las siete formas de rareza propuestas por Rabino-vitz (1981), tenemos una planta abundante localmente, específica a cierto hábitat y con un rango geográfico pequeño, esto permite especular que su conservación depende casi exclusivamente de que se mantenga sin alterar el hábitat en que se encuentra.

## OBJETIVOS

- 1.- Describir las principales características demográficas de *Echeveria gibbiflora* DC. en el Pedregal de San Angel.
- 2.- Modelar su demografía con el uso de matrices de proyección poblacional y comparar los resultados que arroja el uso de dos variables de estado independientes.
- 3.- Buscar posibles relaciones entre parámetros de importancia demográfica y el ambiente, caracterizado por la profundidad del suelo y la capa aérea de vegetación.

## ***Echeveria gibbiflora* DC. (Crasulaceae)<sup>1</sup>**

Son cientos de miles las plantas hasta ahora descritas dentro del sistema binario de nomenclatura inaugurado por Carl von Linné (1708-1778) a mediados del siglo dieciocho, la mayoría de ellas ha entrado a los registros y a partir de ese momento las podemos "nombrar". En el caso de *Echeveria gibbiflora* también existe una pequeña historia que contar.

En Octubre de 1786 Carlos III de España aprobó el plan para la real expedición botánica a México y en Marzo de 1787 la plantilla de expedicionarios ya estaba integrada. Martín Sessé y Lacasta, director de la Expedición y del Jardín que se habría de instalar en la Cd. de México; Vicente Cervantes, catedrático; y Juan del Castillo y Jaime Senseve, botánicos. Poco tiempo despues se incorporó a la expedición el criollo José Mariano Mociño (1757-1822), oriundo de Temascaltepec en el ahora estado de México. Antes de embarcarse murió el Rey y Carlos IV, su sucesor, no tenía el mismo interés por la botánica o la horticultura. En 1789 Sessé tomó el barco que lo llevaría a México donde se estableció en la Capital. Al llegar conjuntó el equipo que le ayudaría a crear la monumental *Flora de México*, que incluía al señor Atanasio Echeverría como ilustrador técnico. Miles de plantas fueron colectadas, dibujadas y tentativamente identificadas bajo el nuevo sistema de Linneo. Quince años duró el trabajo y en 1803 Sessé regresó a España en compañía de Mociño y Echeverría. Durante ese tiempo tuvo lugar en México un intenso debate, académico y político, en torno a la introducción del sistema binario sexual de Linneo, hechos espléndidamente documentados y narrados por Roberto Moreno de los Arcos

---

1 Toda la información de ésta sección, excepto cuando se indique de otra manera, proviene de Walther (1972), Carruthers & Ginns (1973) y Moreno de los Arcos (1988).

en el libro conmemorativo del bicentenario de la Primera Cátedra de Botánica en México. Con el regreso a España no hubo fama ni honores, la corte española no les dio audiencia y Sessé murió seis años después.

Mociño ingresó al Museo de Historia Natural en Madrid como curador del material de la *Flora Mexicana*. Fue entonces cuando tuvo su primer contacto con Augustin Pyramus DeCandolle que se desempeñaba como profesor de Botánica en Montpellier, Francia (1808-1816). El ejército de Napoleón llegó a los Pirineos y se aprestaba ya a invadir España. Al parecer, Mociño empacó todo el material de la *Flora Mexicana* en una carreta tirada por bueyes y atravesó el frente francés para ir a Montpellier. En 1816 DeCandolle se fue a Ginebra (de donde era su familia) llevando consigo a Mociño y su cargamento. Este último regresó a su puesto en Madrid en 1820 y al poco tiempo le solicitó a DeCandolle que le enviara el material que había dejado atrás.

A partir de aquí es Alphonse DeCandolle, hijo de Augustin, el que cuenta la historia. DeCandolle temía por la conservación del material de la *Flora Mexicana* y aún no había terminado de examinarlo. Previsoramente, contrató a 120 dibujantes por 10 días para que hicieran calcas de la obra de Atanasio Echeverría. Estas se ejecutaron en los papeles más finos y con lápices de grafito afilados como agujas<sup>2</sup>. Una vez terminado este trabajo el material fue enviado a Madrid y desde entonces todos los ejemplares, notas y dibujos de Echeverría, que

---

2 En 1967 un juego de las calcas originales de DeCandolle fue descubierta por J. Napton y el Prof. R. Harlan de la Universidad de California, a continuación parte de su testimonio: "Only the three prefatory leaves by Alphonse DeCandolles are printed dated 1874, approximately 50 years after his father had the tracings made. The two volumes weigh nearly 30 lb. each, containing heavy stock pages on which are pasted the exquisitely executed tracings of Echeverría's drawings, many with details unfinished".

eran aproximadamente 2400, se perdieron. Recientemente fueron adquiridos en España numerosos dibujos y ejemplares de la *Flora mexicana* por Rogers McVaugh, del Hunt Institute for Botanical Documentation.

El trabajo de estos botánicos llega a nosotros por casualidad y previsión - ¿le habrá avisado DeCandolle a Mociño que iba a copiar todo el material?. El 15 de Febrero de 1827 en una conferencia sobre las Crasuláceas ante la Sociedad de Historia Natural de Ginebra, Augustin DeCandolle dijo: "Le he dado a este género mexicano el nombre de *Echeveria* en honor a Echeverría, dotado dibujante botánico y creador de los más bellos dibujos de la *Flora Mexicana* iniciada bajo la dirección de los señores Sessé, Mociño y Cervantes"<sup>3</sup>.

El género fue formalmente nombrado y descrito en 1828 en el *Prodomus* de A.P. DeCandolle. En él se incluían cuatro especies de las cuales una saldría del género (*Dudleya caespitosa*) y otra era nada más y nada menos que *Echeveria gibbiflora* DC. (Figura 2), conocida para DeCandolle únicamente a través de los dibujos (las calcas quizá) de don Atanasio Echeverría publicados en 1828 en la *Memoire sur le Famille des Crassulaceés*.

En 1972, ciento cuarenta y cuatro años después de la publicación de DeCandolle acerca del género, se publica de manera póstuma la monumental monografía de Eric Walther llamada *Echeveria*. En ella se describen 143 especies de las cuales 117 están representadas en nuestro país, por lo que parece evidente que es aquí donde se encuentra el centro actual de especiación del género (Walter, 1972).

---

3 "I have given to this Mexican genus the name of *Echeveria* in honour of Echeverria, gifted botanical draughtsman & creator of the most beautiful drawings of the *Flora Mexicana* begun under the direction of Messrs. Sesse, Mociño & Cervantes".

La morfología a nivel genérico es sencilla. Presentan raíces poco desarrolladas y raíces adventicias surgen libremente del tallo, principalmente en las cicatrices foliares. Generalmente habitan sustratos rocosos carentes de suelo. El tallo es simple, con diferentes grados de ramificación, y los elementos conductores suelen estar muy dispersos. Las hojas son de naturaleza suculenta y se presentan en forma de agrupaciones de hojas o rosetas terminales, se adhieren al tallo por un delgado contacto central de sistema vascular y se mantienen en posición por turgencia en la base del peciolo. La coloración de las hojas es variable, se modifica en muchas especies por la presencia de cubiertas cerosas y un teñido rojizo se desarrolla particularmente en localidades asoleadas, probablemente por la concentración de ácidos.

Su inflorescencia es lateral axilar y esto determina que su eje de crecimiento vegetativo sea indeterminado, logrando crecer y elongarse indefinidamente. Estos brotes reproductivos salen de porciones basales de las ramas o rosetas, maduran en una temporada y mueren después de florecer y producir semillas que parecen ser de vida corta. Las semillas se dispersan mecánicamente de manera gradual y continua por la caída de la inflorescencia, por viento y probablemente las arrastran las corrientes de agua. En las flores la unión basal de los pétalos las distingue de las demás crasuláceas. Todas presentan nectarios que parecen adaptaciones definidas para atraer agentes de polinización como los colibríes. Llama la atención que casi sin excepción se les puede agrupar en aquellas que florecen en la primavera tardía y las que lo hacen en invierno. Además, existe una regla empírica que dice que en donde hay una especie de *Echeveria* es muy probable que encontremos otra y que la hibridización se evite por características de

fenología reproductiva. En el caso del Pedregal de San Angel encontra tramos a *Echeveria gibbiflora* que florece en el invierno y a *Echeveria mucronata* Schlechtendal que florece en Julio y Agosto.

Su capacidad de producir raíces adventicias y de desarrollar meristemas de crecimiento vegetativo en muy diversos lugares (p.e. la inflorescencia) introducen en muchas especies formas teratológicas<sup>4</sup> que además de su atractivo estético presentan la posibilidad de propagación vegetativa. Este último punto muestra que aunque los individuos ecológicos sean por lo general de vida corta, existe el potencial de "inmortalidad" para el individuo genético.

En particular, *Echeveria gibbiflora* presenta todos los extremos de gigantismo del género (Figura 2). Encontramos tallos de hasta 1 metro de longitud cuando están postrados y más de 70 centímetros en posición erecta. La roseta alcanza los 70 cm de diámetro con 15 o más hojas de más de 25 cm de largo y 15 de ancho (lo que le da el nombre común de Oreja de Burro). Presenta de una a cuatro inflorescencias en forma paniculada, ramificada y laxa (Figura 3A). Sus flores son monoicas, con 10 estambres, 5 carpelos y muchos óvulos. Florece de octubre a enero, fructifica de noviembre a enero y la dispersión de las semillas va de enero a marzo.

En cuanto a los aspectos de ecología evolutiva está el trabajo de Vargas (1988) en el que se estiman tamaños genéticos efectivos de 2 a 40 individuos. El polinizador efectivo es el Colibrí *Cynantus latirostris* que por ser territorial favorece un escaso movimiento de

---

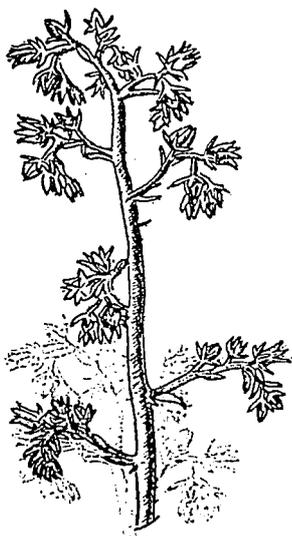
4 Como ejemplos, tenemos las yemas latentes del tallo y las de las cicatrices foliares en particular, que pueden ser inducidas a crecer si se decapita la roseta; en otros casos el punto normal de crecimiento se transforma en una línea transversal que resulta en la producción de un tallo con un racimo de rosetas.



Figura 2. *Echeveria gibbiflora* DC. dibujada por Atanasio Echeverría. Reproducción de la placa original publicada en la "Mémoire sur la Famille des Crassulacées. Probablemente es una de las calcas solicitadas por DeCandolle. La placa es el lectotipo de la especie (Tomado de Walter, 1972:223)

polen ( $72 \pm 87$  cm por movimiento del polinizador y  $92 \pm 97$  cm por análogos de polen). Además, la dispersión de semillas es muy baja ( $107 \pm 54$  cm). Este conjunto de razones muestran que tienen mayor importancia las fuerzas evolutivas dispersivas que la selección natu-

a)



b)

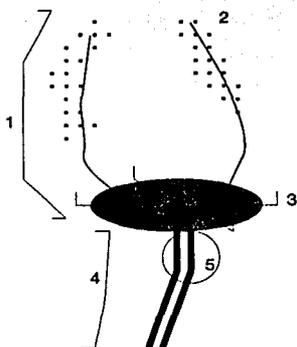


Figura 3. La planta. a) Detalle de la inflorescencia de *Echeveria gibbiflora* B.C. tomados del libro "Echeverias" de Carruthers & Ginns (1973). b) Esquema de la morfología de *Echeveria gibbiflora* donde se muestran las variables morfológicas medidas. (1) Longitud de la inflorescencia; (2) Número de flores; (3) Diámetros de la roseta; (4) Longitud del tallo y (5) Circunferencia del tallo.

ral. Respecto a la ecología de la polinización, el trabajo de Parra (1988), muestra claramente la especificidad de la interacción entre el polinizador y la planta. Además se estiman el número de óvulos por flor ( $289 \pm 125$   $n=40$ ) y la producción de semillas en condiciones naturales (35.5% del total de óvulos). También se muestran un conjunto de correlaciones de variables morfológicas con valores comparables a los aquí obtenidos. Llama la atención una en particular en que obtiene

una relación inversa entre el diámetro de la roseta y el porcentaje de aborción de frutos ( $y = -2.05x + 71.3$ ;  $r = 0.46$ ,  $p < 0.05$ ;  $n = 59$ ).

En el Pedregal de San Angel las plantas de *Echeveria gibbiflora* son fuente de alimento para las larvas de *Sandía xami* (Lepidóptera) y la interacción parece ser más importante para las mariposas ya que en este trabajo fueron mínimos los eventos en que se observó la presencia de larvas en las plantas y que les ocasionaran daño severo (Cordero & Soberón, 1990). Además existe otro lepidóptero más raro aún que *Sandía xami* y larvas de mosca de la familia Agromizidae, que son comunes y podrían infligir daño importante a juzgar por la cantidad de tejido foliar que consumen (Cordero, coms. pers.).

Respecto a la nomenclatura de la especie existen incongruencias importantes. Según los comentarios de distribución de Walter (1972) la especie presente en el Pedregal es sin lugar a dudas *E. grandifolia* Haworth. Las diferencias morfológicas entre las dos especies son mínimas y para Walter *E. gibbiflora* es la que se encuentra en el derrame del Chichinautzin en el estado de Morelos. En el presente trabajo se mantiene la nomenclatura de los trabajos previos realizados con poblaciones de *Echeveria* sp. en el Pedregal (Vargas, 1988; Parra, 1988 y Cordero & Soberón, 1990) y en trabajos de vegetación realizados en la reserva, que la definen como *Echeveria gibbiflora* (Rzedowski & Rzedowski, 1978 en Parra, 1988; Alvarez et al, 1982 y Valiente-Banuet y Luna, 1990).

La naturaleza del suelo que habitan las especies del género *Echeveria* parece ser de poca importancia y se les encuentra en climas templados calientes y subtropicales. No son plantas verdaderamente xerófitas, en el sentido en que lo podrían ser las cactáceas, ya que "bug

can" la sombra de arbustos bajos y pendientes orientadas hacia el norte (Walter, 1972).

Una característica común a la mayoría de las crasuláceas es la succulencia (que se puede sintetizar como la tendencia a incrementar el cociente volumen/superficie ya sea en tallos o en hojas) que como fenómeno es "...tan bioquímico y metabólico como es un tipo distintivo de estructura anatómica" (Walther, 1972). Cuando Walther estaba terminando su monografía del género se iniciaba apenas el impulso a la investigación de los aspectos bioquímicos y metabólicos de la succulencia. Desde principios del siglo diecinueve se había notado que los tallos de *Opuntia* eran capaces de absorber  $\text{CO}_2$  durante la noche y que en las hojas de *Bryophyllum calycinum* se acumulaban ácidos orgánicos durante la noche (Manfred & Ting, 1978).

No es hasta los setentas en que se especifican las rutas metabólicas y características distintivas<sup>5</sup> del llamado Metabolismo Acido de las Crasuláceas (CAM). Una planta que presenta CAM es una planta cuyo contenido de ácido málico en tejido fotosintético fluctúa diariamente con acumulación nocturna, cuyo almacenamiento de carbohidratos fluctúa de manera inversa al ácido y que tiene un balance positivo de absorción de  $\text{CO}_2$  durante la noche. Además, por lo general la apertura estomática es nocturna. El metabolismo CAM ha sido debidamente documentado en por lo menos 18 familias (109 géneros y 300 especies) y es evidentemente un fenómeno de convergencia evolutiva muy atractivo como fenómeno de adaptación ecológica (Manfred & Ting, 1978).

---

5 Es importante notar la diferencia entre la ruta  $\text{C}_4$  de fijación, donde el  $\text{CO}_2$  es fijado en ácidos de 4 carbonos como el malato y el aspartato, la fotosíntesis  $\text{C}_4$ , donde estos ácidos son descarboxilados sin antes ser almacenados, y la fotosíntesis CAM, donde el ácido málico es almacenado antes de ser utilizado. Así, la ruta  $\text{C}_4$  de fijación es parte de las fotosíntesis  $\text{C}_4$  y CAM.

Dentro de las crasuláceas en particular el CAM se ha encontrado en 9 géneros y 28 especies y *Echeveria gibbiflora* es una de ellas (Holdsworth, 1971 en Manfred & Ting, 1978). Las consecuencias que tiene para *E. gibbiflora* la capacidad de utilizar el CAM parecen estar relacionadas con su capacidad para sobrevivir en las partes más extremas y áridas del Pedregal donde probablemente la competencia con otras especies es más relajada.

## EL PEDREGAL DE SAN ANGEL<sup>1</sup>

Al Sur del antiguo pueblo de San Angel, en el rincón suroeste de la cuenca hidrográfica llamada Valle de México, encontramos un manto de roca volcánica cuya superficie original era de aproximadamente 80 Km<sup>2</sup>. El manto, producto de la lava arrojada por las bocas parásitas del Xitle, semeja la forma de un riñón. Su lóbulo norte, de escaso desnivel (2250 a 2350 msnm), es la zona donde actualmente se encuentra la Reserva del Pedregal.

El 30 de Septiembre de 1983 la UNAM estableció la Reserva del Pedregal de San Angel (Valiente-Banuet & Luna, 1990). Con un área de 124.5 hectáreas, el Pedregal es una de las pocas comunidades naturales del Valle de México aún existentes. Es quizá la Reserva más pequeña del mundo dentro de una de sus más grandes ciudades.

Cabe preguntarse bajo qué criterios se justificó su creación. En el "Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Angel" (Alvarez et al, 1982) se señala la presencia de una entidad natural especial. Esta corresponde a lo que Rzedowski llamó asociación *Senecionetum praecocis* en su espléndido trabajo "Vegetación del Pedregal de San Angel, Distrito Federal, México" publicado en 1954. Originalmente esta comunidad vegetal ocupaba el 50% del área del derrame (40.45 Km<sup>2</sup>) y para 1982 se estimaba una disminución de más del noventa por ciento. Llama la atención la magnitud de la diversidad vegetal y animal aún existente, en particular, para plantas fanerógamas se reportan 301 especies (Valiente-Banuet, 1990).

El factor principal que determina la riqueza florística de la zona es la gran diversidad de ambientes que provoca la irregular superficie. Los caprichos del enfriamiento de la lava formaron grietas,

---

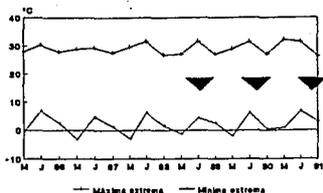
1 Información obtenida básicamente de Rzedowski (1954).

fracturas, pendientes y texturas muy diversas que se conjuntan para crear infinidad de espacios microclimáticos. El factor limitante de mayor importancia en el Pedregal de San Angel es la escasez de suelo. Este afecta de dos maneras el establecimiento de vegetación: mecánicamente, como superficie de soporte y fisiológicamente por la disponibilidad de nutrientes y humedad edáfica. En particular, las oquedades resultado del desprendimiento de gases durante el enfriamiento, ofrecen múltiples espacios para la acumulación de pequeños volúmenes de suelo.

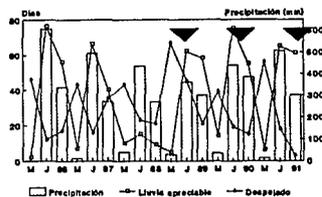
Los suelos son de origen eólico y orgánico y su espesor no sobrepasa generalmente unos pocos centímetros. "Todos los suelos sobre la lava son arenoso-limosos, moderadamente ácidos, poseen gran cantidad de materia orgánica, de potasio y calcio y son pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables. La interpretación (...) no ofrece grandes dificultades. La relativa riqueza de K y Ca señala el origen volcánico de las partículas acarreadas por el viento, pues estos iones provienen con toda probabilidad de la descomposición de feldespatos. La abundancia relativa de limos está cuantitativamente relacionada con la materia orgánica y señala la gran importancia de los restos vegetales en la constitución mecánica del suelo. La escasez de nitrógeno y fósforo aprovechables no es de extrañarse tampoco, puesto que, como lo demuestra la determinación de N total, estos elementos forman parte de la abundante materia orgánica donde se encuentra en estado combinado" (Rzedowsky, 1954).

Climáticamente, el Pedregal conjunta características particulares que lo hacen bastante inhóspito. La distribución de la precipitación es muy desigual, con seis meses de lluvias (junio a octubre) y seis de secas (noviembre a mayo) con un máximo de precipitación cada 4 a 6

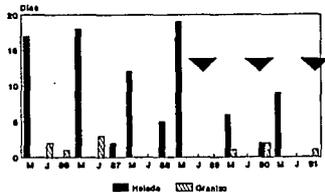
a) Temperatura



b) Precipitación



c) Días de Helada y Granizo



d) Precipitación anual

Año	mm
1986	946.8
1987	780.2
1988	748.5
1989	716.6
1990	837.5
1991	825.7

Figura 4. Aspectos climáticos del Pedregal de San Angel. Se presentan los datos de los tres años anteriores al estudio y los tres que éste abarca. Los triángulos insertos en a, b y c señalan los intervalos representados en las matrices. Los datos fueron agrupados cuatrimestralmente. M = diciembre, enero, febrero y marzo; J = abril, mayo, junio y julio; el cuatrimestre de agosto, septiembre, octubre y noviembre está señalado por el número del año. Datos de la estación climatológica del Colegio de Geografía de la FFyL/UNAM.

años (Figura 4). La intensidad de la iluminación es muy importante ya que se presenta un número elevado de días despejados que favorecen la fotosíntesis, provocan evaporación intensa y elevan la temperatura de la roca. Cabe también señalar la simultaneidad de la época de secas con la de mayores fluctuaciones térmicas. En cuanto a los años del estudio tenemos que el año en que inició la precipitación fue baja y los dos siguientes fue normal. Hubo un pico de precipitación (200 mm) tres años antes de que iniciara el trabajo. Además, hubo un número particularmente alto de heladas en el invierno de 1988.

## METODOLOGIA

### a) Trabajo de Campo.

#### 1. Selección de sitios y transectos.

Se seleccionaron dos sitios con características diferentes en cuanto a topografía y vegetación con el objeto de poder establecer un enfoque comparativo bajo dos condiciones ambientales contrastantes (Figura 5). El primero de ellos, que llamaré de ahora en adelante sitio Centro de Ecología (CE), se caracteriza por tener accidentes topográficos poco pronunciados y su vegetación dominante es de herbáceas (gramíneas y algunas plantas anuales) con algunos tepozanes (*Buddleia* spp.) poco desarrollados. En él se encontraron evidencias claras de perturbación reciente (1987 ó 1988) por fuego (Eguiarte, com. pers.). El segundo sitio es muy accidentado, con grietas de hasta dos metros de ancho por tres de profundidad. Este sitio no presenta signos evidentes de perturbación y la vegetación contiene porciones típicas de la asociación *Seneciaonetum praecocis* y encinares (*sensu* Rzedowsky, 1954). Este será referido en adelante como Sitio Unidad de Seminarios (US).

Se tendió un transecto de ochenta metros de longitud por cuatro metros de ancho en cada sitio. Se seleccionó el ancho de 4 metros pensando en aspectos prácticos ya que debido a la topografía un ancho mayor hubiera afectado el mapeo y que al hacerlo angosto se podría hacer más largo y así representar mejor los distintos microambientes del Pedregal y las plantas que los habitan de manera diferencial. Al hacerlo así se incluyeron en los transectos zonas densamente pobladas y zonas de escasa o nula presencia de *Echeveria gibbiflora*. La longitud de los transectos fue impuesta por el terreno ya que el proyecto original era hacerlos de cien metros. En el sitio CE se presentó una

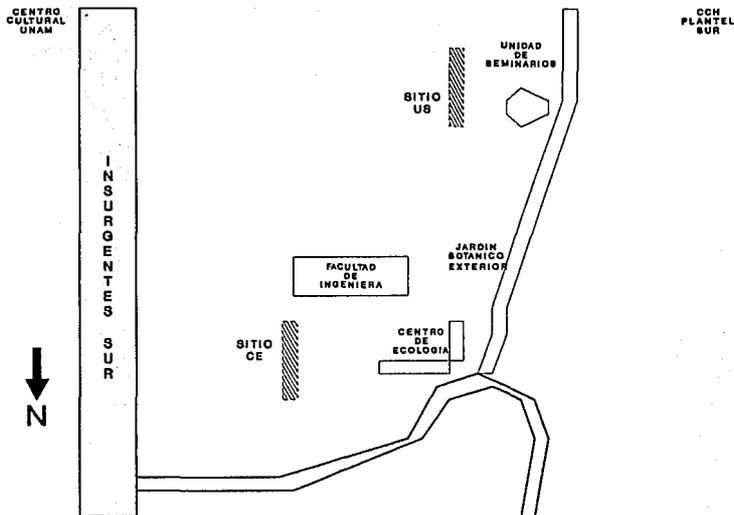


Figura 5. Ubicación aproximada de los Sitios de muestreo. Se indican como área rayada los sitios.

pendiente con grietas inaccesibles y en el US se acabaron los terrenos de la Reserva.

Cada transecto de 4x80 m fue subdividido en cuatro partes de 4x20 m con el objetivo de facilitar el trabajo de campo (tendido de líneas, mapeo y censos) y a cada uno de estos subcuadros se les llamó A, B, C y D.

## 2. Marcas y mapas.

En el mes de Julio de 1989 se marcó a todos los individuos (excepto plántulas, es decir, individuos sin tallo reconocible o menor de 1 cm) en ambos sitios. Se utilizaron marcas de DYMO color verde (del 001 al 999) colocadas alrededor del tallo de la planta con alam-

bre de cobre plastificado. Para delimitar el área de muestreo y mapear a los individuos se procedió de la siguiente manera:

- Se tendió una línea central de 20 metros de largo marcada cada decímetro.

- A cada lado de ésta línea se enganchó otra de dos metros marcada de la misma manera. Al ir recorriendo las dos líneas sobre la línea central se cubrieron todas las plantas que estuvieran dentro de los cuatro metros y se asignó a cada una sus coordenadas para el mapeo posterior. Los datos de las coordenadas se ordenaron de la siguiente manera:

Cuadro B	Lado I	Metro 01	Decímetro 08	Decímetro 12
-------------	-----------	-------------	-----------------	-----------------

En el ejemplo, se señala una planta ubicada en el subcuadro B, del lado izquierdo de la línea central, a 1.8 metros (metros más decímetros) del inicio del subcuadro y 1.2 metros hacia el lado izquierdo.

Con las coordenadas se elaboraron mapas (escala 1m:5cm) en donde las plantas fueron representadas con círculos proporcionales al diámetro promedio de su roseta. Es importante señalar que desde un principio el objetivo de estos mapas fue el de ubicar a las plantas para los censos y que con base en ellos no se pueden hacer análisis finos de denso dependencia y/o distribución espacial. Se hizo una cuadrícula en el mapa y cada planta fue asignada a un cuadro de un metro cuadrado con el objeto de explorar si su distribución espacial es de tipo aleatoria, agregada o uniforme (Krebs, 1989 pp 72-81).

En los censos posteriores los reclutamientos fueron ubicados directamente en el mapa, conservando el criterio de 1cm mínimo para con

siderarla planta, y la nueva numeración se hizo con DYMO color naranja (del 001 al 560).

### 3. Datos de las plantas.

De cada planta se midió, al centímetro más cercano, con cinta métrica de costura lo siguiente (Tabla 2):

#### i) Tallo.

-longitud, medida a lo largo del mismo desde la implantación en el suelo hasta la base de la roseta.

-circunferencia, tomada aproximadamente a 5 cm de la base de la roseta.

#### ii) Roseta.

-diámetro mayor y el perpendicular a éste. Para el análisis de datos se utilizó únicamente el diámetro promedio.

#### iii) Inflorescencias. (sólo en la temporada reproductiva).

- número, longitud y número de flores en cada una de ellas.

### 4. Crecimiento o reproducción vegetativa.

En octubre de 1989 fueron marcados individualmente todos los chupones o tallos vegetativos producidos por los individuos que en julio de 1989 habían sido registrados como poseedores de más de una roseta. El destino de estos chupones fue seguido durante los siguientes censos. Sin embargo la actividad de marcarlos se suspendió al siguiente año por razones que se discutirán mas adelante.

### 5. Censos.

Se llevaron a cabo cinco censos correspondientes a enero 1990, julio 1990, enero 1991 y julio 1991 y octubre de 1991. En los censos de enero de 1990 y 1991 y en octubre de 1991 se registran todos los

Tabla 2. Hoja modelo de toma de datos. Representación esquemática de la hoja de toma de datos. L = Longitud del tallo; C = Circunferencia del tallo; D = diámetros mayor y menor de la roseta; RIP = muerto; Inf/Flo = Longitud de la inflorescencia y número de flores.

# Planta	Coordenadas	1º Censo				2º Censo				Inf/Flo	3º ...
		L	C	D>	D<	L	C	D>	D<		
001	AI010101	3	3	22	17	4	3	9	9	87/30	...
023	AI130712	28	10	40	38	28	10	12	11		
045	BD180815	1	1	7	5	RIP					
088	CD100520	15	14	78	67	22	15	23	10	160/176	117/77

datos mencionados en el inciso anterior. En los de julio no se registraron datos de reproducción (Figura 6; inciso B). Es importante señalar que con el análisis preliminar de los datos del primer año y medio se concluyó que en el mes de octubre el tamaño de la roseta aun no disminuye como consecuencia de la época de secas (tiene el mismo tamaño que en julio) y ya se pueden cuantificar los aspectos reproductivos (la inflorescencia ya está desarrollada). Esto llevó a la decisión de que un censo anual en octubre aportaría la misma información que los dos censos anuales. Esto explica la aparente incongruencia entre los tiempos 1 y 2 y el tiempo 3 de la figura 6.

## 6. Reclutamientos

### i) Plántulas.

En octubre de 1989 se marcó a todas las plántulas de los subcuadros D del Sitio CE y A del Sitio US, es decir, un área de 4x20 m (80 m<sup>2</sup>) seleccionada arbitrariamente. En este punto se incurrió en un error de criterio ya que los datos de estos subcuadros no pueden ser extrapolados a la totalidad de cada sitio como estimación del recluta

	1989			1990			1991			
	Jul.	Oct.	Ene.	Abr.	Jul.	Oct.	Ene.	Abr.	Jul.	Oct.
A)	*	*	*		*	*	*			*
B)	P <sub>1</sub>	R <sub>1</sub>	P-F <sub>1</sub>		P <sub>2</sub>	R <sub>2</sub>	P-F <sub>2</sub>			P <sub>3</sub> R <sub>3</sub> F <sub>3</sub>
C)	[.....89-90.....]				P <sub>2</sub> R <sub>2</sub>					
	P <sub>1</sub> R <sub>1</sub> F <sub>1</sub>							[.....90-91.....]		
					P <sub>2</sub> R <sub>2</sub> F <sub>2</sub>					P <sub>3</sub> R <sub>3</sub>

Figura 6. Relación temporal entre los censos y las matrices de proyección poblacional.

A) Señala fechas en las que hubo trabajo de campo.

B) Clave de la actividad realizada en cada fecha.

P=medición de plantas, R=reclutamiento y F=datos de reproducción. Los subíndices se refieren a los 3 tiempos involucrados en la construcción de las matrices.

C) Intervalos correspondientes a las matrices 89-90 y 90-91, así como los datos utilizados para la estimación de entradas de cada una de ellas.

miento global. Esto se debe a que la densidad de plántulas en estos subcuadros era más alta que en los demás subcuadros de cada sitio. Sin embargo, estos datos se presentarán por separado para describir la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas sin incluirlos dentro de las estimaciones de establecimiento de individuos para los modelos demográficos. Esto se puede ver en la figura 6 en la que solo R<sub>2</sub> y R<sub>3</sub> entran cómo parámetros del modelo (incisos C y D) y el censo de plántulas R<sub>1</sub> no queda incluido. Se utilizaron marcas de DYMO mas pequeñas (con registro de números y letras) colocadas en las plántulas con una hebra de cable eléctrico de cobre con un nudo de ahorcado que permitió fijarla a la planta con seguridad.

ii) Establecimiento de plantas.

En octubre de 1990 y 1991 se marcó a todas las plantas incluidas en el transecto que carecieran de marca (R<sub>2</sub> y R<sub>3</sub> en la figura 6).

Para el caso de las plántulas ya marcadas se respetó la clave asignada y fueron medidas al igual que las demás plantas. Si cumplían con el criterio definido para considerarlas plantas (tallo > a 1 cm) se les consideró reclutadas. Es decir, si una plántula se mantuvo como tal de octubre de 1989 a octubre de 1991 no fue considerada en los reclutamientos y/o sobrevivencias de la categoría de tamaño correspondientes a ese año.

#### 7. Selección de categorías de tamaño.

Se decidió trabajar los modelos demográficos analizando por separado dos variables distintas: la longitud del tallo y el diámetro promedio de la roseta. El supuesto en el que se basa esta decisión es que en la demografía por tallos se expresa una perspectiva histórica ya que la correspondencia entre la longitud de tallo y la edad seguramente es mayor que la que tendría el diámetro de la roseta ya que es una estructura que se renueva constantemente y está relacionada con el esfuerzo reproductivo del individuo. La suerte de las rosetas expresa la suerte del individuo en el año en términos de captación de recursos. Es cierto que se podría hacer un modelo matricial que incluyera como variables de estado ambas características, sin embargo, se consideró que ésta aproximación provocaría una pérdida de información en cuanto a lo que expresa la dinámica en cada caso, además de que tendría como consecuencia problemas en los tamaños de muestra por categoría.

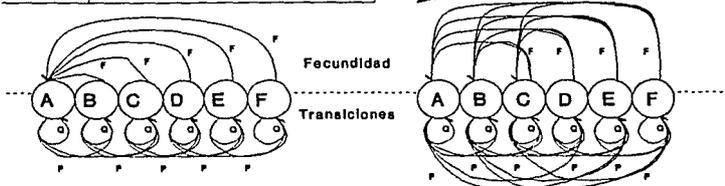
Cuando se utilizan categorías de tamaño se presenta el problema de la selección del número de categorías y su amplitud. En muchos casos las categorías están definidas biológicamente (p.e. estadios de desarrollo en insectos o semillas en plantas), pero cuando esto no

sucede es necesario proponer categorías -basadas en la unidad de medida utilizada para describir al organismo- con intervalos elegidos arbitrariamente. Existen dos fuentes de error asociadas al número y tamaño de categorías que se selecciona. El primero, relativo al muestreo, surge cuando disminuye la precisión con la que se estima un parámetro del modelo debido a lo pequeño del tamaño de muestra, ya que si el número de categorías es grande el tamaño de muestra será pequeño en algunos casos. El segundo es un problema de la distribución de los individuos dentro de la categoría: si ésta es muy grande la distribución interna de los individuos puede estar sesgada y afectar la estimación de las probabilidades de transición de esa categoría (Vandermeer, 1978 y Moloney, 1986). Además, este último punto presenta el problema de que ofrece una escasa resolución de los procesos demográficos que se pretende describir (van Groenaendel et al 1988). Minimizar estos dos tipos de errores optimizaría la información obtenida de la matriz, además de que se homogeneizarían los criterios de selección de categorías que hasta ahora son tantos como estudios demográficos por tamaños se han hecho.

Sin embargo, una paradoja sin aparente solución subyace a esta discusión. Si aplicamos el algoritmo de Vandermeer (1978) o el de Moloney (1986) a cada uno de los conjuntos de datos, es decir, a los correspondientes a cada una de las matrices que se pretenden construir, tendremos como resultado un número igual de propuestas de categorías. Al final el criterio del investigador será el decisivo, y es arbitrario por más educado que sea. La otra alternativa sería agrupar todos los datos y aplicar una sola vez el algoritmo, en cuyo caso el error de muestreo será mínimo y el número de categorías propuestas muy grande para aplicar a cada conjunto de datos en particular. En este traba

Categoría	Tallos		Rosetas	
	Límite inferior	Intervalo	Límite inferior	Intervalo
A	1-3	3	1-5	5
B	4-8	5	6-15	10
C	9-15	7	16-26	10
D	16-26	10	28-35	10
E	28-35	10	36-46	10
F	36-		46-	

← Categorías de tamaño  
Gráficas de Ciclo de Vida



Matrices de Proyección Poblacional

n(t)	A	B	C	D	E	F
n(t+1)	Q	F	F	F	F	F
	P	Q	0	0	0	0
	P	P	Q	0	0	0
	0	P	P	Q	0	0
	0	0	P	P	Q	0
	0	0	0	P	P	Q

n(t)	A	B	C	D	E	F
n(t+1)	Q	P	FP	FP	FP	FP
	P	Q	FP	FP	FP	FP
	P	P	FQ	FP	FP	FP
	P	P	P	Q	P	P
	P	P	P	P	Q	P
	0	P	P	P	P	Q

TALLOS

ROSETAS

Figura 7. Categorías de tamaño, Gráficas de Ciclo de Vida y Matrices de Proyección Poblacional utilizadas en este trabajo. Se presentan, en centímetros, los límites inferior y superior y la amplitud del intervalo de cada categoría tanto por tallos como por rosetas. Las gráficas de ciclo de vida presentan por encima de la línea las contribuciones por fecundidad y por debajo las transiciones. En el caso de los tallos las transiciones son básicamente unidireccionales, no así en el caso de las rosetas en que las transiciones son en ambos sentidos. Los subíndices y las transiciones de la subdiagonal se omitieron. Las matrices no son las mismas en todos los sitios y años ya que en algunos casos hubo transiciones que no se presentaron. La clave para F, P y Q es la misma que en la figura 1.

jo, se consideró que el sentido común, ayudado por un buen conocimiento de los datos, es probablemente el mejor "algoritmo" para seleccionar el número y tamaño de las categorías. Las categorías utilizadas en este trabajo, así como las gráficas del ciclo de vida y matrices de proyección correspondientes se muestran en la figura 7.

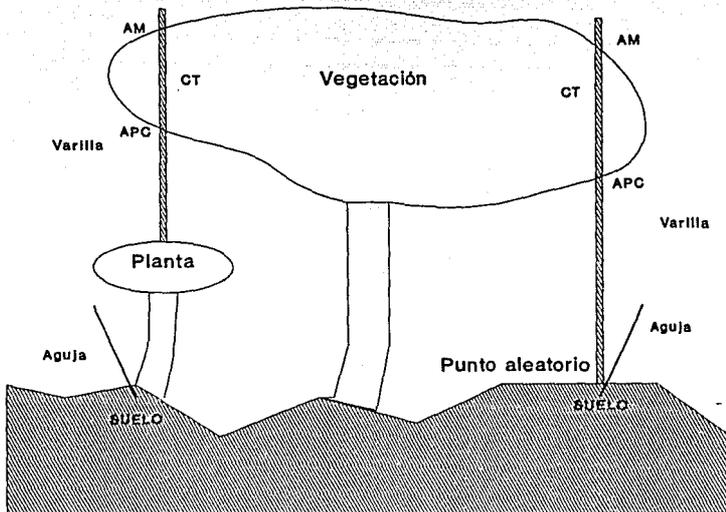


Figura 8. Representación gráfica de las técnicas utilizadas para medir aspectos fisiográficos. Con la aguja graduada cada centímetro se midió la profundidad del suelo y con la varilla graduada cada diez centímetros se midió la Capa Aérea de vegetación (APC = Altura al Primer Contacto; AM = Altura Máxima y CT = Capa Total = AM-APC).

## 8. Fisiografía.

Durante el mes de octubre de 1990 se llevaron a cabo las siguientes mediciones (Figura 8).

### i) Plantas.

Para cada una de las plantas se midió la profundidad del suelo en el punto de implantación del tallo. Se consideró que una sola medición no llevaría a una buena estimación así que se decidió tomar dos (una a cada lado del tallo) y trabajar con su promedio. Se enterró una aguja de tejer metálica (2.5 mm de diámetro), graduada con muescas cada centímetro.

Para cada planta se midió la capa aérea de la vegetación de la siguiente manera: con una varilla (graduada cada 10 cm) colocada en el centro de la roseta se midió la altura al primer contacto con la vegetación (APC) y la altura máxima (AM) o último contacto de la varilla con la vegetación. La capa total (CT) se calculó de la siguiente manera como altura máxima menos altura al primer contacto.

ii) Puntos elegidos aleatoriamente:

Esta parte puede ser vista como la hipótesis nula de disponibilidad de suelo y capa aérea de la vegetación. Se realizó la medición con el objeto de evaluar si *Echeveria gibbiflora* experimenta estos factores de manera aleatoria, es decir, de la misma manera en que se encuentran disponibles en los sitios o si "prefiere" algún con junto particular de condiciones. Con cuerdas graduadas cada metro se hizo una cuadrícula de un metro en el campo y se midió en cada una de las intersecciones de las cuerdas la profundidad del suelo y los mismos dos valores de capa aérea mencionados en la sección anterior. Esto se tradujo en datos para 400 puntos en cada uno de los sitios.

b) **Construcción y análisis de un modelo matricial de poblaciones.**

En esta sección se desarrolla con detalle la manera como se construye y analiza un modelo matricial de poblaciones. Se tomó como ejemplo concreto los datos del sitio US en el intervalo 1989-1990. Se hace énfasis en la manera algebraica de obtener los parámetros del modelo utilizando un programa que multiplique y transponga matrices.

1. *Tabla de frecuencias para transiciones.*

El primer paso para construir la matriz de transiciones es la elaboración de la siguiente tabla de frecuencias:

SUERTE (t+1)	ESTADO INICIAL (t)					
	A	B	C	D	E	F
A	61	0	0	0	0	0
B	28	52	3	0	0	1
C	0	49	50	0	0	0
D	0	0	42	45	2	2
E	0	0	2	27	8	0
F	0	0	0	1	14	16
Muerte	36	28	21	17	5	3
N(t)	125	129	118	92	29	22

Esta se construye tomando en cuenta el estado de cada planta en  $t$  y su suerte en  $t+1$ , con esto se toma la decisión de cuál es la casilla que le corresponde. Así, por ejemplo, sólo una planta pasó de la categoría D a la categoría F y 5 plantas de la categoría E murieron durante el intervalo de  $t$  a  $t+1$ .

2. *Matriz de probabilidades de transición.*

Con base en el inciso 1 se obtiene la matriz de probabilidades de transición y la mortalidad por categoría. Se calcula la proporción de

los individuos de cada categoría que comparten una misma suerte respecto al total ( $Nt_0$ ) de esa categoría:

	A	B	C	D	E	F
A	0.488	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
B	0.224	0.403	0.025	0.000	0.000	0.045
C	0.000	0.380	0.424	0.022	0.000	0.000
D	0.000	0.000	0.356	0.489	0.069	0.091
E	0.000	0.000	0.017	0.293	0.276	0.000
F	0.000	0.000	0.000	0.011	0.483	0.727
Qx	0.288	0.217	0.178	0.185	0.172	0.136
$x_i$	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

Así, por ejemplo, la probabilidad de que un individuo pase de la categoría B a la C en el intervalo de  $t$  a  $t+1$  es de  $49/129$  que es igual a  $0.380$  y la probabilidad de que un individuo de la categoría E muera es de  $5/29$  que es igual a  $0.172$ . Es importante señalar que las mortalidades no quedan incluidas explícitamente en el modelo, pero implícitamente la mortalidad así registrada afecta la estructura de la matriz y el "paso" de los individuos a través de ella.

### 3. Estimación de fecundidades.

La matriz anterior sólo incluye las probabilidades de transición y no contiene aún la estimación de fecundidad. Para estimar la fecundidad encontramos en la literatura dos métodos distintos para obtener el parámetro de la matriz. El primero establece unidades experimentales distintas para estimar producción y banco de semillas, así como porcentajes de germinación (Alvarez-Buylla, 1986). El otro enfoque consiste en estimar la fecundidad en términos de reclutamientos y asignar estos a cada categoría según la proporción del esfuerzo reproductivo total que hizo la categoría y el número de individuos que contiene (Menges, 1990). A estas dos alternativas se les ha encasillado como enfoques determinis-

tas y mecanicistas respectivamente (Menges, 1990) y en este trabajo se utilizó el segundo tipo de estimación. Vale la pena anotar que si se utiliza la estimación de tipo determinista de cualquier manera el reclutamiento a categorías mayores es un cuello de botella para las semillas germinadas o plántulas por lo que su exclusión o inclusión no modifica sustancialmente la estimación de la tasa de crecimiento. En un análisis preliminar (Larson & Eguiarte, 1990) que incluía la categoría de semillas las  $\lambda$ s obtenidas (CE 89-90=1.2665 y US 89-90=1.0355) fueron semejantes a las que resultaron en este trabajo.

Se requiere estimar la contribución por categoría al esfuerzo reproductivo total (i), que en este caso fue definido como los centímetros totales de inflorescencia producidos, y obtener la proporción por categoría (ii). Una vez obtenido el número de reclutamientos en  $t+1$  (iii), éstos son asignados a las diferentes categorías de tamaño de acuerdo con el esfuerzo reproductivo proporcional de la categoría, es decir, se obtiene el producto de (ii) y 194.

	Total	A	B	C	D	E	F
(i)	7225	0	308	1073	3230	2002	612
(ii)	1	0	0.042	0.148	0.447	0.277	0.084
(iii)	194	0	8.148	28.712	86.718	53.738	16.296
(iv)	$n'(t)$	125	129	118	92	29	22
(v)	----	0	0.064	0.244	0.943	1.854	0.747

Una vez obtenido el número de reclutamientos por categoría (iii), se divide el número de reclutamientos asignados a cada categoría entre el total de individuos presentes en la categoría al tiempo  $t$  (iv). Al hacer esto se obtiene la "fecundidad" promedio por categoría (v) que

corresponde al primer renglón de la matriz de transiciones y fecundidades.

#### 4. Matriz de transiciones y fecundidades.

Esta matriz es la suma de las matrices de transición y de fecundidad. Debemos entender que la matriz de fecundidad es en realidad una matriz de 6x6 cuyo primer renglón es ( $v$ ) en el inciso anterior y los cinco restantes son de ceros. Es importante tener esto en cuenta ya que en algunos casos los reclutamientos pueden pertenecer a más de una categoría o las transiciones pueden incluir la probabilidad de regresar a una categoría de menor tamaño. En este trabajo, en la demografía por roseatas, los reclutamientos pueden pertenecer a la categoría A, B o C y por lo tanto en muchos casos la entrada final de la matriz es la suma del reclutamiento y la transición. Cuando alguno de estos casos se presenta las dos entradas se suman y tenemos parámetros de la matriz cuyo valor es la suma de dos valores obtenidos de diferente manera.

	A	B	C	D	E	F
A	0.488	0.064	0.244	0.943	1.854	0.747
B	0.224	0.403	0.025	0.000	0.000	0.045
C	0.000	0.380	0.424	0.022	0.000	0.000
D	0.000	0.000	0.356	0.489	0.069	0.091
E	0.000	0.000	0.017	0.293	0.276	0.000
F	0.000	0.000	0.000	0.011	0.483	0.727

5. Obtención de vectores propios dominantes ( $w$ , derecho = estructura estable de tamaños y  $v$ , izquierdo = valor reproductivo) y valor propio dominante ( $\lambda$ ) de la matriz.

Los vectores y valores propios de la matriz, así como los análisis de perturbación de la misma pueden hacerse analíticamente con programas para computadora que realicen las operaciones de álgebra de matrices.

Uno de los métodos posibles para obtenerlos es multiplicar la matriz de transiciones y fecundidades por el vector de la población en  $t$  hasta que las proporciones en que se presenten las diferentes categorías se estabilicen. A este procedimiento se le conoce como iteración. No existe un criterio estándar para el número de decimales a considerar, en la literatura de demografía comúnmente se reportan de dos a cuatro. En este trabajo se reportan tres. Si se reportan más, el número de iteraciones necesarias para que se estabilice se incrementa.

Cuando las proporciones se estabilizan es lo mismo multiplicar de nuevo la matriz por el vector que un escalar por el vector. Este escalar es la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ).

t13	t14	w
444.81	455.61	0.486
169.17	173.53	0.185
109.90	112.76	0.120
88.85	90.96	0.097
37.43	38.26	0.040
63.88	65.88	0.069
914.04	936.61	0.997

$$\lambda = \frac{n(t_{14})}{n(t_{13})} = \frac{936.61}{914.04} = 1.025$$

El valor propio y los vectores propios de la matriz son los mismos independientemente del vector inicial que utilizamos para la iteración. Es decir son inherentes a la matriz y como ya se había mencionado a esta propiedad se le conoce como ergodicidad.

Hasta aquí hemos visto como se obtienen el vector propio dominante derecho ( $w$ ) y el valor propio dominante. El vector propio izquierdo ( $v$ ) se obtiene de la misma manera, es decir por iteración, pero esta vez se saca el vector propio derecho de la matriz transpuesta. Así, se obtuvo  $v$ :

v

A	0.044
B	0.105
C	0.165
D	0.229
E	0.257
F	0.197

En este caso, para el vector propio izquierdo se decidió iniciar la iteración inicial con un vector de  $1 \times 6$  con el mismo valor, 1, en cada entrada. La estabilización de las proporciones se hizo de la misma manera que para el vector propio derecho.

#### 6. Análisis de perturbación (matrices de sensibilidad y de elasticidad).

Para obtener la matriz de sensibilidades se deben obtener primero dos productos diferentes de los mismos vectores propios de la matriz. El producto matricial<sup>1</sup> se obtiene multiplicando el vector propio izquierdo por el vector propio derecho transpuesto. Es decir:

$$\begin{pmatrix} v \\ 6 \times 1 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} w' \\ 1 \times 6 \end{pmatrix} = [6 \times 6] = \text{producto matricial}$$

y el producto punto que se obtiene multiplicando en el orden inverso, es decir, el vector propio derecho transpuesto por el vector izquierdo.

Para obtener el producto punto de los vectores se multiplica:

$$\begin{pmatrix} w' \\ 1 \times 6 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} v \\ 6 \times 1 \end{pmatrix} = [1 \times 1] = \text{Producto punto}$$

---

1 Nota: es importante recordar que para multiplicar dos matrices sus dimensiones internas y externas respectivas (1 y 6 en este caso) deben ser iguales. Además, que la matriz resultante tiene las dimensiones externas; en el caso del producto matricial  $[6 \times 6]$  y en el producto punto  $[1 \times 1]$ .

PRODUCTO MATRICIAL

PRODUCTO PUNTO

0.021	0.008	0.005	0.004	0.002	0.003
0.051	0.020	0.013	0.010	0.004	0.007
0.081	0.031	0.020	0.016	0.007	0.012
0.112	0.043	0.028	0.022	0.009	0.016
0.125	0.048	0.031	0.025	0.011	0.018
0.096	0.037	0.024	0.019	0.008	0.014

0.108

La matriz de sensibilidades se obtiene dividiendo cada una de las entradas de la matriz del producto matricial entre el producto punto. Es decir:

$$s_{ij} = \frac{v_i w_j}{\langle v, w \rangle}$$

	A	B	C	D	E	F
A	0.199	0.076	0.049	0.040	0.017	0.029
B	0.477	0.182	0.118	0.095	0.040	0.069
C	0.749	0.285	0.185	0.150	0.063	0.108
D	1.040	0.396	0.257	0.208	0.088	0.149
E	1.166	0.443	0.288	0.233	0.098	0.167
F	0.892	0.339	0.220	0.178	0.075	0.128

Finalmente, para obtener cada una de las entradas de la matriz de elasticidades se debe dividir la entrada correspondiente de la matriz de transición y fecundidades entre  $\lambda$  y multiplicar por la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidades. Es decir:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} (s_{ij})$$

A	0.095	0.005	0.012	0.037	0.030	0.021
B	0.104	0.071	0.003	0	0	0.003
C	0	0.106	0.077	0.003	0	0
D	0	0	0.089	0.099	0.006	0.013
E	0	0	0.005	0.067	0.026	0
F	0	0	0	0.002	0.035	0.091

Con el análisis de elasticidad termina el análisis demográfico matricial en los términos hasta los que hasta ahora se presentan en la literatura.

### c) Inferencia estadística.

#### 1. Aspectos generales.

Los archivos de datos fueron manejados en la hoja de cálculo Lotus-123 y en ella se realizaron los análisis de los modelos matriciales según se muestra en el inciso b de la metodología. También se realizaron en la hoja de cálculo los análisis estadísticos que aquí se reseñan con excepción de las correlaciones, algunas partes de la estadística descriptiva y los ajustes a distribución de Poisson que fueron hechos con el programa Statgraphics (STSC Versión 4.0).

Los intervalos de confianza para medias fueron elaborados como dos errores estándar hacia cada lado de la media (al 95.46%). Cada error estándar estimado como:

$$\sigma_x^2 = \frac{\sigma^2}{\sqrt{n}}$$

y se utilizaron para aspectos descriptivos de longitud y circunferencia del tallo, diámetro promedio de las rosetas y para las estimaciones de profundidad del suelo y capa aérea de la vegetación.

A las proporciones de mortalidad y de individuos reproductivos por categoría, así como la proporción de puntos con valor cero en los aspectos fisiográficos se les asignaron límites de confianza para proporciones que fueron calculados según Zar (1984:378-379). El límite inferior fue estimado como:

$$L_1 = \frac{X}{X + (n - X + 1)F(2), v_1, v_2}$$

donde X es el número de objetos con la propiedad de interés, n es el tamaño de muestra y la F un valor crítico de la distribución del mismo nombre con grados de libertad  $v_1 = 2(n - X + 1)$  y  $v_2 = 2X$ . El límite superior dado por:

$$L_2 = \frac{(X + 1)F(2), v_1'v_2'}{n - X + (X + 1)F(2), v_1'v_2'}$$

donde  $v_1' = v_2 + 2$  y  $v_2' = v_1 - 2$ .

Para analizar el patrón de distribución espacial se utilizó la distribución de Poisson (Krebs, 1989:72-80), que depende únicamente de la media como parámetro poblacional. Es decir, con base en el promedio de individuos por cuadro de un metro cuadrado (360 cuadros por sitio) se obtiene la probabilidad (frecuencia relativa o proporción) de individuos que esperamos encontrar de acuerdo con la fórmula general:

$$P(x) = e^{-u} \frac{u^x}{x!}$$

donde  $P(x)$  es la probabilidad de encontrar  $x$  individuos en un cuadro y  $u$  es la media poblacional. La distribución asume que el número esperado de individuos es el mismo para todos los cuadros y que es igual a  $u$ . Así, no asume ninguna agregación o parches de hábitat; en otras palabras, que no hay cuadros "buenos" o malos. Lo que se intenta con el ajuste a la distribución de Poisson es preguntarse si la probabilidad de encontrar un individuo dada la ubicación de otro es aleatoria. Si se ajusta a la distribución, la probabilidad no se ve afectada y sabemos que la media es igual a la varianza, en cuyo caso el patrón de distribución es aleatorio. Si nuestros datos no se ajustan a una distribución de Poisson tenemos dos posibilidades: la primera es que si se incrementa la probabilidad el patrón es agregado y la varianza es mayor que la media. La segunda es que si se reduce la probabilidad el patrón es uniforme y la varianza es menor que la media.

Al obtener un índice de dispersión definido como:

$$ID = \frac{\sigma^2}{\bar{x}}$$

tenemos que el índice es igual a uno cuando el patrón de distribución es aleatorio, menor de uno cuando es uniforme y mayor de uno cuando es agregado.

Para el análisis de asociación entre variables morfológicas y fisiográficas se utilizó la correlación de Pearson (Zar, 1984:306-309). Los coeficientes de correlación son una medida normalizada y sin escala de la intensidad de la asociación entre dos variables. Los valores van de -1 a +1 y si es positivo indica que varían en la misma dirección y si es negativo en direcciones opuestas. Si son estadísticamente independientes se espera una correlación cero. El coeficiente de correlación se estima como:

$$r = \frac{\sum xy}{\sqrt{\sum x^2 \sum y^2}}$$

donde cada una de las sumatorias está definida en Zar (1984:306-309). Además, cuando la correlación era significativa se obtuvo el coeficiente de determinación  $r^2$  que mide el porcentaje de la varianza explicada.

Para comparar los aspectos fisiográficos medidos y poner a prueba la hipótesis nula de que las plantas "experimentan" estas variables de la misma manera que se encuentra "disponible" en el ambiente y las diferencias entre sitios se utilizó una prueba de  $\chi^2$  para tablas de contingencia de acuerdo con Zar (1984:62-77). La  $\chi^2$  se estimó como:

$$\chi^2 = \sum \frac{(f_{ij} - \hat{f}_{ij})^2}{f_{ij}}$$

donde  $f_{ij}$  es la frecuencia absoluta de la  $ij$ -ésima celda y  $\hat{f}_{ij}$  es la frecuencia absoluta esperada en la  $ij$ -ésima celda de la tabla de contingencia. Los grados de libertad fueron  $(r-1)(c-1)$ .

## 2. Modelos matriciales de poblaciones.

Un aspecto poco explorado respecto a los modelos matriciales de poblaciones es la significancia estadística de las diferencias entre años, sitios o tratamientos. Esta comparación puede proceder por dos líneas distintas. La primera es comparar las matrices completas o parte de ellas y la segunda es asociar intervalos de confianza a las tasas de crecimiento que son una síntesis de lo que sucede en la matriz.

Las diferencias entre las estructuras poblacionales (ya sea observadas vs. estables en cada sitio y año o observadas y estables entre sitios y años) fueron evaluadas con el *log likelihood ratio* (Zar, 1984:52-53) que es una alternativa mas robusta que la  $\chi^2$ . La G se estimó como:

$$G = 4.60517 [ \sum f_i \log f_i - \sum f_i \log \hat{f}_i ]$$

con grados de libertad igual a  $(k-1)$  en una tabla de chi-cuadrada, ya que la distribución de dos veces G es semejante a la de  $\chi^2$ .

Para comparar matrices de transición Caswell (1989) propone utilizar modelos log-lineales pero en este trabajo se utilizó un enfoque distinto. Las tablas de frecuencia sobre las que se construyó la matriz de transiciones fueron comparadas como tablas de contingencia con las frecuencias absolutas con un *log-likelihood ratio* para tablas de contingencia de acuerdo con Zar (1984:71-72). Todas las celdas con frecuencias absolutas menores de 2 fueron eliminadas de la comparación. La G fue estimada como:

$$G = 4.60517 [ \sum f_{ij} \log f_{ij} - \sum R_i \log R_i - \sum C_j \log C_j + n \log n ]$$

donde  $f_{ij}$  es cada una de las frecuencias observadas;  $R_i$  es el marginal sobre los renglones;  $C_j$  el marginal sobre las columnas y  $n$  es el total de datos. Los grados de libertad fueron  $(R-1)(C-1)$ .

La estimación de intervalos de confianza para la tasa de crecimiento presenta dificultades que surgen de la relación no lineal que existe entre la tasa de crecimiento y las estadísticas vitales . El método a utilizar depende del tipo de datos disponibles y de los supuestos que se puedan hacer acerca de la población de interés. Los intervalos de confianza aproximados son muy generosos y en ausencia de una práctica de simulación se deben utilizar al 99%. Los métodos de remuestreo (bootstrap y jackknife) parecen ser más vigorosos pero por el momento solo son aplicables a datos de cohorte. Además, no pueden ser utilizados cuando las estadísticas vitales se estiman con base en procedimientos y unidades experimentales distintas (Alvarez-Buylla & Slatkin, 1991). Este conjunto de consideraciones llevaron a que tomara la decisión de no incluir intervalos de confianza para las tasa de crecimiento. Además, se consideró que el análisis dinámico del modelo y el análisis de perturbación del mismo representan la parte mas relevante del análisis demográfico.

## RESULTADOS

### a) Morfometría.

En la tabla 3 se presentan las correlaciones entre las variables morfológicas medidas. Primero se considerarán las relaciones entre las variables morfológicas sin involucrar los centímetros de inflorescencia y el número de flores. En general, la longitud del tallo puede ser considerada como la variable más relacionada con la edad aunque la variabilidad individual en el crecimiento sea alta. A primera vista tiene una buena correlación con la circunferencia del tallo y con el diámetro de la roseta. Esto es un artefacto ya que en el análisis se incluyen numerosas plantas pequeñas en las que las restricciones alométricas de crecimiento aún no se expresan claramente. Es decir, la circunferencia del tallo tiene límites estrechos que una vez fijados en el individuo no cambian mucho y al seguir creciendo en longitud la correlación disminuye. No sabemos qué es lo que determina la circunferencia del tallo pero se podría especular que una o dos temporadas con una roseta de buen tamaño afectarían el futuro crecimiento vigoroso de un individuo joven. Cuando nos fijamos en los individuos reproductivos (ver en la cabeza de la tabla 3 los incisos A a F) vemos que las correlaciones disminuyen dramáticamente, particularmente la que relaciona la longitud del tallo y el diámetro de la roseta.

Respecto a los aspectos reproductivos tenemos que los centímetros totales de inflorescencia y el número de flores están fuertemente correlacionados. La longitud del tallo no tiene una relación directa con el esfuerzo reproductivo realizado por la planta y para el sitio CE es baja ( $r=0.25$ ) y para el US nula ( $r=-0.00$ ). Esta diferencia es reflejo de que la longitud promedio de los tallos en el sitio CE

Tabla 3. Matriz de correlaciones de Pearson para aspectos morfológicos. a) Sitio CE y b) Sitio US. Basada en datos de julio de 1989 para aspectos vegetativos y enero de 1990 para reproductivos. Se indica coeficiente de correlación, coeficiente de determinación cuando la correlación es significativa, nivel de significancia (\*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ ; n.s., no significativa) y entre paréntesis el tamaño de muestra. Se debe notar que para aspectos no reproductivos se presentan correlaciones para toda la población y los coeficientes de correlación y de determinación respectivos son para plantas reproductivas son: A=0.43\*\*\* (0.19); B=0.11<sup>n.s.</sup>; C=0.37\*\*\* (0.14); D=0.30\*\* (0.09); E=0.28\*\* (0.08) y F=0.47\*\*\* (0.22) ( $n_{ABC}=75$ ;  $n_{DEF}=83$ ).

a) Sitio CE

	Circ. tallo	Diam. Roseta	Inflor. (cm)	Flores (num)
Longitud del Tallo	0.70*** 0.49 (468) A	0.45*** 0.203 (468) B	-0.00 <sup>n.s.</sup> (75)	0.06 <sup>n.s.</sup> (75)
Circunferencia del Tallo		0.67*** 0.449 (468) C	0.44*** 0.194 (75)	0.45*** 0.203 (75)
		Diámetro promedio de la roseta	0.63*** 0.297 (75)	0.53*** 0.281 (75)
			Longitud de inflorescencia	0.84*** 0.706 (75)

b) Sitio US

	Circ. tallo	Diam. Roseta	Inflor. (cm)	Flores (num)
Longitud del Tallo	0.64*** 0.410 (293) D	0.61*** 0.372 (293) E	0.25** 0.063 (83)	0.20* 0.040 (83)
Circunferencia del Tallo		0.47*** 0.221 (293) F	0.38*** 0.144 (83)	0.44*** 0.194 (83)
		Diámetro promedio de la roseta	0.61*** 0.372 (83)	0.57*** 0.325 (83)
			Longitud de inflorescencia	0.81*** 0.656 (83)

es menor y al no haber individuos viejos la variación en el crecimiento aún no se expresa cabalmente. La circunferencia del tallo se relaciona con los aspectos reproductivos indirectamente a través de su correlación con el diámetro de la roseta. Esta última variable explica bien el esfuerzo reproductivo y es importante notar que esta correlación es casi igual para los dos sitios y es independiente de la longitud del tallo. Los coeficientes de determinación incluidos en los casos en que la correlación es significativa indican que el porcentaje de la varianza explicada es bajo en la mayoría de los casos por lo que el tamaño de muestra y los individuos pequeños son factores importantes en para la correlación. Es probable que el modelo lineal no sea el mejor para este tipo de datos y que esto oscurezca algunas de las relaciones alométricas que existen.

#### **b) Demografía descriptiva.**

En la tabla 4 se presentan aspectos generales de los sitios de muestreo. La longitud promedio del tallo fue significativamente menor en el sitio CE que en el US y esto es un reflejo claro de la perturbación reciente de que fue objeto. La planta con mayor longitud en el CE tenía 36 cm y en el US 94, diferencias de esta magnitud muestran que la población del CE es más joven (Tabla 4a). La circunferencia del tallo y el diámetro promedio de la roseta no muestran diferencias importantes (Tabla 4b y c).

El número total de plantas fue mayor en el sitio US y en ambos casos hubo un incremento importante para el intervalo 1990-91. En el sitio CE hubo un incremento de 33.3% y en el US sólo de 10.5% respecto al intervalo 1989-90 (Tabla 4d). El número de reclutamientos fue grande en ambos sitios y en términos relativos fue de 0.56 por planta

Tabla 4. Aspectos descriptivos generales. Se presenta un resumen de algunos aspectos de los sitios CE y US del Pedregal de San Angel. El área total en ambos sitios fue de 320 m<sup>2</sup>.

	FECHA	SITIO C E	SITIO U S
a) Longitud del Tallo <sup>1</sup> -Promedio, Intervalo de Confianza y Máximo-	Julio 1989	8.8 cm (8.0-9.6) 36	13.2 cm (12.1-14.3) 94
b) Circunferencia del Tallo <sup>1</sup> -idem (b)-	idem(a)	7.0 cm (6.5-7.4) 25	7.5 cm (7.2-7.8) 16
c) Diámetro de Roseta <sup>1</sup> -idem (b)-	idem(a)	26.0 cm (24.1-27.8) 78	23.8 cm (22.4-25.2) 70
d) Número de plantas	1989-90 1990-91	369 492	515 569
e) Reclutamientos	1990 1991	205 117	194 157
f) Mortalidad <sup>2</sup> -Qx y límites de confianza al 95%-	1989-90 1990-91	$0.144$ (0.111-0.199) $0.201$ (0.168-0.235)	$0.214$ (0.180-0.249) $0.183$ (0.154-0.215)
g) Plantas Reproductivas -Número y Proporción-	1989-90 1990-91	80 (0.22) 57 (0.12)	77 (0.15) 45 (0.08)
h) Índices de dispersión <sup>3</sup> * Total * Reproductivas	Julio 1989	3.58*** 2.04** v=2 v=1	4.72*** 1.63*** v=4 v=1

<sup>1</sup> Basado en datos de Julio de 1989 sin incluir valores cero que corresponden a plántulas o plantas vegetativas.  $N_{CE}=293$  y  $N_{US}=475$ .

<sup>2</sup> Límites de confianza para proporciones según Zar (1984:377-378).

<sup>3</sup> Se presenta índice de dispersión (varianza/media) calculado sobre 360 cuadros de un metro por lado en cada sitio, nivel de significancia \*\*\* ,  $p<0.001$  y \*\* ,  $p<0.01$  y grados de libertad para prueba de ajuste a distribución de Poisson (Según Krebs, 1989:73-78).

para CE 89-90; de 0.24 para CE 90-91; de 0.38 para US 89-90 y de 0.28 para US 90-91 (Tabla 4e). La mortalidad en el sitio CE fue menor en 1989-90 que en 1990-91 y en el sitio US sucedió lo contrario. Los límites de confianza para proporciones al 95% se sobrelapan en los cua-

tro casos por lo que no se puede asegurar que existan diferencias significativas (Tabla 4f).

El número de plantas reproductivas por sitio y por año nunca fue mayor del 22% y el porcentaje siempre fue menor en el sitio US. Es importante notar que en la temporada reproductiva correspondiente al intervalo 1990-91 el número y proporción de plantas reproductivas fue mucho menor en ambos sitios (Tabla 4g).

La distribución de los individuos tomando cuadros de un metro cuadrado fue agregada tanto para la totalidad de las plantas como para las reproductivas. Se realizó este mismo análisis por diferentes categorías de tallo y roseta y los resultados fueron semejantes en términos generales. El rango de los índices de dispersión fue de 0.972 en CE para las categorías A y B por tallos a 2.970 para las categorías C y D por rosetas en US. En dos casos el tamaño de muestra afectó el ajuste a la distribución de Poisson por que se carecía de grados de libertad para la prueba de bondad de ajuste (Tabla 4h).

En la tabla 5 se presentan los resultados de sobrevivencia y crecimiento de plántulas correspondientes al inciso 6.i. de la metodología. Estos datos deben ser tomados con precaución ya que, como se mencionó en la metodología, un error de criterio en la selección del número y ubicación de subcuadros de muestreo de plántulas no permite extrapolar estos datos a la totalidad de cada uno de los sitios. El subcuadro D del sitio CE presentó una densidad absoluta de plántulas de 7.1 por  $m^2$ , más de seis veces mayor que la densidad absoluta de plantas en el sitio que fue de 1.15 por  $m^2$ . En el subcuadro A del sitio US la densidad absoluta de plántulas fue semejante a la de plantas, 1.76 y 1.61 por metro cuadrado respectivamente. El número de etiquetas extraviadas (Tabla 5h) fue grande en los dos sitios y proporcio-

Tabla 5. Plántulas. Suerte de las plántulas marcadas en Octubre de 1989 en los subcuadros D del sitio CE y A del sitio US. Se presenta la proporción del total y entre paréntesis el número absoluto. El área muestreada en cada subcuadro fue de 80 m<sup>2</sup>; la columna de total es para los dos subcuadros juntos y el área es de 160 m<sup>2</sup>.

	CE (Subcuadro D)	US (Subcuadro A)	TOTAL
a) Número de Plantas Marcadas (N).	568	141	709
b) Densidad Absoluta.	7.1/m <sup>2</sup>	1.76/m <sup>2</sup>	4.43/m <sup>2</sup>
c) Mortalidad de Octubre de 1989 a 1990.	0.366 (208)	0.113 (16)	0.316 (224)
d) Mortalidad de Octubre de 1990 a 1991.	0.150 (85)	0.092 (13)	0.138 (98)
e) Reclutamientos a categoría de Plantas en Octubre de 1990.	0.148 (84)	0.312 (44)	0.180 (128)
f) Reclutamientos a categoría de Plantas en Octubre de 1991.	0.062 (35)	0.043 (6)	0.058 (41)
g) Permanecieron plántulas en Octubre de 1991.	0.002 (1)	0.000 (0)	0.001 (1)
h) Etiquetas extraviadas o sin datos.	0.273 (155)	0.440 (62)	0.306 (217)
	1.001	1.000	0.999
i) Permanecieron plántulas de Octubre de 1989 a 1990 (d+f+g).	0.214	0.269	0.197

nalmente mucho mayor en el US. Este dato considera al número de plántulas cuya marca no fue encontrada en cuatro censos consecutivos. Por lo tanto, los datos de mortalidad (Tabla 5 c y d) son una subestimación ya que no incluyen a las plántulas muertas cuya marca no fue recuperada. Si consideramos los datos de mortalidad de plántulas al primer año y les añadimos la proporción de etiquetas extraviadas tenemos

una mortalidad al primer año de 0.639 en CE y de 0.553 en US. Al considerar así la mortalidad de las plántulas tenemos que son considerablemente mayores que la de las demás categorías (Figura 10). Con excepción de la mortalidad de la categoría A por rosetas, que van de 1 a 5 centímetros de diámetro promedio y que es la talla que comúnmente tienen las plántulas.

La proporción de plántulas marcadas que alcanzó 1 centímetro de longitud de tallo y por lo tanto fue reclutada como planta e incorporada a los modelos matriciales es baja (Tabla 5e y f). Sin embargo, respecto a los reclutamientos totales por sitio y año sí fueron una parte importante ya que representaron el 41% de los reclutamientos totales en CE 89-90; el 22.7% en US 89-90; el 30% para CE 90-91 y el 3.8% para US 90-91. El número de plántulas que permanecieron como tales durante el primer año fue alto y representó aproximadamente a una cuarta parte de las plántulas marcadas (Tabla 5i). Esto debe ser tomado en cuenta al hacer asociaciones directas entre el esfuerzo reproductivo de un año y sitio particular y el número de reclutamientos respectivos. En otras palabras, la manera en que está construida la gráfica del ciclo de vida tiene como consecuencia que se presente un retraso temporal de un año en el reclutamiento de aproximadamente una cuarta parte de las plántulas.

Los datos correspondientes al crecimiento o reproducción vegetativa de la tabla 6 muestran que el número de individuos que presentan chupones nunca alcanza más del 5% de los individuos presentes en ese momento (Tabla 6a). Muchos de estos individuos si fueron incluidos en los modelos matriciales ya que, aunque presentaran chupones, las dos medidas fundamentales para asignarlos a una categoría (la longitud del tallo y el diámetro de la roseta) estaban claramente definidas.

Tabla 6. Crecimiento vegetativo. a) Se presenta el número de plantas con presencia registrada de chupones y el porcentaje que representan del total de plantas en ese momento; b) el número de eventos en que se observó a un chupón independizarse de la planta progenitora y c) la sobrevivencia de los individuos con chupones.

	Año	CE	US
a) Número de Plantas con Crecimiento Vegetativo.	1989	15 (4.85%)	21 (4.08%)
	1990	8 (1.16%)	14 (2.46%)
	1991	25 (4.89%)	23 (3.70%)
b) Eventos de Independencia Observados en los 3 años		5	8
c) Suerte de los individuos con crecimiento vegetativo y de los chupones marcados en octubre de 1989.			
		CE	US
		Individuos (n=10)	Chupones (n=100)
		Chupones (n=51)	Individuos (n=21)
1) Sobrevivencia a Octubre de 1990	0.60	0.35	0.67
2) Sobrevivencia a Octubre de 1991	0.30	0.00	0.42

De los 2056 datos factibles de ser utilizados en la estimación de los parámetros de los cuatro modelos matriciales solo el 2.9% fueron eliminados por que el crecimiento vegetativo no permitió una asignación clara del individuo a alguna categoría. Esto se debió básicamente a la ramificación con numerosas rosetas por individuo ( $X=4.72$  chupones por individuo;  $s=3.41$  y  $n=32$ ) y sin dominancia clara de alguno de los tallos.

Durante los dos años de observación en los dos sitios sólo se pudieron documentar 13 eventos de independencia (Tabla 6b) donde con toda seguridad un genet dio lugar a dos o más ramets (*sensu* Begon et al, 1986:124-130). Estos 13 eventos representan menos del 1% de los datos utilizados en la construcción de las matrices y por lo tanto no justifican modificar el modelo para incluir el crecimiento vegetati-

vo. En otros casos, un tallo roto o dañado formó una nueva roseta y disminuyó su longitud, esto se reflejó en la matriz de demografía por tallos como una transición a categorías más pequeñas.

La sobrevivencia de los individuos que presentaron chupones fue notablemente menor que la de los otros individuos y la mortalidad de los chupones fue particularmente alta hacia el segundo año (Tabla 6c). La mortalidad fue mayor para el sitio CE que para el US en estos individuos aunque la mortalidad global del sitio US para ese intervalo fue mayor. Es importante notar que esta mortalidad diferencial de los individuos que presentan crecimiento vegetativo no indica que este evento sea riesgoso en sí, sino que la producción de chupones se presenta como respuesta ante la pérdida de la roseta terminal u otro tipo de estrés que estimula el desarrollo de sus yemas latentes. Es decir, un individuo al que le va mal tiende al crecimiento vegetativo y no al revés.

En la tabla 7a se observa claramente que la proporción de individuos reproductivos por categoría de tallos fue diferente entre sitios y entre años. En particular, el sitio CE 89-90 muestra una mayor proporción de reproductivos en las tres categorías menores que el siguiente año en el mismo sitio o en el otro sitio. Esta tendencia se "corrige" y para el intervalo 90-91 tenemos un patrón semejante al del sitio US en los dos años. En la demografía por rosetas (Tabla 7b) las proporciones tienen mayor coherencia entre categorías y sólo se observan diferencias importantes en las categorías D a F de CE 89-90 y US 90-91.

Otra manera de ver un conjunto semejante de datos es medir la contribución proporcional por categoría al total de centímetros de inflorescencia producidos (Figura 9). En ambos sitios la producción to-

Tabla 7. Aspectos reproductivos. a) Tallos y b) Rosetas. Se presenta para cada categoría la proporción de individuos reproductivos y los límites de confianza para proporciones según Zar (1984:377-378). Los tamaños de muestra por categoría corresponden al número de individuos que hay en cada categoría en  $n(t_0)$  en las tablas 11 y 12. La categoría A no se presenta porque la proporción siempre fue 0.

SITIO/AÑO	B	C	D	E	F
a) CE 89-90	0.13 (.08-.21)	0.52 (.39-.65)	0.63 (.46-.78)	0.50 (.16-.84)	1.00 (.16----
T					
A					
CE 90-91	0.03 (.01-.08)	0.20 (.12-.32)	0.44 (.30-.60)	0.63 (.38-.84)	0.60 (.15-.95)
L					
L					
O US 89-90	0.04 (.01-.09)	0.12 (.07-.19)	0.37 (.26-.48)	0.59 (.38-.77)	0.32 (.14-.55)
S					
US 90-91	----	0.04 (.01-.11)	0.24 (.16-.35)	0.26 (.13-.44)	0.31 (.17-.51)
b) CE 89-90	0.02 (.00-.07)	0.08 (.03-.17)	0.44 (.27-.63)	0.81 (.63-.93)	0.97 (.84-1.0)
R					
O CE 90-91	----	0.05 (.01-.11)	0.27 (.16-.41)	0.59 (.42-.74)	0.86 (.57-.98)
S					
E					
T US 89-90	----	0.04 (.01-.09)	0.22 (.14-.33)	0.57 (.41-.71)	0.76 (.58-.88)
A					
S					
US 90-91	----	0.05 (.01-.13)	0.16 (.08-.27)	0.30 (.18-.44)	0.38 (.23-.44)

tal fue menor en 1990-91 que en 1989-90 con una reducción de 30.4% en CE y de 41.6% en US. Esta diferencia es producto de la disminución en el número de individuos reproductivos, que fue de 28.8 y 41.5% respectivamente (Tabla 4h), y no de una disminución en el esfuerzo reproductivo individual. En la figura 9A vemos claramente que la contribución proporcional a los centímetros totales de inflorescencia en CE 89-90 de las categorías B y C por tallos fue mucho mayor que la de las mismas categorías en el mismo sitio al siguiente año y del sitio US en los dos años. Esta diferencia entre CE 89-90 y los demás conjuntos de datos no se observa en la figura 9B lo cual es un argumento más en fa

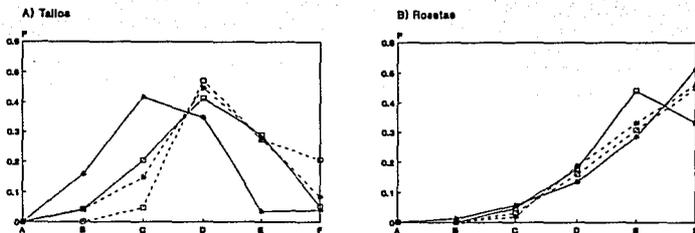


Figura 9. Contribución por categoría al esfuerzo reproductivo. A) Tallos y B) Rosetas. Se presenta la contribución proporcional de cada categoría al total de centímetros de inflorescencia producidos por sitio y por año. (— CE y --- US; \* 89-90 y □ 90-91). El total de centímetros de inflorescencia producidos fue: CE 89-90 = 9257; CE 90-91 = 6444; US 89-90 = 7225 y US 90-91 = 4223).

vor de la coherencia interna de las categorías de tamaños por roseta. Los patrones descritos en la tabla 7 y la figura 9 demuestran que individuos jóvenes (o pequeños en términos de longitud de tallo) se reprodujeron "precozmente" y tuvieron tamaños de roseta mayores "normales" ya que estas diferencias no se reflejan en el análisis por rosetas.

### c) Aspectos fisiográficos.

Los resultados de los aspectos fisiográficos se presentan en las tablas 8, 9 y 10. El enfoque utilizado en la presentación de los datos de profundidad de suelo y capa aérea de la vegetación es comparar los valores de la medición para las plantas y los puntos elegidos aleatoriamente (ambiente). En otras palabras, se intenta poner a prueba la hipótesis nula de que las plantas "experimentan" estas variables de la misma manera en que se encuentran "disponibles" en el ambiente.

Tabla 8. Descripción de aspectos fisiográficos para las plantas y para puntos elegidos al azar (AMBIENTE).

a) Proporción de puntos con valor cero. Los puntos de valor 0 se presentan cuando el punto cae en roca y cuando no hay vegetación por encima de la planta o del punto. Se indican tamaños de muestra, las proporciones de puntos con valor 0 y límites de confianza al 95%

	SITIO CE		SITIO US	
	AMBIENTE	PLANTAS	AMBIENTE	PLANTAS
<b>SUELO</b> (Proporción de puntos 0)	0.523 (0.460-0.585) n=400	----- ----- n=307	0.415 (0.374-0.477) n=400	----- ----- n=449
<b>CAPA AEREA</b> (Proporción de puntos 0)	0.170 (0.135-0.214) n=400	0.251 (0.204-0.309) n=307	0.165 (0.131-0.208) n=400	0.243 (0.189-0.281) n=449

b) Estimaciones de profundidad del suelo y capa aérea de la vegetación. Se eliminaron los puntos de valor 0 y se indica la media y el intervalo de confianza en centímetros, así como el tamaño de muestra. APC=Altura al Primer Contacto con la capa aérea; AM=Altura Máxima de la misma y CT=Capa Total (CT= AM-APC).

	SITIO CE		SITIO US	
	AMBIENTE	PLANTAS	AMBIENTE	PLANTAS
<b>SUELO</b>	7.2 (6.3-8.1) n=178	4.3 (3.5-4.7) n=307	6.0 (5.4-6.6) n=211	5.0 (4.6-5.4) n=449
<b>A P C</b>	33 (27-38) n=178	35 (31-39) n=230	91 (80-102) n=211	65 (58-72) n=340
<b>A M</b>	143 (130-156) n=178	90 (82-98) n=230	255 (235-275) n=211	114 (103-125) n=340
<b>C T</b>	110 (99-122) n=178	55 (48-62) n=230	164 (147-181) n=211	49 (43-55) n=340

En la tabla 8a se muestra la proporción de puntos con valor cero que se encuentran en las variables suelo y capa aérea. No existen puntos de valor cero en suelo para las plantas por razones obvias y el

valor mínimo para las plantas fue de 0.5 cm de profundidad. En cuanto a la capa aérea los valores cero indican exposición total a la insolación y la proporción de puntos cero no se desglosa en sus tres componentes ya que cuando cualquiera de los valores es cero los demás también. El valor mínimo de Altura al Primer Contacto y de Capa Total es de 10 cm y el de Altura Máxima es de 20 cm. Los resultados indican que la disponibilidad de puntos con suelo, susceptibles de ser ocupados por una planta, es menor en el Sitio CE que en el US. Respecto a la capa aérea se muestra que no existen diferencias entre sitios pero que en ambos lugares las plantas experimentan puntos sin protección de la insolación en mayor proporción a lo disponible .

Para analizar cuantitativamente las variables fisiográficas se eliminaron de la descripción de la tabla 8b los puntos de valor cero. Estos resultados revelan algunas diferencias pero las comparaciones basadas en tablas de contingencia se presentan en la tabla 9. En cuanto a la profundidad de suelo del ambiente encontramos que no hubo diferencias entre los sitios ni entre el ambiente y las plantas en el sitio US. En la medida en que no hay diferencias en la disponibilidad de "recursos" en los sitios y que en el sitio CE si hay diferencias entre las plantas y el ambiente vemos que el sitio CE es diferente al US respecto a lo que "experimentan" las plantas de profundidad de suelo. Estas diferencias se deben a que en CE hay muy pocas plantas en puntos con profundidad de más de 11 cm.

Las mediciones de la capa aérea de la vegetación se desglosan en tres partes. La altura al primer contacto con la vegetación es considerablemente mayor en el sitio US que en el CE en congruencia con los tipos de vegetación y la topografía que presentan. Una topografía menos accidentada y un estrato herbáceo (plantas anuales y pastos) domi

Tabla 9. Pruebas de  $\chi^2$  para aspectos fisiográficos. Se realizaron de acuerdo con Zar (1984:72-77). Las categorías utilizadas para profundidad de suelo fueron: 1-5, 6-10 y 11 en adelante, en este caso no se incluyeron los puntos de valor cero porque carecen de significado. Para los aspectos de cobertura vegetal se utilizaron (en decímetros): 0, 1-10 y 11 en adelante. APC=Altura al Primer Contacto con la capa aérea; AM=Altura Máxima de la misma y CT=Capa Total (CT= AM-APC). Los grados de libertad fueron 2 en todos los casos y la  $\chi^2$  (g.l.=2;  $\alpha=0.05$ )=5.991.

	SUELO	APC	AM	CT
Ambiente (CE) vs Ambiente (US)	$\chi^2=3.46$ n.s.	$\chi^2=92.02$ ***	$\chi^2=68.89$ ***	$\chi^2=41.72$ ***
Plantas (CE) vs Plantas (US)	$\chi^2=12.51$ **	$\chi^2=41.21$ ***	$\chi^2=3.374$ n.s.	$\chi^2=0.665$ n.s.
Ambiente (CE) vs Plantas (CE)	$\chi^2=32.86$ ***	$\chi^2=13.50$ **	$\chi^2=38.78$ ***	$\chi^2=36.61$ ***
Ambiente (US) vs Plantas (US)	$\chi^2=5.42$ n.s.	$\chi^2=33.29$ ***	$\chi^2=162.3$ ***	$\chi^2=173.7$ ***

nante en el sitio CE hacen la diferencia respecto al sitio US que tiene matorrales y árboles bien desarrollados, así como grietas de mayor profundidad. En este aspecto se encontraron diferencias significativas en los cuatro niveles de comparación.

Respecto a la altura máxima y la capa total de vegetación tenemos un patrón claro. En cuanto a lo que "experimentan" las plantas no hay diferencias significativas entre los dos sitios y en los otros tres niveles de comparación si las hay. Esto demuestra que las plantas se encuentran en puntos distintos a lo que hay en el ambiente por lo que podemos afirmar que la vegetación afecta la distribución espacial de *Echeveria gibbiflora*.

Las matrices de correlación de Pearson para variables fisiográficas se presentan en la tabla 10. Los patrones generales son iguales

Tabla 10. Matriz de correlaciones de Pearson para aspectos fisiográficos. A) Sitio CE y b) Sitio US. Mediciones en plantas sobre la diagonal y por debajo de ella en puntos elegidos al azar (ambiente). Se indica coeficiente de correlación, coeficiente de determinación cuando la correlación es significativa y nivel de significancia (\*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$  y  $n.s.$ , no significativa). S=profundidad del suelo; APC:Altura al Primer Contacto; AM=Altura Máxima de la misma y CT=Capa Total de vegetación (CT=AM-APC).

a) Sitio CE ( $N_{plantas}=307$  y  $N_{ambiente}=400$ ).

	S	A P C	A M	C T
S		0.103 <sup>n.s</sup>	0.110 <sup>n.s</sup>	0.081 <sup>n.s</sup>
A P C	0.013 <sup>n.s</sup>		0.654*** 0.428	0.250*** 0.063
A M	0.278*** 0.077	0.606*** 0.367		0.896*** 0.803
C T	0.334*** 0.111	0.227*** 0.051	0.912*** 0.832	

P  
L  
A  
N  
T  
A  
S

A M B I E N T E

b) Sitio US ( $N_{plantas}=449$  y  $N_{ambiente}=400$ ).

	S	A P C	A M	C T
S		0.142** 0.020	0.110* 0.012	0.038 <sup>n.s</sup>
A P C	0.005 <sup>n.s</sup>		0.883*** 0.779	0.465*** 0.217
A M	0.233*** 0.054	0.663*** 0.440		0.827*** 0.684
C T	0.304*** 0.093	0.143*** 0.021	0.835*** 0.698	

P  
L  
A  
N  
T  
A  
S

A M B I E N T E

en los dos sitios aunque la correlación tiende a disminuir para las plantas en CE respecto a US (lo que podría ser un artefacto creado por el tamaño de muestra) y tiende a ser mayor para el "ambiente" en

CE respecto a US. En general, la profundidad del suelo tiene una correlación baja con los tres aspectos de capa aérea aunque es un poco más elevada la relativa a suelo y capa total para el ambiente (se debe de tomar en cuenta que la  $r^2$  es de aproximadamente 10% en los dos sitios). La correlación de suelo y altura al primer contacto para las plantas es mayor que para el ambiente. Se observa también que en ambos casos el mayor componente de la capa total es la altura máxima y que, comparativamente, la altura al primer contacto tiene poco ver con ella.

#### d) Modelos de proyección poblacional.

Los modelos de proyección poblacional correspondientes a los dos sitios y a los dos intervalos de tiempo se realizaron tanto para demografía por categorías de tamaño de tallo como de roseta. En total se construyeron ocho matrices de proyección poblacional para cuatro conjuntos de datos. No se realizó ninguna comparación estadística entre la demografía por tallos y por rosetas y los mismos análisis se realizaron para cada una de las demografías por separado<sup>1</sup>. Los resultados se presentarán de manera paralela a lo largo del texto, al igual que en tablas y figuras.

El tamaño de la población, la mortalidad total, el total de centímetros de inflorescencia producidos y el número de reclutamientos son los mismos para cada sitio y tiempo cuando comparamos la demografía por tallos con la de rosetas. Esto implica que al comparar una y otra demografía lo que cambia es la manera en que cada individuo es

---

1 En todas las pruebas estadísticas se decidió comparar entre sitios y entre años, lo cual resultó siempre en cuatro comparaciones de cada tipo. Nunca se comparó CE 89-90 con US 90-91 o CE 90-91 con US 89-90.

asignado a una categoría en  $t$  y en  $t+1$ . Por lo tanto, las diferencias que encontramos en el análisis de los modelos matriciales se deben a la forma en que se distribuyen entre categorías las variables mencionadas. La diferencia fundamental entre una y otra demografía está en la dinámica interna del modelo, en el paso de los individuos a través de la matriz.

En la tabla 11 tenemos las matrices de proyección poblacional por tallo. Se puede observar que son semejantes a una matriz de Lefkovich. La mayoría de las entradas de estas matrices son de fecundidad o de transición con solo dos excepciones en la matriz de US 90-91 en la que los dos tipos de contribuciones se empalman. Las matrices de transición<sup>2</sup> fueron comparadas entre sitios y entre años únicamente y no se encontraron diferencias significativas entre ellas (CE 89-89 vs 90-91,  $G=2.71$   $gl=12$   $0.999 < p < 0.995$ ; US 89-90 vs 90-91,  $G=15.6$   $gl=13$   $0.5 < p < 0.25$ ; CE vs US 89-90,  $G=10.0$   $gl=10$   $0.5 < p < 0.25$  y CE vs US 90-91,  $G=17.1$   $gl=14$   $0.5 < p < 0.25$ ).

Las fecundidades son particularmente altas en la matriz CE 89-90 y en las otras tres matrices son semejantes entre sí. Es importante notar que la fecundidad es el promedio de reclutamientos por individuo en cada categoría y que el producto del número de individuos en la categoría en  $t$  y la fecundidad de la misma, nos da el número de reclutamientos asignados a la categoría de acuerdo con su esfuerzo reproductivo relativo. El número de individuos en las categorías E y F para CE 89-90 es bajo. Si multiplicamos el número de individuos de la

---

<sup>2</sup> Es importante recordar que las fecundidades y las transiciones se estiman de diferente manera por lo que las comparaciones entre matrices son exclusivamente para la tabla de frecuencias de las transiciones sin tomar en cuenta las fecundidades. Es decir, se compararon para cada sitio tablas como la del inciso b.1 de la metodología.

Tabla 11. Matrices de proyección poblacional para demografía por ta-  
llos. **Negritas** indican la diagonal; subrayados entradas de recluta-  
miento y doble subrayado entradas de transición y reclutamiento.

	A	B	C	D	E	F	$n(t_0)$	
A	<b>0.331</b>	<u>0.290</u>	<u>1.277</u>	<u>1.879</u>	<u>0.936</u>	<u>4.008</u>	142	
B	0.401	<b>0.482</b>					112	
C	0.028	0.402	<b>0.433</b>				67	CE 89-90
D		0.018	0.493	<b>0.447</b>			38	
E			0.015	0.474	<b>0.375</b>		8	
F				0.026	0.375	<b>0.845</b>	2	
A	<b>0.362</b>	<u>0.039</u>	<u>0.324</u>	<u>0.927</u>	<u>1.782</u>	<u>1.231</u>	218	
B	0.321	<b>0.476</b>	0.027				124	
C	0.041	0.331	<b>0.446</b>	0.077			74	CE 90-91
D		0.016	0.378	<b>0.423</b>	0.053		52	
E				0.385	<b>0.421</b>		19	
F				0.038	0.474	<b>0.800</b>	5	
A	<b>0.488</b>	<u>0.064</u>	<u>0.244</u>	<u>0.943</u>	<u>1.854</u>	<u>0.747</u>	125	
B	0.224	<b>0.403</b>	0.025			0.045	129	
C		0.380	<b>0.424</b>	0.022			118	US 89-90
D			0.356	<b>0.489</b>	0.069	0.091	92	
E			0.017	0.293	<b>0.276</b>		29	
F				0.011	0.483	<b>0.727</b>	22	
A	<b>0.665</b>	0.023	<u>0.104</u>	<u>0.814</u>	<u>1.155</u>	<u>1.119</u>	233	
B	0.193	<b>0.453</b>	0.098	0.022		0.034	86	
C	0.009	0.174	<b>0.478</b>	0.066	0.026	0.034	92	US 90-91
D			0.272	<b>0.341</b>	0.105	0.069	91	
E				0.352	<b>0.316</b>		38	
F				0.011	0.342	<b>0.690</b>	29	

categoría F en CE 89-90 por la fecundidad de la misma categoría vemos que sólo se asignaron 8.016 reclutamientos a la categoría F mientras que en la misma matriz a la categoría B se le asignaron 32.48 reclutamientos aunque la entrada de fecundidad indique una cifra casi 15 veces menor.

La matriz CE 89-90 también es diferente a las demás en que su subdiagonal tiene valores mayores a los de la subdiagonal en las categorías A a D. En otras palabras, los individuos crecieron más y esto se expresa claramente en sus probabilidades de transición. Si observamos las probabilidades de quedarse y las de transición de las catego-

Tabla 12. Matrices de proyección poblacional para demografía por rosetas. **Negritas** indican la diagonal; subrayados entradas de reclutamiento y doble subrayado entradas de transición y reclutamiento.

	A	B	C	D	E	F	$n(t_0)$	
A	<b>0.433</b>	<u>0.160</u>	<u>0.150</u>	<u>0.572</u>	<u>1.330</u>	<u>2.321</u>	67	
B	0.164	<b>0.343</b>	<u>0.160</u>	<u>0.209</u>	<u>0.486</u>	<u>0.911</u>	130	
C	0.075	<u>0.270</u>	<b>0.419</b>	<u>0.381</u>	<u>0.161</u>	<u>0.112</u>	75	CE 89-90
D	0.015	<u>0.054</u>	0.280	<b>0.324</b>	<u>0.387</u>	0.094	34	
E			0.080	0.294	<b>0.419</b>	0.500	31	
F			0.013		0.065	<b>0.313</b>	32	
A	<b>0.142</b>	0.123	<u>0.096</u>	<u>0.195</u>	<u>0.524</u>	<u>1.256</u>	176	
B	0.341	<b>0.289</b>	<u>0.188</u>	<u>0.291</u>	<u>0.521</u>	<u>1.232</u>	114	
C	0.131	0.175	<b>0.349</b>	<u>0.262</u>	<u>0.287</u>	<u>0.427</u>	88	CE 90-91
D	0.057	0.132	0.273	<b>0.214</b>	0.205	0.071	56	
E	0.006	0.044	0.080	0.196	<b>0.386</b>	0.286	44	
F		0.018	0.011	0.107	0.159	<b>0.429</b>	14	
A	<b>0.272</b>	0.144	<u>0.158</u>	<u>0.462</u>	<u>1.317</u>	<u>2.340</u>	103	
B	0.214	<b>0.388</b>	<u>0.164</u>	<u>0.083</u>	<u>0.123</u>	<u>0.191</u>	139	
C	0.019	0.144	<b>0.305</b>	0.224	0.022		105	US 89-90
D		0.036	0.238	<b>0.412</b>	0.087	0.054	85	
E			0.038	0.188	<b>0.565</b>	0.162	46	
F				0.035	0.239	<b>0.649</b>	37	
A	<b>0.164</b>	0.108	<u>0.173</u>	<u>0.147</u>	<u>0.259</u>	<u>0.562</u>	238	
B	0.424	<b>0.333</b>	<u>0.212</u>	<u>0.352</u>	<u>0.613</u>	<u>1.086</u>	102	
C	0.126	0.176	<b>0.294</b>	<u>0.333</u>	<u>0.262</u>	<u>0.462</u>	65	US 90-91
D	0.034	0.059	0.231	<b>0.271</b>	0.296	0.150	70	
E	0.004	0.010	0.031	0.171	<b>0.278</b>	0.300	54	
F		0.010	0.015	0.043	0.148	<b>0.375</b>	40	

rías A a D existe una tendencia, no perfecta, donde incrementa la importancia numérica de quedarse en la misma categoría y disminuye la de pasar a la siguiente. Esta tendencia sigue una secuencia CE 89-90, CE 90-91, US 89-90 y US 90-91.

En cuanto a la demografía por rosetas (Tabla 12) encontramos que el número de transiciones observadas fue mayor que en la de tallos. Esto se debe a que la roseta es una estructura que cambia año con año y puede cambiar de tamaño dramáticamente. Categorizar a las plantas por tamaño de la roseta tiene dos consecuencias evidentes para el modelo; la primera, ya mencionada, es que son más comunes las transicio

nes a categorías mas pequeñas y las transiciones a categorías mucho mayores, pasando incluso tres categorías. La otra es que los reclutamientos se pueden dar a las categorías A, B o C y no sólo a la categoría A como en el caso de los tallos. Esto explica porque un número mucho mayor de entradas de la matriz están compuestas de transición y fecundidad.

La comparación entre sitios y entre años tampoco reveló diferencias significativas entre las matrices de transición (CE 89-90 vs 90-91,  $G=7.27$   $gl=20$   $0.999 < p < 0.995$ ; US 89-90 vs 90-91,  $G=8.28$   $gl=25$   $0.999 < p < 0.995$ ; CE vs US 89-90,  $G=11.9$   $gl=21$   $0.975 < p < 0.95$  y CE vs US 90-91,  $G=27.7$   $gl=25$   $0.5 < p < 0.25$ ). En cuanto a las fecundidades la matriz CE 89-90 es diferente a las demás en que la categoría B si produjo inflorescencias y por lo tanto se le asignaron reclutamientos. La matriz US 89-90 no incluyó reclutamientos a la categoría C y por eso no incluye fecundidades en el tercer renglón. Además de estas diferencias vemos que en el intervalo 89-90 la categoría A no contribuyó a la categoría E y la B no contribuyó a E y F, a diferencia del intervalo 90-91 en que estas transiciones si se observaron en los dos sitios. Los patrones en la diagonal y subdiagonal se parecen más entre años que entre sitios. En general, las probabilidades de quedarse fueron mayores en 89-90 que en 90-91 y las de transición mayores para 90-91 que para 89-90. La secuencia hipotética en los patrones de la diagonal y subdiagonal observados en la demografía por tallos no se observan en la demografía por rosetas.

La comparación entre las estructuras poblacionales por tallos mostró diferencias significativas en tres casos (CE vs US 89-90\*\*\*; CE vs US 90-91\*\*\* y US 89-90 vs 90-91\*\*\*) mientras que en CE 89-90 vs 90-91 no las hubo ( $G=7.622$   $gl=5$   $0.25 < p < 0.1$ ). En la demografía por ro-

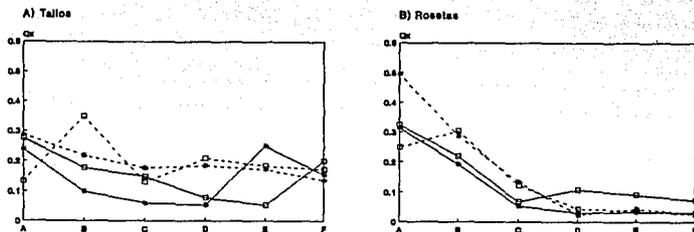


Figura 10. Mortalidad por categoría. A) Tallos y B) Rosetas. Se presenta la proporción de individuos muertos por categoría. (— CE y --- US; \* 89-90 y □ 90-91).

setas se encontraron diferencias significativas en los cuatro casos (CE 89-90 vs 90-91<sup>\*\*\*</sup>; US 89-90 vs 90-91<sup>\*</sup>; CE vs US 89-90<sup>\*\*\*</sup> y CE vs US 90-91<sup>\*\*\*</sup>).

La mortalidad por categorías (Figura 10) muestra patrones claramente distintos entre la demografía por tallos y por rosetas. En el caso de los tallos (Figura 10A) encontramos que la mortalidad es constante en las seis categorías y los límites de confianza para proporciones, que no se presentan, muestran que sólo dos puntos son diferentes de los demás. En la categoría A la mortalidad de US 90-91 es diferente a la de CE 90-91 y a la de US 89-90 y en la categoría B, CE 89-90 es diferente de US 90-91. En las rosetas (Figura 10B) encontramos que dentro de la categoría A solo hay diferencias entre US 89-90 y 90-91 y en las demás no las hay. Sin embargo, si englobáramos los datos de los dos sitios y años por categoría podríamos imaginar la mortalidad como una recta cercana al 20% en la demografía por tallos y en la de rosetas tendríamos una relación inversa entre la mortalidad y el tamaño de la roseta. En otras palabras, la probabilidad de que

Tabla 13. Tasas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) para las 8 matrices de transición.

		Sitio CE	Sitio US
1989-1990	TALLOS	1.343	1.025
1990-1991		1.118	0.952
1989-1990	ROSETAS	1.147	0.962
1990-1991		1.152	1.008

una planta muera es independiente de la longitud de su tallo y está claramente relacionada con el tamaño de su roseta.

Las tasas de crecimiento (Tabla 13) fueron siempre mayores para el sitio CE que para el US. En el CE las diferencias respecto al equilibrio (1) son siempre positivas y mayores de 0.1 mientras que en el US son tanto positivas como negativas y siempre menores de 0.05. Las tasas obtenidas por tallos son mayores en 89-90 que en 90-91 y por rosetas la situación se invierte, es decir, las tasas 89-90 son menores que las 90-91. En general, la estimación de la tasa de crecimiento por rosetas resultó más conservadora ya que las diferencias respecto a 1 son siempre menores que la de tallos.

Estas tasas de crecimiento son la primera propiedad asintótica de los modelos matriciales que presentamos. Para llegar a ellas se iteró la matriz y al llegar a la estructura estable se obtuvo el cociente de  $n(t+1)/n(t)$ . En el transcurso de la iteración la tasa de crecimiento, al igual que la estructura de la población, tienen un comportamiento desigual antes de estabilizarse. En la figura 11 se observa claramente como las tasas de crecimiento de mayor valor final tienden a estabilizarse rápidamente. Esto quiere decir que mientras más grande es la  $\lambda$  dominante más rápido domina la solución del

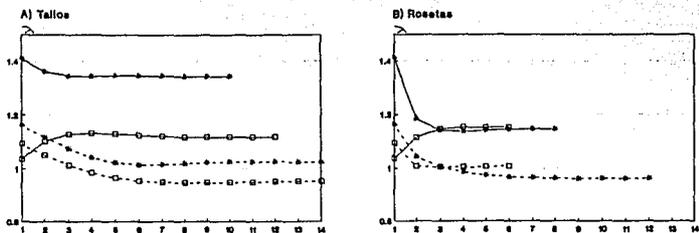


Figura 11. Comportamiento transitorio de las tasas de crecimiento poblacional. A) Tallos y B) Rosetas. Se presenta el valor de  $\lambda$  en cada una de las iteraciones necesarias para la estabilización en tres decimales. (— CE y --- US; \* 89-90 y  $\square$  90-91).

sistema. En la llegada a la estructura estable siempre se requirieron más iteraciones en la demografía por tallos que en la de rosetas (Figura 11A y B respectivamente). También es importante notar que, en general, las fluctuaciones importantes se presentan en las primeras dos a seis iteraciones.

En la demografía por tallos (Figura 12), las estructuras reales y estables para cada sitio y año fueron significativamente diferentes en los cuatro casos ( $P < 0.001$  y  $g1=5$  en todos los casos; CE 89-90  $G=48$ ; CE 90-91  $G=55$ ; US 89-90  $G=165$  y US 90-91  $G=131$ ). Sin embargo, se puede observar una mayor semejanza entre ellas en el sitio CE en los dos años que en el sitio US. Las otras alternativas de comparación son las relativas a diferencias entre las estructuras reales, que ya se presentaron, y entre las estructuras estables. Estas últimas también fueron significativamente diferentes (CE 89-90 vs 90-91\*\*; US 89-90 vs 90-91\*; CE vs US 89-90\* y CE vs US 90-91\*\*). Temporalmente es válido comparar las estructuras estables de 89-90 con las reales de 90-91 y en el caso de la demografía por tallos las diferen-

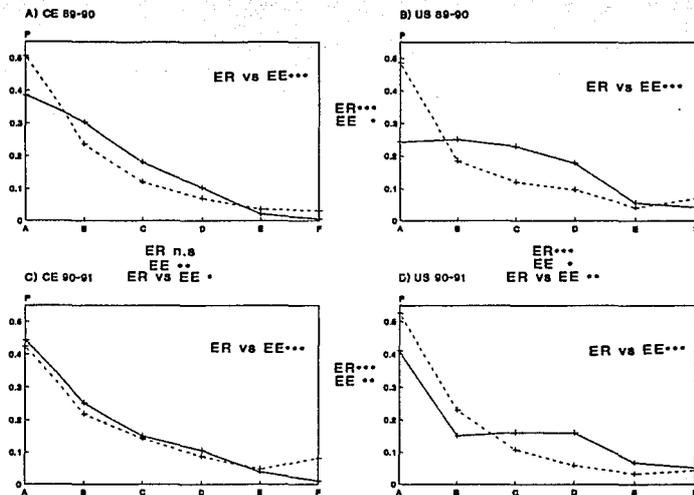


Figura 12. Estructuras poblacionales para demografía por Tallos. (— Real y --- Estable). Dentro de las gráficas se presentan resultados de comparaciones entre estructura real y estable de cada sitio; entre las gráficas se presentan los resultados de las comparaciones entre años y entre sitios (ER = estructura real y EE = estructura estable). En todos los casos se realizó una prueba de *log-likelihood ratio* según Zar (1984:71-72).

cias fueron significativas en los dos casos (CE\* y US\*\*\*).

En cuanto a las estructuras reales y estables en la demografía por rosetas (Figura 13) también tenemos diferencias significativas ( $p < 0.001$   $gl=5$  en todos los casos; CE 89-90  $G=163$ ; CE 90-91  $G=71$ ; US 89-90  $G=193$  y US 90-91  $G=291$ ). Las comparaciones entre estructuras reales ya se presentaron y al comparar las estructuras estables producto de cada matriz tenemos que tres de las comparaciones con el *log-likelihood ratio* muestran diferencias significativas ( $p < 0.001$ ) y que entre las estructuras estables del intervalo 90-91 para los dos

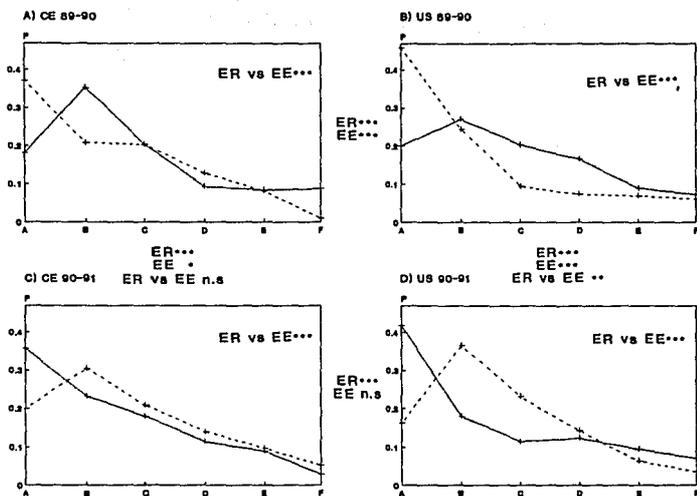


Figura 13. Estructuras poblacionales para demografía por Rosetas. (— Real y --- Estable). Mismas indicaciones que la figura 12.

sitios no las hay ( $p > 0.05$ ). Al evaluar las diferencias entre las estructuras estables 89-90 y las estructuras reales 90-91 se encontró que para el sitio CE no fueron significativas ( $0.5 > p > 0.25$ ) y en el US si lo fueron ( $0.005 > p > 0.001$ ). Independientemente de los resultados de las pruebas estadísticas se puede observar mayor semejanza entre las estructuras reales y estables entre años y no entre sitios.

En las figuras 14 y 15 se presenta el comportamiento transitorio de la estructura poblacional para la demografía por tallos y rosetas respectivamente. El número de iteraciones necesarias para la estabilización es el mismo que en el comportamiento transitorio de la tasa de crecimiento (Figura 11) y se observa claramente que las fluctuaciones

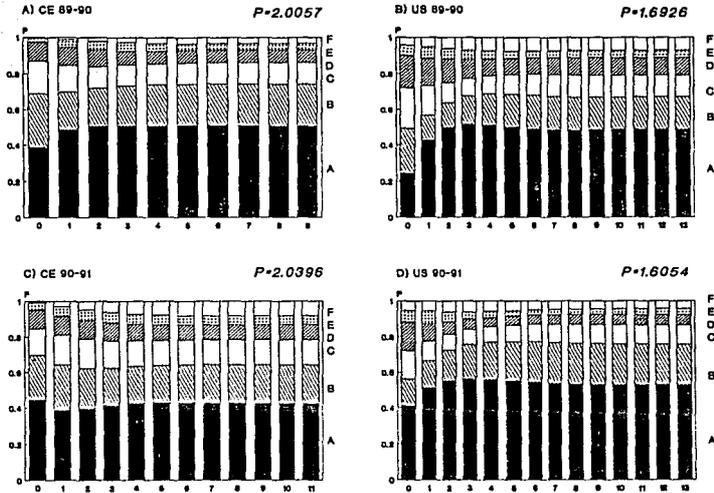


Figura 14. Comportamiento transitorio de la estructura poblacional por tallos. Se presenta la contribución proporcional por categoría después de cada iteración. La estructura en  $t_0$  es la inicial de la población y la final es la estable considerando hasta tres decimales. En la esquina superior de cada gráfica se presenta el cociente de amortiguamiento  $P$  que define la tasa de convergencia a la estructura estable.

importantes en las proporciones se presentan en las primeras iteraciones. Es importante señalar que el cociente de amortiguamiento explica bien el número de iteraciones necesarias para llegar a la estabilización. En el comportamiento transitorio por tallos (Figura 14) se observa que en el sitio CE la categoría F tiende a estar más representada en la estructura estable al igual que la categoría A para CE 89-90; en el sitio US la categoría A incrementa su contribución en la estructura estable aparentemente a costa de las proporciones de las categorías B, C y D. En la demografía por rosetas (Figura 15) se ob-

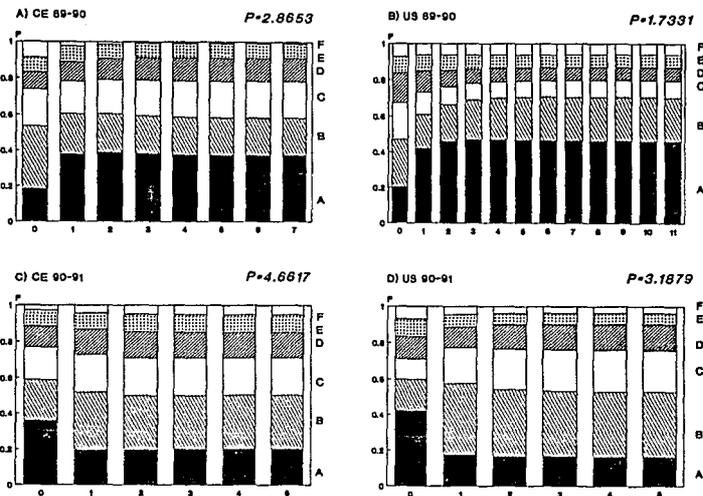


Figura 15. Comportamiento transitorio de la estructura poblacional por rosetas. Mismas indicaciones que en la figura 14.

serva que hay mayor semejanza entre los comportamientos transitorios por años que entre sitios. En el intervalo 89-90 el sitio CE muestra una disminución en la contribución de la categoría F en la estructura estable y en ambos sitios la categoría A aumenta en la estructura estable. En el intervalo 90-91 en ambos sitios la categoría A disminuye su contribución en la estructura estable y la categoría B aumenta en proporción. La categoría F aumenta su contribución en la estructura estable del sitio CE y en US disminuye.

Antes de presentar los análisis de perturbación veremos el otro componente importante de las propiedades asintóticas que es el valor reproductivo por categoría (Figura 16). El patrón general, tanto para

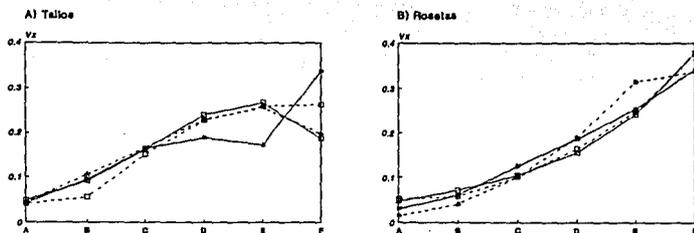


Figura 16. Valor reproductivo por categoría. A) Tallos y B) Rosetas. (— CE y --- US; \* 89-90 y □ 90-91).

tallos como para rosetas, es un aumento en el valor reproductivo conforme se incrementa la talla de la planta. En la demografía por tallos (Figura 16A) se observa una disminución en el valor reproductivo para la categoría F, con la excepción de CE 89-90 en que la categoría E tiene un valor reproductivo bajo y la F muy alto.

Los resultados del análisis de perturbación son un reflejo de las estructuras estables (vectores propios derechos) y los valores reproductivos (vectores propios izquierdos). Los demás resultados ya mencionados - mortalidad, tasas de crecimiento, estructuras reales y comportamientos transitorios - quedan explícitamente eliminados de este análisis. Sin embargo, son variables que de manera implícita afectan la matriz de proyección poblacional y por lo tanto sus vectores propios correspondientes. Se presentan los resultados numéricos de los análisis de perturbación y finalmente las matrices correspondientes representadas como superficies.

En las tablas 14 y 15 se presentan las matrices de sensibilidad que deben ser vistas de diferentes maneras. Tenemos la sensibilidad total de la matriz y su índice de sensibilidad ( $\theta$ ), dado por la raíz

cuadrada de la sumatoria de las sensibilidades, que permiten comparar la sensibilidad total de cada una de las tasas de crecimiento obtenidas. La sensibilidad total se desglosa en cada una de las  $s_{ij}$  y estas se presentan de manera porcentual<sup>3</sup> para facilitar la comparación. El patrón general de las  $s_{ij}$  representa la sensibilidad de la tasa de crecimiento a cada entrada en particular. Dentro de éstas tenemos las sensibilidades a transiciones observadas en el campo (cuando  $a_{ij}>0$ ) y a transiciones no observadas (cuando  $a_{ij}=0$ ), que representan, respectivamente, cambios reales e hipotéticos en el ciclo de vida. La sensibilidad a la fecundidad y reclutamiento es un aspecto importante que vale la pena analizar por separado. Los marginales (sumatorias a lo largo de renglones o columnas) de sensibilidad por categoría representan la sensibilidad de la tasa de crecimiento a la categoría en su conjunto. Los marginales horizontales ( $s_{i.}$ ), representan la sensibilidad de la tasa de crecimiento a cambios en la categoría  $i$  como receptora de individuos y los marginales verticales ( $s_{.j}$ ), la sensibilidad a la categoría como contribuyente de individuos. Las sensibilidades a transiciones por encima de la diagonal representan las contribuciones o transiciones a categorías de menor tamaño (cuando  $i<j$  en  $s_{ij}$ ); la sensibilidad a transiciones hacia la misma categoría, es decir, a que darse en ella, en la diagonal (cuando  $i=j$  en  $s_{ij}$ ) y a transiciones a categorías de mayor tamaño debajo de la diagonal (cuando  $i>j$  en  $s_{ij}$ ).

---

3 Al presentar la sensibilidad porcentual solo se transforma cada entrada de la matriz como porcentaje de la sensibilidad total. No se deben perder de vista las sensibilidades totales y los índices de sensibilidad. Para obtener el valor absoluto de  $s_{ij}$  se divide la sensibilidad porcentual entre 100 y se multiplica por la sensibilidad total de la matriz. La transformación porcentual facilita la comparación entre matrices pero de ninguna manera implica una transformación equivalente a la elasticidad en que se obtiene la sensibilidad proporcional de la tasa de crecimiento.

Tabla 14. Matrices de sensibilidad para la demografía por tallos. La sensibilidad de cada entrada se presenta como porcentaje de la sensibilidad total de cada matriz (en **negritas** en la esquina inferior izquierda) con el objeto de facilitar la comparación entre matrices. Se presentan los marginales horizontales ( $s_{i.}$ ) y verticales ( $s_{.j}$ ). Se presenta el índice de sensibilidad (S). Las sensibilidades subrayadas corresponden a transiciones no observadas ( $a_{ij}=0$ ).

	A	B	C	D	E	F	( $s_{i.}$ )	
A	2.13	0.99	0.50	0.30	0.15	0.13	4.21	(1)
B	4.80	2.24	<u>1.14</u>	<u>0.67</u>	<u>0.34</u>	<u>0.29</u>	9.48	
C	8.32	3.88	1.97	<u>1.16</u>	<u>0.59</u>	<u>0.51</u>	16.42	<b>CE 89-90</b>
D	<u>9.58</u>	4.47	2.27	1.33	<u>0.68</u>	<u>0.59</u>	18.91	
E	<u>8.69</u>	<u>4.06</u>	2.06	1.21	0.62	<u>0.53</u>	17.17	
F	<u>17.12</u>	<u>7.99</u>	<u>4.05</u>	2.38	1.22	1.05	33.81	
( $s_{.j}$ )	50.63	23.63	11.99	7.03	3.60	3.11	<b>10.702</b>	S=3.372
A	2.04	1.05	0.69	0.42	0.23	0.39	4.83	(2)
B	3.92	2.02	1.33	<u>0.80</u>	<u>0.44</u>	<u>0.75</u>	9.26	
C	6.88	3.54	2.33	1.41	<u>0.77</u>	<u>1.32</u>	16.25	<b>CE 90-91</b>
D	<u>10.21</u>	5.26	3.45	2.09	1.15	<u>1.96</u>	24.12	
E	<u>11.37</u>	<u>5.86</u>	3.85	2.32	1.28	<u>2.19</u>	26.87	
F	<u>7.91</u>	<u>4.07</u>	<u>2.68</u>	1.62	0.89	1.52	18.69	
( $s_{.j}$ )	42.33	21.79	14.33	8.65	4.75	8.15	<b>8.869</b>	S=2.978
A	2.14	0.82	0.53	0.43	0.18	0.31	4.40	(3)
B	5.13	1.95	1.27	<u>1.03</u>	<u>0.43</u>	0.74	10.55	
C	<u>8.06</u>	3.07	1.99	1.61	<u>0.68</u>	<u>1.16</u>	16.57	<b>US 89-90</b>
D	<u>11.19</u>	<u>4.25</u>	2.76	2.23	0.94	1.61	22.99	
E	<u>12.54</u>	<u>4.77</u>	3.10	2.51	1.06	<u>1.80</u>	25.77	
F	<u>9.60</u>	<u>3.65</u>	<u>2.37</u>	1.92	0.81	1.38	19.72	
( $s_{.j}$ )	48.66	18.51	12.02	9.72	4.10	6.99	<b>9.297</b>	S=3.049
A	2.18	0.96	0.45	0.24	0.13	0.18	4.14	(4)
B	2.91	1.28	0.60	0.32	<u>0.18</u>	0.25	5.54	
C	7.99	3.50	1.64	0.89	0.49	0.67	15.18	<b>US 90-91</b>
D	<u>11.99</u>	<u>5.25</u>	2.46	1.34	0.74	1.01	22.79	
E	<u>13.70</u>	<u>6.00</u>	<u>2.81</u>	1.53	0.84	<u>1.16</u>	26.04	
F	<u>13.85</u>	<u>6.07</u>	<u>2.84</u>	1.54	0.85	1.17	26.31	
( $s_{.j}$ )	52.63	23.06	10.78	5.86	3.24	4.44	<b>11.848</b>	S=3.442

Los índices de sensibilidad para las demografías por tallos y rosetas se encontraron siempre dentro de un rango pequeño (de 2.910 en CE 90-91 por tallos a 3.442 en US 90-91 por tallos). En general el  $\ln$

Tabla 15. Matrices de sensibilidad para la demografía por rosetas. Mismas especificaciones que la tabla 14.

	A	B	C	D	E	F	(s <sub>1</sub> .)	
A	1.15	0.64	0.62	0.39	0.25	0.03	3.09	(1)
B	2.26	1.27	1.23	0.78	0.49	0.06	6.08	
C	4.67	2.63	2.54	1.61	1.01	0.12	12.57	CE 89-90
D	6.91	3.89	3.75	2.38	1.49	0.18	18.60	
E	<u>9.45</u>	<u>5.31</u>	5.13	3.25	2.04	0.24	25.43	
F	<u>12.73</u>	<u>7.15</u>	6.91	4.38	2.75	0.32	34.24	
(s <sub>j</sub> )	37.17	20.89	20.18	12.79	8.03	0.94	10.314	S=3.312
A	0.96	1.46	0.99	0.67	0.46	0.25	4.79	(2)
B	1.43	2.19	1.49	1.01	0.69	0.38	7.19	
C	2.09	3.19	2.17	1.47	1.01	0.55	10.48	CE 90-91
D	3.10	4.74	3.22	2.18	1.50	0.82	15.55	
E	4.81	7.35	5.00	3.38	2.32	1.27	24.14	
F	<u>7.54</u>	11.52	7.84	5.30	3.64	1.99	37.85	
(s <sub>j</sub> )	19.93	30.45	20.72	14.02	9.63	5.27	8.466	S=2.910
A	0.71	0.38	0.15	0.11	0.11	0.09	1.56	(3)
B	1.89	1.00	0.39	0.30	0.28	0.25	4.12	
C	4.65	2.47	0.95	0.74	0.69	0.62	10.12	US 89-90
D	<u>8.72</u>	4.63	1.79	1.39	1.30	1.16	19.00	
E	<u>14.46</u>	<u>7.68</u>	2.97	2.31	2.16	1.92	31.50	
F	<u>15.48</u>	<u>8.22</u>	<u>3.17</u>	2.47	2.31	2.05	33.71	
(s <sub>j</sub> )	45.92	24.39	9.41	7.34	6.86	6.08	12.081	S=3.476
A	0.85	1.91	1.21	0.74	0.33	0.19	5.23	(4)
B	0.95	2.13	1.35	0.83	0.37	0.21	5.83	
C	1.65	3.71	2.35	1.44	0.65	0.36	10.16	US 90-91
D	2.66	5.97	3.79	2.32	1.04	0.59	16.37	
E	4.01	9.02	5.72	3.50	1.57	0.88	24.70	
F	<u>6.12</u>	13.76	8.73	5.35	2.39	1.35	37.69	
(s <sub>j</sub> )	16.24	36.50	23.16	14.19	6.35	3.58	9.459	S=3.076

dice fue menor en la demografía por rosetas, con la excepción de US 89-90.

El patrón general más evidente es que las sensibilidades aumentan de derecha a izquierda y de arriba hacia abajo en cada matriz. Como excepciones particulares a este patrón tenemos las matrices CE 90-91 y US 89-90 por tallos (Tabla 14.2 y 14.3 respectivamente) en donde

las categorías D y E como receptoras tienen una mayor sensibilidad que la F; las matrices CE 90-91 y US 89-90 y 90-91 (12.2, 12.3 y 12.4) en donde la categoría F como contribuyente tiene valores mayores que la E; y las matrices 90-91 (Tabla 15.2 y 15.4) por rosetas en que la categoría A como contribuyente tiene una sensibilidad menor que B y C. Estas diferencias se deben a los picos o descensos que se observan en la estructura estable ( $w$ ) y el valor reproductivo ( $v$ ) (ver figura 12, 13 y 16) ya que la matriz de sensibilidad es producto de estos dos vectores.

En la demografía por tallos la sensibilidad a transiciones por encima de la diagonal es, categoría por categoría, menor que la que se encuentra por debajo de la diagonal. Las transiciones no observadas a categorías mayores fueron particularmente altas y representaron en todos los casos más del 45% de la sensibilidad (CE 89-90=51.5%, CE 90-91=45.9%, US 89-90=56.4% y US 90-91=62.5%); las del sitio CE fueron siempre menores que las del US. Por rosetas, el patrón general de transiciones no observadas bajo la diagonal es semejante pero los porcentajes tienden a ser menores (CE 89-90=34.6%, CE 90-91=7.5%, US 89-90=57.7% y US 90-91=6.1%), esto se debe tanto a que su sensibilidad porcentual es menor como a que las transiciones no observadas son menos. De nuevo, encontramos mayores semejanzas entre años que entre sitios en la demografía por rosetas.

La sensibilidad a la fecundidad que se presenta es en realidad la sensibilidad a las entradas que incluyen algún componente de fecundidad ya que en algunos casos de la matriz de proyección hay entradas compuestas. Las sensibilidades correspondientes a las transiciones subrayadas en la tabla 10 son las que se discuten aquí. En la demografía por tallos el marginal horizontal de la categoría A representa

la sensibilidad global a la fecundidad si le restamos  $s_{AA}$  en las primeras tres matrices y  $s_{AA}$  y  $s_{BA}$  en US 90-91. Al hacer esto vemos que la sensibilidad a la fecundidad es de 2.1% para CE 89-90; de 2.7% en CE 90-91; de 2.3% en US 89-90 y de 1.0% en US 90-91 (si no se elimina  $s_{AB}$  es de 2.3%). En la demografía por rosetas la sensibilidad a la fecundidad es de 13.7% para CE 89-90; de 11.1% para CE 90-91; de 1.7% para US 89-90 (este bajo porcentaje es producto de que no hubo reclutamientos a la categoría C y por tanto las  $s_{.C}$  no se incluyen) y de 10% para US 90-91. Esto indica que la sensibilidad a la fecundidad es baja en general.

Las elasticidades representan la contribución de cada  $a_{ij}$  a la tasa de crecimiento. Es importante notar que los marginales horizontales y verticales de las matrices de elasticidad son iguales, es decir, que la contribución de una categoría es la misma como receptora de individuos que como contribuyente. En todas las matrices de elasticidad por tallos (Tabla 16) cuatro de las cinco  $e_{ij}$  de mayor valor se encuentran en la región superior izquierda, tanto para quedarse como para pasar a la siguiente, uno de ellos siempre esta en la esquina inferior derecha. La sumatoria de las elasticidades de la diagonal y subdiagonal representan, en el orden acostumbrado, el 79.5, 82.8, 86 y 87.1%. Es interesante que mientras que en la matriz CE 89-90 la subdiagonal representa el 44.9% y la diagonal el 34.6%, en las demás matrices la subdiagonal tiene un porcentaje menor que la diagonal (40.1 y 42.7% en CE 90-91; 40.1 y 45.9% en US 90-91 y 33.2 y 53.9% en US 90-91). Si obtenemos un cociente subdiagonal:diagonal, tenemos que la secuencia hipotética CE 89-90 (1.298), CE 90-91 (0.939), US 89-90 (0.874) y US 90-91 (0.616) observada en las tendencias de las matrices de transición se expresa aquí muy claramente. La elasticidad a la

Tabla 16. Matrices de elasticidad para tallos. Se presentan únicamente los marginales horizontales ya que son iguales a los verticales, la sumatoria de la  $e_{ij}$  de cada matriz es 1. En negritas se marcan las cinco elasticidades de mayor valor.

	A	B	C	D	E	F	( $e_{ij}$ )	
A	0.056	0.023	0.051	0.044	0.011	0.042	0.228	
B	<b>0.154</b>	<b>0.086</b>					0.240	
C	0.019	<b>0.124</b>	0.068				0.211	CE 89-90
D		0.006	<b>0.089</b>	0.047			0.143	
E			0.002	0.046	0.018		0.067	
F				0.005	0.036	<b>0.071</b>	0.112	
A	0.059	0.003	0.018	0.031	0.032	0.038	0.181	
B	<b>0.100</b>	0.076	0.003				0.179	
C	0.023	<b>0.093</b>	<b>0.082</b>	0.009			0.206	CE 90-91
D		0.007	<b>0.104</b>	0.070	0.005		0.185	
E				0.071	0.043		0.114	
F				0.005	0.033	<b>0.097</b>	0.135	
A	<b>0.095</b>	0.005	0.012	0.037	0.030	0.021	0.199	
B	<b>0.104</b>	0.071	0.003			0.003	0.182	
C		<b>0.106</b>	0.077	0.003			0.185	US 89-90
D			0.089	<b>0.099</b>	0.006	0.013	0.208	
E			0.005	0.067	0.026		0.098	
F				0.002	0.035	<b>0.091</b>	0.128	
A	<b>0.180</b>	0.003	0.006	0.025	0.019	0.026	0.259	
B	0.070	0.072	0.007	0.001		0.001	0.151	
C	0.009	<b>0.076</b>	<b>0.097</b>	0.007	0.002	0.003	0.194	US 90-91
D			<b>0.083</b>	0.057	0.010	0.009	0.158	
E				0.067	0.033		0.100	
F				0.002	0.036	<b>0.100</b>	0.139	

fecundidad - sin olvidar la observación respecto a las sensibilidades en el sentido de que en algunos casos se incluyen parámetros compuestos - muestra la misma secuencia ya que es de 17.1, 12.2, 10.5 y 7.6%.

En la demografía por rosetas la elasticidad muestra tendencias distintas y se repite el patrón de mayores semejanzas entre años que entre sitios (Tabla 17). Las cinco elasticidades de mayor valor se encuentran en la región inferior derecha. El porcentaje de la elasticidad correspondiente al diagonal es 33.5% para CE 89-90; 27.6% CE 90-91; 50.1% US 89-90 y 29.2% US 90-91. El porcentaje de la subdiagonal

Tabla 17. Matrices de elasticidad para rosetas. Mismas indicaciones que la tabla 16.

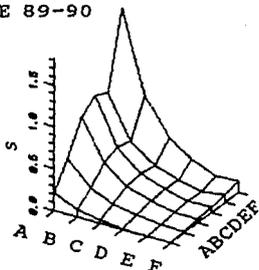
	A	B	C	D	E	F	( $\epsilon_{11}$ )	
A	0.045	0.009	0.008	0.020	0.030	0.006	0.118	
B	0.033	0.039	0.018	0.015	0.021	0.005	0.131	
C	0.031	0.064	0.096	0.055	0.015	0.001	0.261	CE 89-90
D	0.009	0.019	0.095	0.069	0.052	0.001	0.245	
E			0.037	0.086	0.077	0.011	0.211	
F			0.008		0.016	0.009	0.033	
A	0.010	0.013	0.007	0.010	0.018	0.023	0.081	
B	0.036	0.047	0.021	0.022	0.027	0.034	0.185	
C	0.020	0.041	0.056	0.028	0.021	0.017	0.184	CE 90-91
D	0.013	0.046	0.065	0.034	0.023	0.004	0.185	
E	0.002	0.024	0.029	0.049	0.066	0.027	0.197	
F		0.015	0.007	0.042	0.043	0.063	0.169	
A	0.024	0.007	0.003	0.007	0.018	0.028	0.086	
B	0.051	0.049	0.008	0.003	0.004	0.006	0.121	
C	0.011	0.045	0.036	0.021	0.002	0.000	0.115	US 89-90
D		0.021	0.054	0.072	0.014	0.008	0.169	
E			0.014	0.055	0.153	0.039	0.261	
F				0.011	0.069	0.167	0.248	
A	0.013	0.019	0.020	0.010	0.008	0.010	0.080	
B	0.038	0.067	0.027	0.027	0.021	0.021	0.201	
C	0.020	0.061	0.065	0.045	0.016	0.016	0.223	US 90-91
D	0.008	0.033	0.082	0.059	0.029	0.008	0.220	
E	0.002	0.008	0.017	0.056	0.041	0.025	0.149	
F		0.013	0.013	0.022	0.033	0.047	0.128	

fue muy semejante en todos los casos y estuvo entre 23.4 y 29.4%. Las contribuciones a la elasticidad por debajo de la diagonal representaron el 39.8% CE 89-90, 52.4% CE 90-91, 33.1% US 89-90 y el 40.6% en US 90-91. Los porcentajes correspondientes a las entradas de la matriz con componente de fecundidad fueron de 40.2% en CE 89-90; 28.4% CE 90-91; 7.7% US 89-90 y 28.6% en US 90-91. El patrón de semejanza entre años de conserva para los porcentajes en la diagonal y subdiagonal pero las diferencias respecto a la fecundidad llaman la atención, en particular la escasa importancia que tiene en US 89-90.

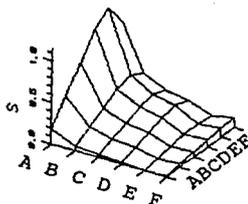
Las superficies de sensibilidad y elasticidad (Figuras 17, 18, 19 y 20) muestran gráficamente los valores absolutos de cada una de

TALLOS

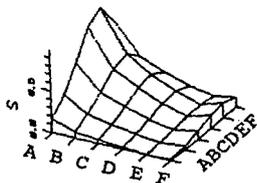
1) CE 89-90



2) US 89-90



3) CE 90-91



4) US 90-91

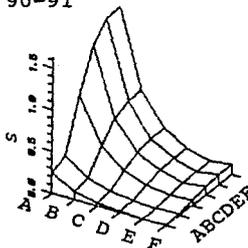
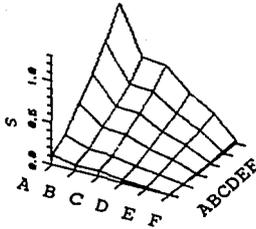


Figura 17. Superficies de sensibilidad para demografía por tallos. En el eje X el estado en  $t(0)$ ; en el eje Z su suerte y en el eje Y el valor absoluto de sensibilidad en  $s_{ij}$ . La perspectiva presentada corresponde a la que tendría un observador desde la esquina superior derecha de la matriz.

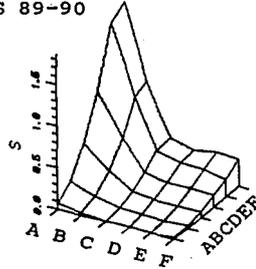
las matrices. En las de sensibilidad se observa claramente que las sensibilidades aumentan de derecha a izquierda y de arriba abajo en la matriz (el punto de vista del observador en estas gráficas corresponde al de una persona parada en la esquina superior derecha de la matriz). Resalta la semejanza global entre CE 90-91 y US 89-90 en la demografía por tallos y también la transformación de "valle" a "cresta" que forma la categoría E como receptora de individuos de CE 89-90 a 90-91 (Figura 17). Comparativamente es importante notar que los

ROBETAS

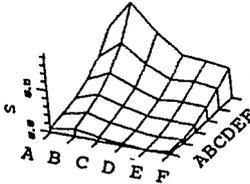
1) CE 89-90



2) US 89-90



3) CE 90-91



4) US 90-91

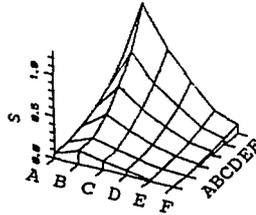


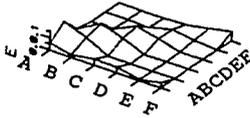
Figura 18. Superficies de sensibilidad para demografía por rosetas. Mismas indicaciones que la figura 17.

"accidentes topográficos" en la demografía por tallos tienen como eje la "suerte" del individuo y en la demografía por rosetas el eje es el "estado" del individuo. De nuevo se hace evidente la secuencia hipotética entre los sitios en la demografía por tallos y las semejanzas entre años de la demografía por rosetas.

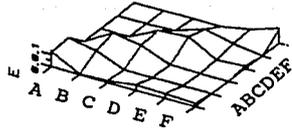
Al comparar las superficies de sensibilidad con las elasticidad (Figuras 19 y 20) es notoria la diferencia entre la sensibilidad de la tasa de crecimiento a los cambios en el ciclo de vida (reales e hipotéticos) y la elasticidad, es decir, a la contribución "real" de cada transición a la tasa de crecimiento.

TALLOS

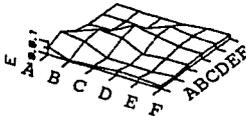
1) CE 89-90



2) US 89-90



3) CE 90-91



4) US 90-91

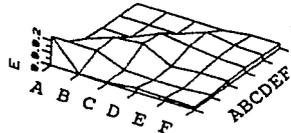


Figura 19. Superficies de elasticidad para demografía por tallos. En el eje X el estado en  $t(0)$ ; en el eje Z su suerte y en el eje Y el valor absoluto de elasticidad en  $e_{ij}$ . La perspectiva presentada corresponde a la que tendría un observador desde la esquina superior derecha de la matriz.

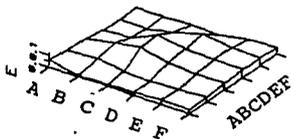
En la demografía por tallos (Figura 19) se observa claramente que el ciclo de vida realizado es una cresta en torno a la diagonal y la subdiagonal con otra pequeña cresta en torno a la fecundidad. La secuencia entre sitios sugerida ya anteriormente se refleja claramente en la elasticidad a quedarse en la categoría A y a pasar de A a B. En la gráfica se hace evidente la importancia que va adquiriendo la probabilidad de quedarse frente a la de pasar a la siguiente categoría (en términos topográficos, la ladera que forma la elasticidad de transición va suavizando su pendiente).

En la demografía por rosetas (Figura 20) se observa claramente que la elasticidad de la tasa de crecimiento se encuentra repartida de manera homogénea entre las categorías y esto es un reflejo claro

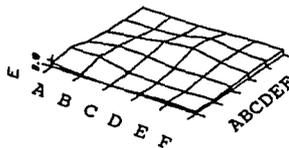
---

ROSETAS

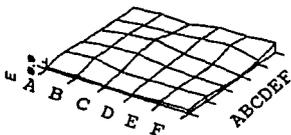
1) CE 89-90



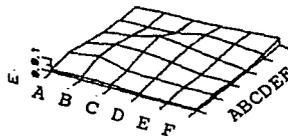
2) US 89-90



3) CE 90-91



4) US 90-91



---

Figura 20. Superficies de elasticidad para demografía por rosetas. Mismas indicaciones que la figura 19.

---

de la plasticidad de las rosetas. En esta demografía la importancia de las categorías intermedias (C, D y E), tanto como probabilidad de quedarse como de transición, es mucho mayor que en la demografía por tallos donde esta se concentra en las tres categorías menores.

Los resultados presentados revelan la importancia del enfoque comparativo ya que datos de un solo año, un solo sitio o de una sola variable de estado hubieran empobrecido enormemente el análisis demográfico.

## DISCUSION

El marco de referencia básico para la discusión es comparar los resultados entre sitios y entre años, así como las diferencias entre los modelos de proyección poblacional construidos con base en la longitud del tallo y el diámetro promedio de la roseta.

Al seleccionar los dos sitios de estudio se enfatizó la necesidad de explorar las diferencias demográficas bajo dos condiciones ambientales contrastantes. El sitio CE fue objeto de una perturbación por fuego 2 o 3 años antes de iniciado el estudio (Eguiarte, com. pers.) y esto se corroboró con evidencias directas, como la corteza carbonizada de arbustos (Larson, obs. pers.) e indirectas, como la abundancia de gramíneas y plantas anuales. Si este sitio ha sido objeto constante de perturbaciones o si el sitio US las ha tenido antes es algo que no se puede saber.

Las diferencias entre los sitios en cuanto a las variables fisiográficas reflejan bien lo observado en el campo. La proporción de puntos de roca es mayor en el sitio CE y esto sugiere que la capacidad de carga del sitio es ligeramente menor, esto se podría comprobar con datos para uno o dos años más. Si esto se demuestra sería una evidencia de que para *E. gibbiflora* la  $K$  depende de la disponibilidad de puntos apropiados para el establecimiento. Las alturas al primer contacto con la vegetación muestran claramente que en el sitio CE la vegetación dominante es de pastos y herbáceas y en el sitio US de matorrales e incluso arboles. Los valores de altura máxima y capa total reflejan las mismas diferencias.

Una hipótesis intuitiva acerca de la relación que guardan la profundidad del suelo y la capa aérea de vegetación es que como los suelos del Pedregal tienen un componente de materia orgánica importante

conforme avanza la sucesión se genera más suelo y la vegetación aumenta de magnitud. La correlación significativa que tienen estas dos variables apoya esta idea, aunque no sea particularmente alta. Es importante notar que las mediciones de capa aérea de la vegetación son lineales y que la insolación se puede pensar como un cono invertido de luz cuyo ápice es el centro de la planta. Por lo tanto, quizá esta no fue la mejor manera de medir por lo que no se pudieron extraer conclusiones importantes.

Se demostró que las plantas ocupan de manera diferencial el espacio disponible en el ambiente. En el sitio US la profundidad del suelo es la misma para las plantas que para el ambiente y esto apoya la idea de que es un sitio en equilibrio ya que se han ocupado todo tipo de puntos a diferencia de CE donde lo que "experimentan" las plantas es diferente a lo disponible a pesar de que entre lo disponible en los dos sitios es igual. Respecto a la capa aérea de la vegetación se encontró que las diferencias entre lo disponible en los sitios son significativas pero los puntos sobre los que se encuentran las plantas no difieren. Esto demuestra que la capa aérea afecta la distribución de las plantas de manera negativa. En los trabajos de Werner y Caswell (1977) y Menges (1990) también se encuentran evidencias en el sentido de que la productividad de la comunidad y la cobertura de vegetación total y arborea afecta de manera negativa a las poblaciones estudiadas.

En la tabla 18 se presenta un resumen de la revisión bibliográfica centrada en trabajos de análisis demográfico con modelos matriciales. Esta servirá como eje para comparar los resultados del análisis matricial con otros ya publicados. Al construir un modelo matricial de proyección es necesario tomar una decisión respecto a la va-

Tabla 16. Resumen de trabajos que utilizan modelos matriciales para análisis demográfico en plantas. Se presenta el número de localidades o sitios de muestreo (L); el número de años que abarcó el estudio (A); el número de matrices reportadas (M); la tasa de crecimiento ( $\lambda$ ) promedio y el rango; si se llevó a cabo comparación de estructuras poblacionales observadas y proyectadas (EP); si se realizó análisis de sensibilidad (S); si se realizó análisis de elasticidad (E) y el número de categorías utilizadas (la "s" indica que se utilizó la categoría de semillas). La nota al pie indica la familia y la fuente.

Especie	L	A	M	$\lambda$	EP	S	E	#cat
<i>Ranunculus repens</i> <sup>1</sup>	8	1	--	0.85 (0.74-1.31)	No	Si	No	7s
	8	1	--	1.02 (0.81-1.80)	No	Si	No	
<i>Ranunculus bulbosus</i> <sup>2</sup>	10	1	--	0.85 (0.09-4.07)	No	Si	No	5s
	10	1	--	4.25 (0.09-8.17)	No	Si	No	
<i>Ranunculus acris</i> <sup>3</sup>	5	1	--	1.37 (1.06-2.33)	No	Si	No	5s
	5	1	--	0.75 (0.35-1.31)	No	Si	No	
<i>Pentaclethra maculosa</i> <sup>4</sup>	1	1	1	1.002	Si	Si	No	15s
<i>Dipsacus silvestris</i> <sup>5</sup>	8	5	8	Por edades 1.047 (0.00-1.68)	No	No	No	8s
	8	5	8	Por tamaños 1.554 (0.28-2.61)	No	No	Si	7s
<i>Araucaria hunsteinii</i> <sup>6</sup>	?	?	?	1.039 (0.99-1.09)	No	No	No	?
<i>Araucaria conninghamii</i> <sup>7</sup>	?	?	?	1.016 (1.01-1.02)	No	Si	No	11s
<i>Podococcus bartieri</i> <sup>8</sup>	?	?	?	1.012	No	Si	No	7s
<i>Arisaema triphyllum</i> <sup>9</sup>	2	2	4	1.105 (0.85-1.32)	Si	Si	No	7s
<i>Chamaelirium litium</i> <sup>10</sup>	3	5	3	1.021 (0.99-1.05)	Si	Si	No	24
<i>Astrocaryum mexicanum</i> <sup>11</sup>	6	6	6	1.005 (0.99-1.03)	Si	Si	No	14s

(1) (2) y (3) Ranunculaceae (Sarukhán & Gadgil, 1974); (4) Mimosaceae (Hartshorn, 1975); (5) Dipsacaceae (Werner & Caswell, 1977), el análisis de elasticidad aparece en Kroon et al (1986); (6) y (7) Pinaceae (Enright & Odgen, 1979 en Oyama, 1987). (8) Palmaceae (Bullock, 1980 en Oyama, 1987); (9) Araceae (Bierdzychudek, 1982); (10) Liliaceae (Meagher, 1982); (11) Palmaceae (Piñero et al, 1984).

Tabla 16. Continuación.

Especie	L	A	M	Lambda	EP	S	E	#cat
<i>Plantago lanceolata</i> <sup>12</sup>	2	2	2	1.483 (1.05-1.93)	No	Si	No	12-18
<i>Chamaedorea tepejilote</i> <sup>13</sup>	2	?	2	1.046 (0.97-1.12)	No	No	No	9s
<i>Dantonia sericea</i> <sup>14</sup>	5	2	10	1.077 (0.60-1.43)	Si	No	Si	6
<i>Omphalea oleifera</i> <sup>15</sup>	1	2	1	1.0085	Si	Si	No	13s
<i>Agave horrida</i> <sup>16</sup>	2	3	5	1.007 (0.97-1.04)	Si	Si	Si	6
<i>Thrinax radiata</i> <sup>17</sup>	?	2	?	1.11 (1.07-1.15)	No	No	No	?
<i>Coccothrinax readii</i> <sup>18</sup>	?	2	?	1.06	No	No	No	?
<i>Pedicularis furbishiae</i> <sup>19</sup>	3	1	--	0.69 (0.64-0.76)	No	No	No	6
	15	1	--	1.24 (0.92-1.81)	No	No	No	6
	15	1	--	1.01 (0.58-1.67)	No	No	No	6
<i>Laelia speciosa</i> <sup>20</sup>	2	2	4	1.11 (0.92-1.32)	No	Si	Si	4-5
<i>Echeverria gibbiflora</i> <sup>25</sup>	2	2	4	Por tallos 1.109 (0.95-1.34)	Si	Si	Si	6
	2	2	4	Por rosetas 1.067 (0.96-1.15)	Si	Si	Si	6

(12) Plantaginaceae (Groenaendael, 1985); (13) Palmaceae (Oyama, 1987); (14) Gramineae (Moloney, 1988); (15) Euphorbiaceae (Palomeque, 1988); (16) Agavaceae (Dominguez et al 1990 y Dominguez et al, coms. pers.); (17) y (18) Palmaceae (Olmsted & Alvarez-Buylla, 1990); (19) Escrofulariaceae (Menges, 1990); (20) Orchidaceae (Hernández, 1992) y (21) Crasulaceae (este trabajo).

riable morfológica que se utilizará para las categorías de tamaño en las que agruparemos a los individuos. En la literatura hay ejemplos

donde se basan en el número de hojas (Moloney, 1988), en el tamaño de la roseta (Meagher, 1982), en la altura del individuo transformada en edad (Piñero et al, 1984), en la altura y el diámetro a la altura del pecho combinados (Hartshorn, 1975), en el estado reproductivo (Menges, 1990) e incluso en la edad y la biomasa estimada con base en el tamaño de la roseta (Groenendael, 1985). En la mayoría de estos ejemplos también se utilizaron de 1 a 4 categorías para distinguir categorías de semilla, plántula, inmaduras y no-reproductivos. El número total de categorías utilizado va de 5 a 18 pero la media es cercana a 7. Esta diversidad de criterios, aunque intentan ajustarse de la mejor manera a la biología de las especies estudiadas, dificultan la búsqueda de patrones en la literatura.

En este trabajo no conocemos la edad de los individuos pero la longitud del tallo es una variable morfológica bien definida que está asociada con la edad. Todos los trabajos que se han realizado basándose en la longitud del tallo se han hecho con plantas de ciclo de vida largo en las que los periodos de estudio han sido cortos relativos al tiempo de vida de los organismos involucrados. Encontramos evidencias de cambios en la dinámica anual que pueden ser interpretados como fases en el desarrollo de una población en su camino al "equilibrio" después de una perturbación. El uso exclusivo de las rosetas no hubiera mostrado este proceso y el hecho de que podamos ver una respuesta tan rápida en dos años de estudio muestra la importancia que tiene la relación entre el ciclo de vida de un organismo y el periodo de estudio. En el caso de *Echeveria gibbiflora* una estimación basada en mi experiencia sería que puede haber individuos de aproximadamente 20 a 25 años de edad y que la media en sitios en equilibrio como US debe ser de unos 8 a 12 años por lo que dos años de estudio son una

muestra relevante si comparamos con algunos de los trabajos publicados. Por ejemplo, dos años para una hierba del sotobosque con 15-25 años de vida (Bierzychudek, 1982); 6 años para una edad estimada máxima de 135 años (Piñero *et al*, 1984) y 5 años para una hierba perenne (Meagher, 1982); estos son quizá los estudios más amplios en términos temporales y se da el extremo de una matriz construida con datos de un año para un árbol del estrato superior de una selva alta (Hartshorn, 1975).

*Echeveria gibbiflora* ofreció la oportunidad de evaluar las consecuencias que tiene utilizar dos variables distintas como variables de estado independientes. El hecho de que la roseta esté mejor asociada con la mortalidad y el esfuerzo reproductivo que la longitud del tallo podría haber sido utilizado como un indicador de que la demografía por tallos no tenía valor ya que es una variable poco relacionada con la "suerte" del individuo. Por el contrario, los aspectos "históricos" que se reflejan en la dinámica basada en la longitud del tallo muestran la importancia de utilizar una variable de estado perenne en el análisis demográfico. El uso de variables de estado que se renuevan anualmente también es importante porque revela claramente el impacto que tiene sobre aspectos demográficos la variación temporal en las condiciones ambientales. Este resultado de la comparación entre el uso de dos variables de estado tiene consecuencias importantes en cuanto a la relevancia de la demografía para las historias de vida. En el caso de plantas con estructuras de perennación subterránea donde sólo medimos la estructura aérea que se renueva constantemente podemos encontrar resultados equivalentes a los que aquí se presentan basados en la roseta y buscar, con muestreos destructivos pequeños, si en la estructura poblacional subterránea se encuentra información

relevante respecto a los sitios. En el caso de plantas anuales vemos que modelos demográficos de este tipo podrían ser un buen reflejo de las condiciones de cada año pero su análisis en término predictivos carece de sentido. El trabajo de Werner y Caswell (1977) con *Dipsacus silvestris* también comparó los resultados que arroja el uso de dos variables de estado independientes, la edad y el tamaño de las plantas. Ellos muestran que la edad es una variable con poca capacidad predictiva de las propiedades demográficas de individuos y esto es un reflejo de la plasticidad en el crecimiento que tienen las plantas. Para poder conocer la edad utilizaron poblaciones "experimentales" y por tanto todas las poblaciones partieron de una misma estructura poblacional (semillas) por lo que la importancia de la edad en términos de "historia" de un sitio no fue evidente.

Los resultados obtenidos vistos en conjunto justifican plenamente el uso independiente de dos variables. El supuesto de esta decisión era que en la estructura y dinámica poblacional basada en la longitud del tallo se reflejarían "eventos históricos" y en la del diámetro de la roseta las condiciones particulares de un cierto intervalo de tiempo.

En la demografía por rosetas se encontraron también elementos que la demografía por tallos no hubiera mostrado. El diámetro de la roseta seguramente está directamente relacionado con la precipitación ya que en las hojas se acumulan el agua y los fotosintatos, elementos necesarios para la reproducción y para sobrevivir la época de secas. Una roseta de buen tamaño suele pasar la temporada de secas con algunas hojas que sirven como protección mecánica para el meristemo apical. Cuando el tamaño de la roseta se reduce mucho en época de secas es común ver cómo se daña el meristemo apical, lo que para muchas

plantas significa la muerte y para otras el inicio de un desarrollo teratológico. Estas posibilidades se reflejan claramente en las matrices de proyección por rosetas donde la probabilidad de transición a categorías de menor tamaño es alta y tiene directamente asociados riesgos de mortalidad. Las semejanzas entre años y no entre sitios muestran que la relación entre la roseta y las condiciones ambientales es considerable.

Una de las evidencias más importantes del impacto de la perturbación sobre las propiedades demográficas y de la rapidez con que la población responde y comienza su recuperación es la reproducción precoz de los individuos de CE en 89-90. Este patrón se expresa claramente en el primer año mientras que para el segundo el patrón ya es semejante al del otro sitio. La explicación más sencilla que encuentro es que los "sitios seguros" (ampliando al reclutamiento, crecimiento y reproducción el concepto de "safe site" de Harper, 1977:111-113) fueron desocupados por la perturbación y durante la colonización los individuos llegaron a un conjunto de espacios buenos para el establecimiento y crecimiento. La proporción de individuos reproductivos por categoría de tallo va disminuyendo gradualmente en una secuencia CE 89-90, CE 90-91, US 89-90, US 90-91. En la contribución proporcional por categoría al esfuerzo reproductivo total del sitio en un año en particular se muestra claramente que en las categorías B y C va disminuyendo la proporción y va aumentando en D, E y F.

Si observamos en el mismo orden las matrices de proyección por tallos vemos que las probabilidades de quedarse en la misma categoría van aumentando mientras que disminuyen las de pasar a la siguiente. Este mismo patrón se puede encontrar en la sensibilidad y en la elasticidad si observamos la relación de magnitud que guarda la diagonal

respecto a la subdiagonal. Si pensamos en un individuo recién reclutado a US 90-91, vemos que su crecimiento es bajo y sus probabilidades de transición también. Es decir, se están produciendo semillas que germinan y se establecen en los pocos sitios aún disponibles. Conforme la población se acerca al "equilibrio" muchos de los individuos reclutados se convierten en "oskares" (Silvertown, 1987:16); pero a diferencia de los de Silvertown no tienen esperanza de crecer vigorosamente ya que en su caso no existe la "decisión" de esperar la apertura de un claro. Se propone aquí que esta secuencia hipotética entre matrices representa el "desarrollo" de una población. Esta secuencia se ajusta a la predicción que haríamos en este contexto respecto a las tasas de crecimiento ya que van disminuyendo gradualmente en el mismo orden. Hay evidencia de que en *Dipsacus silvestris* y *Pedicularis furbishiae* las tasas de crecimiento están relacionadas de manera inversa con la productividad de la comunidad y esto sugiere que el éxito de la comunidad es inverso al de las poblaciones de algunas plantas para las que la permanencia está relacionada con la perturbación y los procesos de sucesión (Werner y Caswell, 1977 y Menges, 1990). En el caso de *E. gibbiflora* podríamos estar ante un caso semejante ya que la respuesta a la perturbación es rápida y las tasas de crecimiento van disminuyendo. Será importante conocer los resultados del intervalo 91-92 ya que dos puntos no permiten concluir respecto a las tendencias observadas.

El hecho de que ésta secuencia se exprese en las tasas de crecimiento muestra que la fecundidad de categorías pequeñas y su probabilidad de pasar de categoría son muy importantes para el crecimiento poblacional. Podemos ver en esta secuencia una transición de comportamiento  $r$  a comportamiento  $K$  que se ajusta a la suposición en el senti

do de que en la etapa de colonización el crecimiento y la reproducción son lo más importante y durante la etapa estable la sobrevivencia y la competencia lo son (Begon et al 1986).

La demografía por rosetas muestra efectos pequeños o nulos de la historia de los sitios. Esto se debe a que independientemente del desarrollo de un individuo en términos de longitud de tallo la roseta puede ser grande o pequeña y cambiar de categoría de tamaño de un año a otro sin que se observe algún patrón en particular. Las evidencias que apoyan esta idea son que la proporción de individuos por categoría es muy semejante entre años y la contribución proporcional por categoría a los centímetros de inflorescencia que fue constante. El intervalo 89-90 fue dominado por la probabilidad de permanecer en la misma categoría y el de 90-91 por la de pasar a la siguiente. Las mortalidades fueron más altas para las categorías pequeñas y casi iguales para las tres categorías mayores.

La semejanza que se encontró entre las estructuras reales y estables del sitio CE, donde existió una perturbación, contradicen en primera instancia lo que tradicionalmente esperaríamos de un sitio perturbado. Sin embargo, si pensamos que la estructura estable refleja las principales estadísticas vitales a las que ha estado sujeta la población en el pasado reciente la semejanza con la estructura real es congruente. En el sitio US, donde no hubo evidencias de perturbación las estructuras reales y estables son diferentes entre sí y no son diferentes a las proyectadas en CE. Esto sugiere que las diferencias se pueden atribuir a que la dinámica está dominada por el término  $K$  que no está considerado dentro del modelo. Una evidencia fuerte en favor de esta interpretación es que en la estructura real están sobrerrepre

sentadas las categorías C, D y E y subrepresentadas las categorías menores.

En otras palabras, las semejanzas entre la estructura real y la estable se podrían esperar bajo condiciones  $r$ , de colonización después de una perturbación reciente, y las diferencias bajo condiciones  $K$ , donde los efectos de densodependencia operan ya sobre la población sin estar dentro del modelo.

Las comparaciones entre estructuras reales y estables publicadas hasta ahora no permiten concluir mucho. En el caso de *Astrocaryum mexicanum* (Piñero et al, 1984) los autores comentan que las diferencias entre la estructura real y la proyectada sugieren que el supuesto de estabilidad del sistema en el que se basa el análisis no se cumple. Si pensamos en la explicación alternativa utilizada en este trabajo el hecho de que sean distintas no necesariamente sugiere que el supuesto de equilibrio del sistema sea incorrecto ya que las diferencias podrían deberse a factores no considerados dentro del modelo exponencial. Con *Pentaclethra macroloba* (Hartshorn, 1977) no se encuentran diferencias significativas entre las estructuras y el autor sugiere que esto demuestra que el sitio está en equilibrio. Creo que esta evidencia no es concluyente ya que el modelo está construido con un año de datos.

En la demografía por rosetas las diferencias entre sitios para cada año son mínimas, tanto en estructura real como estable, es decir, la estructura que vemos y la que proyectamos son un reflejo de las condiciones particulares de ese año y no se ven afectadas por la estructura poblacional inmediata anterior. La semejanza entre las estructuras proyectadas en el primer intervalo de tiempo y las reales del siguiente tiempo parecen ser un artefacto del modelo ya que la

convergencia es tan rápida que la población parece llegar a la estructura estable pero en realidad llega a la estructura  $t_1$  que es la utilizada como suerte en la construcción del modelo. Cabe señalar que en el trabajo de Moloney (1988) las semejanzas entre las estructuras poblacionales también son entre años y no entre sitios.

Las sensibilidades y elasticidades de las tasas de crecimiento se ajustan a lo visto en la literatura que hay al respecto. Las sensibilidades más altas están en los cambios hipotéticos del ciclo de vida y se asocian a la reproducción precoz. Este patrón, aunque es la lectura más trivial de la sensibilidad, se refleja claramente en la sensibilidad a transiciones realizadas en las entradas que corresponden a la sobrevivencia y transición de los individuos pequeños (Bierzychudek, 1984; Enright & Odgen, 1979 en Piñero et al 1984; Groenaendel, 1985; Palomeque, 1988 y Hernández, 1992). Es interesante ver la diferencia entre lo que significa la "reproducción" precoz en la demografía por tallos y en la demografía por rosetas. En el primer caso implica la reproducción de un individuo pequeño en términos de longitud de tallo y a este respecto ya vimos que es posible que un individuo pequeño desarrolle una roseta de buen tamaño y se reproduzca precozmente cuando las condiciones ecológicas cambian. En la demografía por rosetas significa que un individuo con la roseta pequeña, independientemente de que su tallo sea pequeño, se reproduzca y esto es alocricamente imposible ya que la relación entre el tamaño de la roseta explica una buena parte de la longitud de la inflorescencia. Un cambio de este tipo implicaría un cambio importante en la historia de vida de la especie.

La sensibilidad al reclutamiento es baja en todos los casos al igual que las sensibilidades reportadas (véase Caswell, 1989 y Harcom

be, 1987 para revisiones completas) por lo que se puede concluir que el enfoque de estimación de fecundidad que brinca las categorías de semilla y banco de semillas no afecta mayormente la estimación de  $\lambda$ . Esto no quiere decir que estas etapas no sean relevantes demográfica o evolutivamente sino que el esfuerzo involucrado para estimarlas finamente no es necesario si sólo se requieren estimaciones de la tasa de crecimiento. En la demografía por rosetas la interpretación de la sensibilidad a la fecundidad es oscura, ya que los componentes de fecundidad y transición están juntos en muchos casos, aunque el patrón general es el mismo.

Los resultados de los análisis de elasticidad confirman que es una medida cuya interpretación ecológica es relevante ya que todos los patrones observados en torno a la secuencia hipotética de desarrollo de una población en la demografía por tallos se reflejan claramente en las matrices y superficies de elasticidad.

Después de discutir en general los resultados del análisis matricial y sus implicaciones podemos comentar la situación de las poblaciones de *Echeveria gibbiflora* en el Pedregal de San Angel. Las conclusiones que se pueden extraer son pocas. La capacidad para la regeneración parece ser rápida y la dinámica de perturbación natural del Pedregal no parece afectarla negativamente e incluso podríamos especular que favorece la renovación de poblaciones "senescentes". En cuanto a la transformación de la comunidad por la sucesión natural o por la invasión de especies como el eucalipto, vemos que la modificación de la estructura de la vegetación podría afectar negativamente las poblaciones de *Echeveria gibbiflora*. Esta amenaza no es particular para *Echeveria gibbiflora* sino que seguramente afecta a otras plantas y animales.

Por último quisiera comentar algunas de las perspectivas que considero que deben ser exploradas en torno a los modelos matriciales de poblaciones.

\* El análisis de la convergencia a la estructura estable debe profundizarse ya que permitiría evaluar, cuando menos en parte, la capacidad predictiva de los modelos. La relación entre la plasticidad en la variable de estado seleccionada y la convergencia parece estar estrechamente relacionada.

\* Explorar alternativas de interpretación a los resultados del análisis de los modelos matriciales de poblaciones. La consideración de estas alternativas debe ser en torno a dos ejes: 1) Asumir implícitamente que en el modelo exponencial la capacidad de carga del ambiente no se incluye y que debe ser considerada, ya sea en modificaciones del modelo o en la interpretación que hagamos de ellos. 2) Reconsiderar las implicaciones que tienen las variables de estado que se utilizan y la relación entre los intervalos de tiempo que se miden respecto a los tiempos de vida de los organismos con los que se trabaja.

Hal Caswell es uno de los más entusiastas impulsores de la construcción, análisis e interpretación de los modelos matriciales de poblaciones. Por ello me parece justo terminar con su comentario (Caswell, 1989:3) en el sentido de que la mayoría de los estudios demográficos con análisis matricial publicados, incluido este, apenas han rasgado la superficie de las consecuencias de sus propios modelos.

## Referencias

- Alvarez, J., Carabias, J., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Nava, D., Rodríguez, F., Tovar, C. & A. Valiente. (1982). Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Angel. Lab. de Ecología de la Fac. de Ciencias UNAM.
- Alvarez-Buylla, E. (1986) Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Alvarez-Buylla, E. & M. Slatkin. (1991). Finding Confidence Limits on Population Growth Rates. *TREE* 6(2):221-224.
- Begon, M., Harper, J.L. & C.R. Townsend (1986). *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. Blackwell Sci. Pub. (Ed. Ciencias para una Educación Popular, 2 tomos).
- Bierzychudek, P. (1982). The Demography of Jack-in-the-pulpit a Forest Perennial that Changes Sex. *Ecological Monographs* 52(4):335-351.
- Carruthers, L. & R. Ginns. (1973) *Echeverias*. ARCO Pub. Co.
- Caswell, H. (1978). A General Formula for the Sensitivity of Population Growth Rate to Changes in Life History Parameters. *Theoretical Population Biology* 14, 215-230.
- (1982a). Optimal Life Histories and the Maximization of Reproductive Value: a General Theorem for Complex Life Cycles. *Ecology* 63(5):1218-1222.
- (1982b). Stable Population Structure and Reproductive Value for Populations with Complex Life Cycles. *Ecology* 63(5):1223-1231.
- (1989). *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Ass., Inc. pp
- Cole, L. (1954). The Population Consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29:103-137.
- Cordero, C.R. & J. Soberón (1990). Non-Resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Insect Behaviour* 3(6):719-732.
- Crouse, D.T., L.B. Crowder & H. Caswell (1987). A Stage Based Population Model for the Loggerhead Sea Turtles and Implications for Conservation. *Ecology*, 68(5):1412-1423.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray. (Edición 1979 de la Outlet Book Co. Inc.)

- Domínguez, C.A., Eguiarte, L.E. & J. Núñez (1990). Variación temporal y espacial en la demografía de *Agave horrida*, en el derrame del Chichinautzin, Morelos. XI Congreso Mexicano de Botánica. Programa y resúmenes, (pag.172).
- Eguiarte, L.E. (1990). Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis doctoral. Centro de Ecología/UACPYP, UNAM.
- García-Pelayo, R. (1985). Larousse Usual: Diccionario Enciclopédico. Ediciones Larousse.
- Groenendael, J. M. van (1985). Selection for different life histories in *Plantago lanceolata* L. Thesis Katholieke Univeriteit Nijmegen (M.Sc.).
- Groenendael, J. M. van, Kroon H. de, & Caswell, H. (1988). Projection Matrices in Population Biology. TREE 3(10):264-269.
- Green, R.H., McCuaig, J & B. Hicks (1984). Testing a Paleoecology Matrix Model: Estimates for a *Sphaerium* Population in Equilibrium with its Death Assemblage. Ecology, 65(4):1201-1205.
- Harcombe, P.A. (1987). Tree Life Tables. BioScience 37(8):557-568.
- Harper, J.L. (1977). Population Biology of Plants. Academic Press.
- Harper, J.L. & J. White. (1974). The Demography of Plants. Ann. Rev. Ecol. & Sys. 5:419-463.
- Hartshorn, G.S. (1975). A Matrix Model of Tree Population Dynamics. In: Golley, F.B. and E. Medina (Eds.) Tropical Ecological Systems. p. 41-51. Trends in Terrestrial and Aquatic Research. Springer-Verlag.
- Hernández, M. (1992) Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) SCHLTR (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.
- Hubbel, S.P. & P.A. Werner (1979) On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. American Naturalist 113(2):277-293.
- Hutchinson, G.E. (1978). Introducción a la Ecología de Poblaciones. Editorial Blume. (Trad. de Joandomènec Ros). pp
- Impagliazzo, J. (1985). Deterministic Aspects of Mathematical Demography. Springer-Verlag Berlin. pp
- Krebs, C.J. (1989). Ecological Methodology. Harper & Row Pub.
- Kroon, H. de, Plaisier, A., Groenendael, J. van, and H. Caswell. (1986). Elasticity: the Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. Ecology 67(5):1427-1431.

- Larson, J. y L.E. Eguiarte (1990). Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* D.C. en el Pedregal de San Angel. XI Congreso Mexicano de Botánica. Programa y resúmenes (pag. 172).
- Leslie, P.H. (1945). On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics. *Biometrika* 33(III):183-212.
- Lefkovich, L.P. (1965). The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics* 21:1-18.
- Lotka, A.J. (1922). The Stability of the Normal Age Distribution. *Procc. Nat. Acad. Sci.* 8:339-345.
- Meagher, T.R. (1982). The Population Biology of *Chamaelirium luteum*, a Dioecious Member of the Lily Family: Two-Sex Population Projections and Stable Population Structure. *Ecology* 63(6): 1701-1711.
- Menges, E.S. (1986). Predicting the Future of Rare Plant Populations: Demographic Monitoring and Modelling. *Natural Areas Journal* 6(3):13-25.
- (1990). Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology* 4(1):52-62.
- Moloney, K.A. (1986). A Generalized Algorithm for Determining Category Size. *Oecologia* (Berlin) 69:176-180.
- (1988). Fine-Scale Spatial and Temporal Variation in the Demography of a Perennial Bunchgrass. *Ecology* 69(5):1588-1598.
- Morales, E. (1988). Estrategias de Ciclo de Vida. *Revista Ciencias. No. Especial* 2:37-43.
- Moreno de los Arcos, R. (1988) La primera Cátedra de Botánica en México 1788. *Sociedad Mexicana de Historia de la Ciencia y de la Tecnología y Sociedad Botánica de México.*
- Olmsted, I. & E. Alvarez-Buylla (1990). Dinámica poblacional y manejo de dos especies de palmas de Quintana Roo. XI Congreso Mexicano de Botánica. Programa y resúmenes (pag. 172).
- Oyama, K. (1987). Demografía y Dinámica Poblacional de *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae) en la Selva de los Tuxtlas, Veracruz (México). Tesis de Maestría. Fac. Ciencias UNAM.
- Palomeque, R. (1988) Demografía y herbivoría de *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.
- Parra, V. (1988). Ecología de la Polinización en una población de *Echeveria gibbiflora* D.C. en el Pedregal de San Angel, C.U. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.
- Partridge L. & P.H. Harvey (1988) The Ecological Context of Life History Evolution. *Science* Vol. 241:1449-1455.

- Piñero, D., M. Martínez-Ramos & J. Sarukhán (1984). A Population Model for *Astrocaryum mexicanum* and a Sensitivity Analysis of its Finite Rate of Increase. *J. Ecol.* 72:977-991.
- Rabinovitz, D. (1981). Seven forms of rarity. En: Synge, H. (ed.) *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. p. 205-217. John Wiley & Sons Ltd.
- Rzedowski, J. (1954). Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F. México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8:59-129.
- Sarukhán, J. & M. Gadgil. (1974). Studies on Plant Demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A Mathematical Model Incorporating Multiple Modes of Reproduction. *J. Ecol.* 62:921-936.
- Schaffer, W.M. & M. Gadgil (1975). Selection for Optimal Life Histories in Plants. En: Cody, M.L. and J.M. Diamond (Eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. p. 142-157. Harvard University Press.
- Silvertown, J. (1987) *Introduction to Plant Population Ecology*. Second Edition. Longman Scientific & Technical.
- Valiente-Banuet, A. & E. Luna de (1990). Una Lista Florística Actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. *Acta Botánica Mexicana* 9:13-30.
- Vandermeer, J. (1978). Choosing Category Size in a Stage Projection Matrix. *Oecologia (Berl.)* 32:79-84.
- Vargas, F. (1988). Determinación del tamaño efectivo de una población de *Echeveria gibbiflora* D.C. en el Pedregal de San Angel, C.U., México
- Walter, E. (1972). *Echeveria*. California Academy of Sciences.
- Werner P.A. & H. Caswell (1977). Population growth rate and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* HUDS.) *Ecology* 58:1103-1111.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall.

## AGRADECIMIENTOS

Estoy muy agradecido con todos los que de alguna manera me ayudaron a sacar adelante el trabajo de campo. En particular, Carmen Donovarros y Luis Aznár se fletaron conmigo 6 días de trabajando de sol a sol con intervalos de lluvia y un pequeño suceso con un narcosatánico pedregalero para marcar, mapear y medir a más de 900 individuos. A Emi le agradezco que casi perdió un dedo al hacer las mil marcas necesarias para el inicio del trabajo. Raquel, Aquiles y Germán también se aparecieron en el trabajo de campo. Durante todos los censos posteriores la ayuda de Sol fue imprescindible además de placentera.

En mi decisión de seguir estudiando biología luego de varias caídas fue fundamental la experiencia en el CUCC/UNAM en el que el apoyo y cuestionamiento incondicional de Hernando Luján me permitió agarrar le gusto al asunto. En la escuela, el estímulo de los maestros que me enseñaron biología, en el mejor sentido de la palabra, fue muy importante. Me refiero a Toño Lazcano, Ramón Riba, Joaquín Cifuentes, Anelio Aguayo, Abraham Kobelkowsky, Faustino, Cesar Domínguez y por supuesto Luis Eguiarte y Carlos Cordero de quienes pude aprehender en el curso de Ecología General I el gusto por la ecología teórica.

El tema de la tesis fue sugerencia de Luis Eguiarte, que con las dosis correctas de abandono, solidéz, chicotito y amistad me enseñó mucho en este tiempo. Carlos Cordero asumió la paternidad del trabajo cuando Luis se fue y sus comentarios, sugerencias y amistad han sido muy importantes.

En los laboratorios de Ecología Teórica del Dr. Jorge Soberón y de Genética y Evolución del Dr. Daniel Piñero siempre fui recibido con hospitalidad y por ello les estoy agradecido. En particular, Lalo Morales y Gabriela Jiménez me facilitaron siempre todo lo que les pedí, muchas gracias.

Durante el tiempo en que elaboré esta tesis, aunque no para hacerla, sobreviví gracias al apoyo de Pitis y Exequiel que me brindaron su confianza para participar en el proyecto de sucesión en el trópico húmedo. Exequiel me ayudó en dos momentos clave en los que con unos minutos de su atención y lucidez resolvió problemas que yo llevaba semanas tratando de solucionar, gracias. También agradezco a Elena Alvarez-Buylla sus comentarios.

El jurado formado por Carlos Cordero, Irene Pisanty, Luis Eguiarte, Eduardo Morales y Teresa Valverde me hizo muchos comentarios que mejoraron en mucho la versión final de la tesis. En particular, la lectura de Lalo Morales fue muy atenta y enriquecedora, gracias.

A mi mamá le agradezco su levedad y apoyo en todo momento. A mi papá sus batallas ganadas con la vida. A los dos les agradezco que sean tan diferentes. A Raquel y Samuel con el gusto de quererlos tanto a los dos. A Julia y Roberto por aguantarlos. A Jorge Turner por ser lo que es. El apoyo de Salvador Ortíz y Gloria García ha sido fundamental para Sol, Solecita y para mí en esta nueva vida... gracias.

A Sol...

And life can be strange  
but love can be stranger than fiction.  
And life goes on... filled with disasters and frictions.  
And life goes on... filled with bizarre contradictions.  
And life goes on... ever immune to prediction.  
And life can be strange  
but love can be stranger than fiction

(joe jackson)